Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

Теория динамики стада рыб

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Г. В. Никольский

Теория динамики стада рыб

как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов

Издательство «Наука»
Москва 1965

G. NIKOLSKY

THEORY OF FISH POPULATION

Dynamics as the biological background for Rational Exploatation and Management of Fishery Resources

Предисловие

Эта книга — не обзор различных высказываний в области проблемы динамики стада рыб. В ней я попытался изложить единую систему представлений о тех закономерностях, которым подчиняется динамика численности и биомассы популяций рыб, да, видимо, и других групп животных. Эта система представлений в течение длительного времени складывалась у большого коллектива отечественных исследователей. Естественно, что далеко не все мысли, изложенные в книге, высказываются мною впервые, и я не претендую на их авторство. Принадлежа к школе зоологов Московского университета, я во многом стремился развивать взгляды К. Ф. Рулье, Н. А. Северцова, Б. М. Житкова, В. В. Васнецова, С. Г. Крыжановского и других представителей этой школы.

Разрабатывая теоретические основы биологических рыбохозяйственных проблем, я пытался воспринять то позитивное, что свойственно русской школе биологов-рыбохозяйственников, ведущей начало от К. М. Бэра и Н. Я. Данилевского и связанной с именами В. К. Солдатова, В. И. Мейснера, Н. Л. Чугунова и многих других исследователей. Насколько удалось сделать это в предлагаемой книге, судить не мне.

Мне хотелось приблизить разработку теоретических вопросов проблемы динамики популяции животных к нуждам рыбной промышленности. Этим объясняется, в частности, то, что в эту книгу, посвященную в основном вопросам биологической теории, включены две главы, в которых рассматриваются биологические основы прогноза, возможного вылова и повышения продуктивности популяций промысловых рыб и рыбохозяйственных угодий в целом. Однако мне хочется надеяться, что рассматриваемые в этой книге закономерности представляют также интерес для познания общебиологических проблем и решения практических вопросов, связанных и с другими отраслями хозяйства. Будучи экологом и морфологом, я, естественно, основное внимание уделил рассмотрению морфо-экологических закономерностей динамики популяций и в меньшей степени касался физиолого-биохимических аспектов проблемы.

За последние двадцать лет в области разработки теории динамики стада рыб и продуктивности водоемов в нашей науке сделано очень много. Послевоенные годы связаны с серьезным пересмотром представлений в области данной проблемы. Выход в свет таких капитальных монографий, как «Основы биологической продуктивности водоемов» Г. С. Карзинкина и «Динамика численности промысловых рыб» Г. Н. Монастырского во многом способствовали этому пересмотру. Существенное значение для «переоценки ценностей» в нашей рыбохозяйственной биологической науке имела Всесоюзная рыбохозяйственная конференция, созванная Академией наук СССР и Министерством рыбной промышленности в 1951 г. Эта Конференция оказала большое влияние на направление дальнейших исследований в области проблемы динамики стада рыб. Помогла она и мне правильнее понять некоторые вопросы разрабатываемой теории. За последующее десятилетие отечественные ихтиологи существенно продвинули разработку современной теории динамики стада рыб. Очень показательно, что если на Конференции 1951 г. по вопросам динамики стада рыб столкнулось несколько резко различных взглядов, то за прошедшее десятилетие по большинству основных спорных вопросов удалось прийти к согласованной точке зрения. Это нашло отражение в коллективных докладах, сделанных на Всесоюзном совещании по динамике численности рыб в 1960 г. и на Всесоюзном совещании по теоретическим основам рыбоводства в 1964 г. За десятилетний период, прошедший между двумя совещаниями, посвященны-

единстве организма и среды, представление о приспособительности всех видовых признаков и свойств организмов, о развитии как процессе, протекающем в единстве внешнего и внутреннего, как прерывистой непрерывности. Эти положения собственно и служат теоретической основой современных отечественных исследований в области динамики стада рыб. Эти представления приняты и мною в качестве теоретической основы данной книги.

Настоящая книга построена следующим образом. После краткого введения, которое в сущности представляет собой теоретическую аннотацию к книге, рассматриваются основные звенья, определяющие динамику стада рыбы: обеспеченность пищей, размножение, развитие и рост, естественная и промысловая смертность. Я счел необходимым выделить в отдельную главу рассмотрение закономерностей формирования структуры популяции и изменчивости рыб. Эти вопросы, трактовавшиеся многими ихтиологами до недавнего времени, исходя из представления о так называемой «неопределенной изменчивости», оказались очень сильно запутанными, и на их рассмотрении я счел необходимым остановиться особо. Не будучи математиком, я, однако, посчитал нужным включить в книгу особую главу, посвященную биологическим основам математической интерпретации процессов динамики стада рыб. Несомненно, что широкое привлечение математического аппарата для анализа закономерностей динамики стада рыб, особенно в целях математического моделирования этих процессов для дальнейшего использования вычислительных машин, крайне желательно. К сожалению, попытки математической интерпретации процессов динамики стада как рыб, так и других организмов почти не давали удовлетворительных практических результатов, а оставались рядом формул на бумаге. Причина этого — не в несовершенстве математического аппарата, а в неудовлетворительности того исходного биологического материала, который подвергался математической обработке. Наш великий кораблестроитель академик А. Н. Крылов, ссылаясь на Гексли, правильно говорил: «Математика подобно жернову перемалывает то, что под него засыпают» [1]. Рассмотрению того исходного материала, который должен перемалывать математический жернов, чтобы дать полноценные результаты в области проблемы динамики стада рыб, и посвящена эта глава. Наконец, в последних двух главах рассматриваются некоторые практические выводы теории динамики стада в области прогнозирования возможных уловов и повышения продуктивности стад промысловых рыб.

В заключение я попытался высказать некоторые соображения относительно дальнейших задач, стоящих перед нашей наукой в области разработки теории динамики стада рыб.

Такова структура книги. Конечно, в этой книге очень много недостатков, много вопросов, которые только поставлены и нуждаются в доработке, и я буду очень признателен за все советы и критические замечания.

Хотя на обложке указана только моя фамилия, но в создании этой книги огромную помощь мне оказали очень многие лица: это в первую очередь мои родные коллективы — кафедры ихтиологии Московского государственного университета и лаборатории ихтиологии Института морфологии животных Академии наук СССР. Их моральная и фактическая помощь в создании этой книги для меня неоценима. Очень большую помощь мне оказали и те товарищи, которые взяли на себя труд прочтения всей рукописи и отдельных ее глав. Много мне дало и обсуждение отдельных вопросов теории динамики стада как с товарищами из Ихтиологической комиссии и научных рыбохозяйственных учреждений, так и с зарубежными учеными, прежде всего с моими коллегами по Международному совету по изучению моря, этой замечательной организации, так много сделавшей в деле разработки биологических основ рационального рыбного хозяйства в международных водах.

Всем тем, кто способствовал мне в работе над рукописью этой книги, всем тем, кто со мною спорил, помогая яснее осмыслить излагаемое, я приношу мою глубокую благодарность.

---

[1] А. Н. Крылов. Воспоминания и очерки. 1956.

Введение

Теория — это отражение в наших представлениях тех объективны закономерностей, которым подчиняются явления окружающего на внешнего мира. Чем ближе к действительности наши представления, чем точнее они отражают объективные закономерности внешнего мира, чем совершеннее теория, тем успешнее на ее основе решаются проблемы хозяйства.

Всякое хозяйство, сознательно или бессознательно, строится на основе определенной теории. Чем совершеннее теория, на которую опирается хозяйство, тем успешнее решаются хозяйственные задачи.

Проблема динамики численности и биомассы популяций организмов — это одна из наиболее актуальных проблем биологии. От степени разработки этой проблемы во многом зависит успех развития тех отраслей нашего хозяйства, которые базируются на самовоспроизводящемся — животном и растительном — сырье, а также разрешение многих вопросов здравоохранения.

Теория динамики популяций организмов — это раздел общей теории развития живого, раздел, исследующий закономерности воспроизводства, роста и убыли живых организмов.

Проблема динамики популяций теснейшим образом связана с проблемами онтогенеза и филогенеза живых организмов. Разрабатывать эти проблемы на современном уровне науки нельзя в отрыве от проблемы динамики популяций, т. е. без знания закономерностей смены онтогенезов, без знания тех законов, которым подчиняется поток онтогенезов, собственно и представляющий собой жизнь. В свою очередь, разработка теории динамики популяций живых организмов невозможна без знания закономерностей, которым подчиняются как онтогенез, так и филогенез. Естественно поэтому, что успех исследования, правильность выявленных закономерностей очень во многом зависят от того, на какую теорию развития органического мира опирается исследователь при разработке теории динамики популяций.

Как это обычно бывает, на переднем крае развития науки возникают наиболее острые противоречия между старыми и новыми представлениями, между прогрессивными и консервативными взглядами. При быстром развитии науки те взгляды, которые еще недавно были прогрессивными, быстро устаревают, становятся консервативными, начинают тормозить дальнейшее успешное развитие науки. В тех областях, где развитие науки осуществляется особенно интенсивно, где мысль ученых идет непроторенными путями, делается и наибольшее число ошибок, ученых постигает наибольшее количество неудач. А это, естественно, отражается на темпе развития науки, тормозит прогресс общества.

Некоторые исследователи считают, что обобщения появляются сами, когда будет накоплено нужное количество фактов; что в области разработки проблемы динамики популяций животных все внимание в настоящее время должно быть направлено на накопление большого количества фактов. Конечно, факты — это основа развития науки. Однако бессистемное накопление фактов

нельзя забывать, что новая закономерность всегда выявляется сначала на ограниченном количестве фактов, но это не значит, что нужно бессистемно накапливать факты, дожидаясь, пока их будет достаточно для создания новой теории «Формой развития естествознания, поскольку оно мыслит, является *гипотеза*. Наблюдение открывает какой-нибудь новый факт, делающий невозможным прежний способ объяснения фактов, относящихся к той же самой группе. С этого момента возникает потребность в новых способах объяснения, опирающегося сперва только на ограниченное количество фактов и наблюдений. Дальнейший опытный материал приводит к очищению этих гипотез, устраняет одни из них, исправляет другие, пока, наконец, не будет установлен в чистом виде закон. Если бы мы захотели ждать, пока материал будет готов в *чистом виде* для закона, то это значило бы приостановить до тех пор мыслящее исследование, и уже по одиому этому мы никогда ие получили бы закона». (Ф. Энгельс. Диалектика природы. 1962, стр. 191.) Поиск по методу проб и ошибок без рабочей гипотезы, базирующейся на прогрессивной теории развития, слишком дорог и не может быть сегодня нашим методом исследования.

Для обеспечения быстрого темпа развития науки крайне важно, чтобы поисковые работы велись максимально целеустремленно с минимумом ошибок, с миинмальными потерями сил и средств. Это может быть достигнуто только в том случае, если развитие науки осуществляется на основе близких к действительности теоретических представлений, иа основе правильиой методологии.

Одним из основиых положений нашей современной методологии является положение о единстве теории и практики, о ведущей роли практикн в формировании теории познания и о значении прогрессивной теории в решении проблем хозяйства.

Проблема динамики стада хозяйственно-цеиных организмов — это в иастоящее время, в первую очередь, проблема обеспечения максимального выхода хозяйственно-ценной продукции от эксплуатируемых популяций оргаиизмов.

Мы понимаем проблему динамики популяций хозяйственио-ценных организмов как и проблему продуктивности биосферы в целом как проблему, призванную решать круг биологических вопросов, связанных с получеиием хозяйственно ценных биопродуктов из биосферы. В моем представлении продуктивность биосферы есть результат взаимодействия организмов и их среды как единства и формы хозяйства.

Осиовой современной прогрессивиой теории динамики стада рыб. а также других организмов должна быть диалектико-материалистическая теория развития, в частности такие ее положения, как представления о единстве организма и среды, о реальности вида, о приспособительном значении всех видовых призиаков и свойств, прерывистой непрерывности (этапности) развития и других общих положений.

Едииство организмов вида и среды представляет собой единую систему приспособительных взаимосвязей оргаиизма (популяции, вида) с его биотическим (межвидовые и внутривидовые связи) и абиотическим окружением. Ведущие связи не являются постоянными и взаимозависимы со всей остальной системой связей. Они меняются в процессе оитогенеза и могут быть различными у разных популяций одного и того же вида.

Я исхожу из представления о виде как объективной реальности, как об оргаиической форме существования материи [1]

Жизнь вида — это непрерывиое приспособление к более полному освоеиию природных ресурсов, приспособление к сохранению и воспроизводству популяций в непрерывно меняющихся условиях жизни.

---

[1] Подробнее о проблеме вида см. В. В. Васнецов (1953), С. Г. Крыжановский (1953), Г В Никольский (1953, 1953а, 1955а, 1961, 1962)

Все связи вида со средой обусловлены историей его развития и носят приспособительный характер. Приспособление — это видовое свойство, обеспечивающее сохранение вида в тех условиях, к которым он приспособился в процессе своего становления. Сохранение популяции вида обеспечивается и путем гибели до достижения предельного возраста части особей, ее слагающих. Иногда за счет погибающей части особей выживает другая часть, которая и обеспечивает воспроизводство популяции. Всякое приспособление конкретно. Характер приспособлений специфичен для вида, он определяет специфику его взаимосвязей со средой.

Всякое приспособление есть приспособление к определенному элементу среды и неприспособление к другому элементу внешнего мира. Таким образом, всякое приспособление есть в то же время и ограничение.

На меняющиеся условия жизни организм, популяция, вид автоматически приспособительно реагируют определенным образом. Если в новых условиях эта реакция окажется нецелесообразной, особь, популяция или вид погибнет; если полезной — то сохранится. (Об этом, в частности, писал Ф. Энгельс в «Анти-Дюринге», касаясь изменения протоплазмы под воздействием изменяющихся раздражений.)

Внутривидовые группировки, подвиды, «экологические» и «сезонные» расы — это видовые приспособления, позволяющие в случае подвидов осваивать бо́льшую область распространения, в случае «экологических» рас — большее разнообразие мест обитания в пределах ареала и в случае «сезонных» рас — более продолжительное время осваивать природные возможности в течение года. Все эти приспособления в конечном итоге направлены на увеличение численности и биомассы вида.

Исследуя закономерности динамики популяций рыб, я пытался опираться на изложенные выше общие представления. Мне думается, что создание современной теории динамики популяций организмов, такой теории, которая могла бы полноценно удовлетворять требования хозяйства, только и возможно на основе этих представлений.

Разрабатывая теорию динамики популяций той или иной группы животных, мы выявляем и те общие закономерности, которые свойственны всем живым организмам, и то специфичное, что присуще данной группе животных. Причем далеко не сразу удается решить, что является общим и что специфичным для исследуемой группы.

Очень часто те закономерности, которые, казалось, специфичны, свойственны только исследуемой группе, оказываются весьма широко распространенными. И несомненно, что многие закономерности динамики популяций рыб, излагаемые ниже, окажутся свойственными и другим группам организмов.

В области изучения динамики популяций рыб сейчас, пожалуй, накоплено фактического материала и выявлено закономерностей больше, чем о других группах животных. Систематизация этого материала и сведение его в цельную систему взглядов, в единую теорию, необходимы как для разработки общебиологических проблем, так и для ведения хозяйства.

Применительно к рыбному хозяйству теория динамики стада промысловых организмов нужна для получения с рыбохозяйственных угодий максимального на данном уровне хозяйства количества продукции наиболее высокого качества и обеспечения расширенного воспроизводства рыбных ресурсов.

Разработка современной теории динамики стада нужна рыбной промышленности для совершенствования методики долгосрочных прогнозов, планирования вылова, а также для разработки рациональных путей ведения рыбного хозяйства — как рациональной эксплуатации рыбных ресурсов, так и их расширенного воспроизводства.

Думается, что основные закономерности, которым подчиняется динамика популяции рыб, как и многих других организмов, сводятся к следующему. Динамика популяции — это непрерывный процесс смены поколений во времени. Это процесс нарождения поколений, их роста и гибели. Характер этого процесса определяется спецификой видовых приспособлений, характером взаимосвязей со средой.

Темп и характер пополнения, темп полового созревания, соотношение полов, продолжительность жизни, возрастной состав стада, т. е. сам тип динамики стада, есть видовое приспособительное свойство, отражающее специфику взаимоотношений вида и среды.

Максимальная возможная биомасса (вес) популяции вида определяется обеспеченностью пищей, т. е. наличием определенного количества корма необходимого качества, который может быть использован особями популяции для построения их тела и воспроизводства стада.

«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 плодовитее» (Бэр, 1854) (см. главу II).

Численность и возрастной состав особей, составляющих данную биомассу, в пределах видовой специфики есть приспособление к характеру кормовой базы. Чем стабильнее кормовая база, тем из большего числа возрастных групп состоит популяция. В то же время растянутость возрастного и размерного состава популяции позволяет ей осваивать большее разнообразие кормов, тем самым стабилизируя свою кормовую базу. Популяция, состоящая из особей с малой продолжительностью жизни, из малого числа возрастных групп, приспособлена к лабильной кормовой базе и обычно к ее относительному однообразию. Приспособлением к изменчивой кормовой базе является также изменчивость структуры популяции (соотношения возрастных групп). Вместе с тем размерный и возрастной состав популяции, время достижения половой зрелости есть приспособление и к характеру смертности. Чем выше может быть смертность в популяции и чем сильнее она колеблется, тем интенсивнее идет пополнение, тем в бо́льших пределах оно может варьировать. Чем шире ряд впервые созревающих особей, тем стабильнее величина пополнения.

Плодовитость рыбы есть приспособительный ответ вида на величину смертности. Плодовитость может меняться у одной и той же популяции в связи с изменениями ее условий жизни. Приспособительно меняется также качество икры, в первую очередь запас желтка. Запас желтка различен и у рыб разного возраста. Обычно наиболее жизнестойкое потомство получается от рыб среднего возраста. Запас желтка и жира в икре впервые нерестующих рыб и у старых рыб обычно меньше, чем у рыб среднего возраста. Важное приспособительное значение имеет разнокачественность икры у одной и той же особи. Изменчивость икринок тем меньше, чем лучше условия питания родителей. Разнокачественность икринок при неблагоприятных условиях обеспечивает как расширение спектра питания личинок на этапе смешанного питания, так и разновременное использование кормовой базы. В значительной мере приспособлением к разновременному использованию личинками и мальками кормовой базы является и порционность икрометания. Порционность икрометания служит также приспособлением к увеличению общей плодовитости при малых размерах самки и к обеспечению гарантированного пополнения при изменчивых условиях нереста.

Существенное значение для обеспечения урожайности имеет успешность осеменения икры. Качество спермы и ее свойства оказываются различными как в разных порциях у одной и той же рыбы, так и у разных особей (см. главу III).

Развитие рыбы — это прерывистый и непрерывный процесс. Все развитие, от момента закладки овогония и сперматогония в родительском организме и до смерти старой особи, распадается на ряд качественно специфичных периодов и этапов, обладающих своей морфо-эколого-физиологической спецификой, своими отношениями со средой (врагами, паразитами, пищей и др.). Каждый этап характеризуется своей спецификой и в то же время взаимосвязан с предыдущими и последующими этапами, образуя вместе с ними единый жизненный процесс, единый процесс развития [1].

Рост рыб, как и других организмов,— это количественная сторона развития, видовое приспособительное свойство. Быстрый линейный рост до достижения половой зрелости обеспечивает выход из-под воздействия хищников. У молоди обычно рост в длину, идущий путем накопления белка, поглощает почти все основные энергетические ресурсы. В организме молоди большинства видов рыб обычно почти не накапливаются резервные вещества. С этим связаны и ряд особенностей ее поведения, и отсутствие резкой сезонности в потреблении пищи.

У достигающих половой зрелости и половозрелых рыб меняется характер роста; бо́льшая часть поступающих в организм ресурсов идет на накопление энергетических резервов и на воспроизводство половых продуктов. Темп линейного роста затормаживается, а темп весового роста усиливается, что обеспечивает популяции более быстрое нарастание ее плодовитости. С началом старения у повторно нерестующих рыб весовой рост также затормаживается.

По достижении половой зрелости рост в длину отходит как бы на второй план. В организме накапливается большое количество резервных веществ, идущих на построение гонад, и на обеспечение зимовки, а у мигрирующих рыб — и миграции. Линейный рост продолжается часто лишь после того, как в организме накопится достаточное количество резервных веществ.

Рост имеет важное значение для характера динамики стада рыб. Посредством изменения темпа роста особей в популяции меняется время полового созревания, а тем самым темп пополнения. Скорость роста в значительной степени связана с интенсивностью выедания хищниками: мелкие особи выедаются обычно интенсивнее, чем крупные. Соотношение линейного (белкового) роста и хода жиронакопления имеет важнейшее приспособительное значение, обеспечивающее существование популяции. По характеру роста, качеству и количеству жиров в различных органах рыб можно судить о состоянии популяции и ее жизнестойкости.

Время наступления половой зрелости у рыб обычно в значительно большей степени связано с достижением определенных размеров, а не возраста. В условиях высокой смертности и низкой обеспеченности пищей половое созревание может смещаться на более ранние возрасты, и половой зрелости рыбы могут достигать при меньших размерах (см. главу IV).

Важное свойство популяции, связанное с динамикой ее численности и биомассы,— это изменчивость ее признаков и свойств. Приспособительно отвечая на изменения условий жизни изменением разнокачественности, популяция обеспечивает себе более благоприятные условия существования в изменившейся обстановке. По характеру изменчивости признаков и свойств популяции можно судить о тех условиях, в каких она находится.

Естественно, что рост, половое созревание, накопление резервных веществ в организме рыбы, характеризуясь определенной видовой

[1] Закономерности развития рыб подробно рассмотрены в работах В. В. Васнецова (1948, 1953) и С. Г. Крыжановского (1949, 1950, 1953 и др.).

спецификой, в пределах этой специфики подвержены более или менее значительным колебаниям в связи с изменениями обеспеченности пищей.

Обеспеченность пищей, как отмечалось выше, является важнейшим моментом, определяющим как численность популяции, так и ее воспроизводительную способность.

Под обеспеченностью пищей понимается, естественно, не только абсолютное количество доступной организму пищи, но и возможность ее усвоения организмом и построения из нее тела последнего. Обеспеченность пищей определяется количеством и доступностью пищи и необходимыми абиотическими условиями для ее потребления и усвоения. Обеспеченность пищей зависит как от числа кормящихся особей данного вида, так и от числа кормящихся особей других видов, потребляющих те же корма, а также от наличия хищников, потребляющих кормящуюся популяцию.

На изменение обеспеченности пищей популяция приспособительно реагирует изменением своей воспроизводительной способности. Через темп роста меняются время созревания и плодовитость. С изменением жирности рыбы связано изменение плодовитости и запаса питательных веществ в икре. С изменением амплитуды разнокачественности особей в популяции меняется спектр питания популяции. Эти приспособительные изменения направлены на приведение численности популяции в соответствие с ее обеспеченностью пищей. Эти изменения осуществляются через перестройку характера и интенсивности обмена. Естественно, что изменение воспроизводительных свойств популяции, осуществляемое автоматически через изменение хода обмена веществ, в изменчивых условиях жизни далеко не всегда дает нужный эффект. Изменение численности и биомассы стада зависит, как известно, не только от изменения условий жизни, вызываемых изменениями численности и биомассы популяции. Так как условия жизни популяции меняются и независимо от изменения численности и биомассы популяции, увеличение темпа воспроизводства не всегда реализуется увеличением численности и биомассы популяции. С другой стороны, снижение темпа воспроизводства, если одновременно снизится смертность, может и не привести к снижению численности и биомассы популяции.

Старение организма рыбы связано у многих видов с нарушением воспроизводительной способности, с изменением периодичности нереста (пропуском отдельных нерестовых сезонов), со снижением качества половых продуктов. У рыб с коротким жизненным циклом признаки старения обычно выражены менее ясно, чем у рыб с длительным жизненным циклом и многовозрастной структурой популяции.

Характер «кривой смертности» у разных видов весьма различен. У многих основная гибель приходится на стадии икринки и свободного эмбриона, у других — на стадию личинки или малька. У некоторых видов значительная и изменчивая гибель имеет место и среди взрослых особей.

Каждый вид приспособлен к определенной интенсивности смертности и ее амплитуде. Чем защищеннее особи вида от врагов и паразитов, тем меньшую интенсивность смертности может выдержать его популяция. И, наоборот, чем менее защищены особи вида от воздействия причин, вызывающих естественную смертность, тем выше и лабильнее его воспроизводительная способность. Защищенность и интенсивное воспроизводство — это две формы приспособлений к сохранению популяции в условиях воздействия хищников и действия других причин, вызывающих смертность. Абиотические условия обычно могут вызывать гибель рыбы в значительном количестве, лишь когда их изменения выходят за пределы, к которым вид приспособлен. Чаще это имеет место на биологической границе ареала вида (см. главу VI).

Вылов по характеру своего воздействия на популяцию рыбы и от
ной реакции популяции в известной степени близок к влиянию тех х
ников, воздействие которых направлено главным образом на полово
лую часть популяции. Виды рыб, приспособленные к большей и лаби
ной смертности половозрелых особей, допускают и больший проц
изъятия путем вылова, хотя непосредственно к вылову у рыб и не вы
батывалось специфических приспособлений, специфических видо
свойств, и в некоторых случаях защитные от хищников приспособле
делают рыбу более доступной для вылова. Относительная велич
изъятия промыслом в определенных пределах специфична для вид
может превышать эту величину только при сокращении естествен
смертности или усилении воспроизводства популяции. Вылов, разре
вая популяцию, меняет как ее межвидовые, так и внутривидовые св
В определенных пределах вылов может быть компенсирован регуля
ными приспособлениями популяции. Но эта компенсация возможна л
до определенных, специфических для вида и популяции пределов, по
превышения которых воспроизводство популяции в обычных услов
уже не может быть обеспечено.

Перелов в биологическом понимании — это такое состояние ст
рыбы, когда под влиянием чрезмерного вылова наличное число произ
дителей в обычных условиях не может обеспечить поддержания числ
ности стада, не может обеспечить его воспроизводства, когда регуля
ные приспособления популяции как бы доведены до предельной ве
чины и уже не в состоянии компенсировать чрезмерную убыль. Пере
в экономическом понимании — это такое снижение численности попу
ции, когда добыча рыбы становится нерентабельной, т. е. затраты
и средств не компенсируются стоимостью получаемого улова. Обы
в отношении большинства видов, кроме наиболее ценных, при совре
ной технике добычи рыбы перелов в экономическом смысле предшеств
перелову в биологическом смысле (см. главу VII).

Таким образом, популяция представляет собой саморегулирующу
систему, в соответствии с меняющимися условиями жизни автомат
ски как бы самонастраивающуюся на определенную интенсивность
производства. Через систему приспособительных регуляторных меха
мов достигается относительная уравновешенность популяции с мен
щимися условиями жизни, в первую очередь обеспеченностью пи
хотя полного соответствия, конечно, никогда не достигается. Естестве
что эти механизмы саморегуляции могут действовать лишь в специф
ных для вида пределах, далеко не безгранично компенсируя повыше
интенсивности смертности или изменения обеспеченности пищей. Вы
дение популяции из состояния относительного подвижного равнове
особенно путем чрезмерного увеличения смертности, которая уже
может быть компенсирована повышением воспроизводства, легко мо
привести к сильному уменьшению, а иногда и к полному уничтоже
популяции.

Приспособления к саморегуляции численности популяции, являю
ся характерным свойством всех живых организмов и в то же время
цифичные для каждого вида, позволяют видам существовать, сохра
более или менее колеблющуюся численность и биомассу в меняющи
условиях жизни, в пределах амплитуды этих условий, к которым дан
вид приспособлен.

Свойство популяции рыб приспособительно отвечать на измене
условий жизни изменением темпа воспроизводства, т. е. наличие у
приспособлений к саморегуляции численности, является биологиче
основой рационального высокопродуктивного устойчивого рыболов

Термины саморегуляция и самонастройка вызывают возражения
стороны некоторых исследователей, как якобы исключающие влия

внешних условий, но такое толкование неправильно. Если исходить из диалектико-материалистического представления о единстве внешнего и внутреннего, то термины саморегуляция и самонастройка, подчеркивающие специфику и приспособительный характер реакции популяции на воздействие внешних условий, так же, как и употребляемые Ф. Энгельсом и В. И. Лениным выражения «самодвижение материи» и «саморазвитие живого», оказываются вполне правомочными и наиболее точно отражают специфику явления (см. главу VIII).

Рациональное рыбное хозяйство призвано, путем установления определенной нормы вылова в соответствии с видовыми свойствами и состоянием популяции, правильного регулирования рыболовства путем установления размерного состава уловов, сроков и районов рыболовства, абиотической и биотической мелиорации, а в необходимых случаях и искусственного воспроизводства, обеспечить значительное повышение продуктивности популяций и увеличение уловов.

Если рациональное рыбное хозяйство входит элементом среды вида, не нарушает, а в некоторых случаях улучшает условия жизни популяции, то популяция продолжает существовать и ее численность и биомасса могут увеличиваться. Если же форма хозяйства, включая и рыболовство, нарушает приспособительные связи вида со средой, то численность популяции вида сокращается и популяция может совсем исчезнуть.

Продуктивность стада промысловой рыбы (определяемая через величину выхода хозяйственно ценной продукции) есть результат взаимодействия приспособительных свойств вида, его среды и формы хозяйства. Чем совершеннее форма хозяйства, тем выше продуктивность стада-объекта промысла.

Рациональное рыбное хозяйство должно обеспечить выход наибольшего количества рыбной продукции наиболее высокого качества, получение максимальной рыбной продукции с наименьшей затратой сил и средств, расширенное воспроизводство стада, дающего хозяйственно ценную продукцию (см. главу XI).

Динамика численности есть как бы фокус, в котором отражаются все особенности данного вида, это — результирующая всей его экологии, размножения, питания, смертности, определяемых адаптациями данного вида (Северцов, 1941, Васнецов, 1953а).

Динамика стада рыбы, как и любого другого животного, есть результат взаимодействия ряда процессов: размножения, роста, созревания и убыли. Вскрытие закономерностей, определяющих эти процессы, дает исследователю и практику сведения, необходимые для управления этими процессами в целях получения наиболее высоких уловов — наибольшего выхода рыбной продукции.

В последующих главах рассматриваются отдельные звенья, определяющие динамику стада, а также принципы организации рыболовства, при которых обеспечивалась бы рациональная эксплуатация рыбных ресурсов.

Глава первая

Краткий обзор истории разработки теории динамики популяций рыб

В настоящей главе я не предполагаю дать обзор всех высказываний в области динамики популяций рыб. Мне хотелось показать те основные направления, по которым шла разработка отдельных вопросов проблемы, и основные противоречия, возникавшие в решении ее отдельных звеньев. Обзоры истории разработки проблемы динамики численности рыб есть как в отечественной, так и в зарубежной литературе (см., например, Чугунов, 1928; Аверинцев, 1948; Монастырский, 1940, 1952; Борисов, 1960; Борисов и Никольский, 1961; Dymond, 1948; Graham, 1956; Körringa, 1963; Риккер, 1961; Rollefsen, 1960, и мн. др.). Поэтому на подробном разборе истории проблемы динамики численности рыб я позволю себе не останавливаться.

С глубокой древности до настоящего времени наука в области разработки проблемы динамики популяций рыб прошла весьма плодотворный, сложный и трудный путь. Каждая экономическая формация выдвигала перед наукой свои задачи, предъявляла к науке свои требования. Это полностью относится и к разработке проблемы динамики популяций рыб. Представления, отвечавшие уходящему периоду, должны были уступать место новым представлениям, включаясь в эти новые представления, как говорил В. И. Ленин, «в снятом виде». Однако старые установки как в хозяйстве, так и в науке не легко и не сразу сдают свои позиции. Новое, прогрессивное далеко не всегда легко пробивало себе дорогу, становилось общим достоянием — фундаментом для дальнейшего движения вперед.

К настоящему времени, мне думается, коллективными усилиями многих ученых уже заложены основы современной прогрессивной теории динамики популяций рыб, теории, опирающейся на методологию диалектического материализма, той теории, которая может быть положена в основу при построении рационального высокопродуктивного рыбного хозяйства современного общества. Создание этой теории не есть дело рук одного человека или даже ученых одной страны. От К. Бэра до современности в ее разработке приняло участие, внесло свою лепту очень много исследователей. Пусть это был не всегда прямой путь, но ведь нередко и неверная гипотеза толкает мысль на исследования, помогающие приблизиться к истине. В науке самое страшное — застой и самоуспокоенность, канонизация тех или иных положений. Как пленка плесени, они, покрывая живое тело, останавливают развитие науки, вызывают омертвление и разложение. Борясь за прогресс науки, никогда нельзя этого забывать.

Несомненно, что на колебания численности и биомассы рыб человек обратил внимание еще в глубокой древности, когда уже мы находим первые обобщения, первые попытки объяснить причины изменений численности и биомассы популяций рыб, а тем самым и колебания их уловов. В древних сказаниях многих народов есть высказывания, представляющие несомненный интерес в этом отношении. Пожалуй, наиболее яркие первые теоретические высказывания в области проблемы дина-

мики популяций и продуктивности водоемов мы находим в древнеиндийском эпосе «Махабхарата», относящемся ко второму тысячелетию до нашей эры. В этом произведении правильно показано значение биогенного стока Ганга в формировании кормности и рыбопродуктивности Бенгальского залива (Никольский, 1956) Естественно, что желание понять закономерности динамики популяций рыб не было абстрактным. Оно вызывалось стремлением как-то смягчить отрицательные последствия сокращения численности объектов промысла для жизни населения. Уже в древности мы находим и первые попытки сохранить запасы ценных промысловых рыб, в первую очередь обеспечивая рыбам возможность воспроизведения себе подобных. Это нашло отражение как в гражданском, так и в религиозном законодательствах многих стран (Индия, Китай и др.). На ранних этапах истории разработки проблемы динамики популяций колебания численности рыб часто объясняли не изменениями количества рыбы, а ее перемещениями. Конечно, во многих случаях изменения общего улова связаны с изменением миграционных путей, но как первые гипотезы, объясняющие падение уловов уходом рыбы в другое место, так и некоторые позднейшие (вплоть до современных) представления часто ошибочно приписывали перемещениям те колебания численности рыб, которые происходят в результате изменений урожайности. Особенно характерным это было для объяснения изменения уловов сельди в Северном море; такой точки зрения, в частности, придерживался Кювье (1830).

Обзор миграционной теории динамики численности сельдей дан Йортом (Hjort, 1914) В последнее время делались попытки объяснить резкие колебания уловов дальневосточной сардины изменением ее миграционных путей (Кагановский, 1945). Конечно, перемещения имеют значение в динамике популяций, и колебания численности отражаются на дальности миграционных путей, приводя к увеличению протяженности миграций при увеличении численности в связи со снижением обеспеченности пищей и к сокращению миграционного пути при уменьшении численности популяции. Такая «пульсация» ареала в связи с колебаниями численности хорошо известна у многих видов рыб: сельдей, сардин, трески и др. Но в этом случае не изменения миграционных путей служат причиной колебаний численности, а колебания численности вызывают изменение миграционного пути. Таким образом, в «миграционной теории динамики численности» следствие принималось за причину, а действительные причины оставались неисследованными.

Отдельные высказывания, касающиеся динамики популяций рыб, есть во многих произведениях как XVIII, так и начала XIX в. Так, например, Хейл (Hale, 1677), в частности, на основе собственных экспериментов в прудах, рассматривает ряд вопросов динамики популяций рыб. Он останавливается на динамике плодовитости. Хейл объясняет высокую плодовитость рыб как приспособление к большому количеству хищников. Интересны соображения Хейла относительно взаимоотношений хищников и жертв среди рыб и значения абиотических факторов как причины гибели рыб (цит. по Egerton, 1962).

Подобного рода высказывания по отдельным вопросам теории динамики популяций рыб можно найти у многих авторов в разных странах. Однако до середины XIX в. проблема динамики популяций рыб особенно не волновала человечество. Лишь в некоторых, чаще замкнутых водоемах можно было наблюдать отрицательное влияние интенсивного рыболовства на запасы рыб. Что касается открытых морей, то в отношении их господствовала точка зрения, хорошо выраженная Томасом Гекели (Huxley, 1883), который считал, что при современных способах лова запасы ни одной из промысловых морских рыб не могут быть подорваны. Гекели говорил: «Я полагаю, что можно с уверенностью утвер

ждать, что по отношению к современному способу рыболовства ряд таких основных морских промыслов, как промысел трески, сельди и скумбрии, являются неуязвимыми. И я базирую это убеждение на двух основаниях; во-первых, потому, что численность этих рыб невероятно велика, так что то количество, которое мы вылавливаем, относительно несущественно, и, во-вторых, что количество отрицательных агентов и их воздействие столь огромно, что уничтожение, вызываемое рыбаками, не может сколь-либо ощутимо увеличить интенсивность смертности» (Huxley, 1884; цит. по Graham, 1948).

Однако в отношении рыб внутренних вод, включая внутренние моря нашей страны, и применительно к проходным рыбам в результате падения уловов начали раздаваться голоса о том, что запасы их могут быть подорваны. Это заставило исследователей обратить внимание на проблему динамики стада рыб.

К концу нашего столетия влияние рыболовства стало сказываться и на запасах морских рыб. В частности, стало ощущаться снижение продуктивности рыболовства такого важного промыслового района, как Северное море — основного источника снабжения рыбой стран Северной Европы. Это побудило усилить исследования закономерностей динамики стада морских рыб в целях разработки мер стабилизации их уловов. Решить такую задачу можно только путем международной кооперации и обеспечения взаимной информации о проводимых исследованиях. В связи с этим в 1902 г. был создан Международный совет по изучению моря, поставивший своей задачей координацию исследований, проводимых в северо-восточной Атлантике разными странами. За более чем полувековую историю своего существования Совет проделал огромную работу. В публикуемых Советом изданиях (Journal du Conseil, Rapports et Procés Verbaux de Reunion, Annales Biologiques и др.) содержится много фактических данных и теоретических высказываний по вопросам закономерностей динамики популяций рыб. Работа Совета привела к разработке и ряда рекомендаций по регулированию рыболовства, нашедших отражение в принятой в 1946 г. Международной конвенции о регулировании промысла донных рыб.

Затем были созданы другие международные научные организации: Комиссия по рыболовству в северо-западной Атлантике, Комиссия по рыбохозяйственным исследованиям в северо-западной части Тихого океана, Международная комиссия по регулированию рыболовства палтуса, Международная тунцовая комиссия и др. Все они внесли более или менее значительный вклад в разработку теории динамики популяций рыб. Наконец, в последние годы ценный вклад в разработку интересующих нас вопросов внесен отделом рыболовства Продовольственной и Сельскохозяйственной Организацией (FAO) Организации Объединенных Наций, которая провела важные проблемные и региональные совещания, наладила сбор и публикацию статистики уловов, выпустила полезные сводки и организовала публикацию библиографии по вопросам гидробиологии и рыбного хозяйства. Несомненно, что это международное сотрудничество во многом способствовало разработке теории динамики популяций рыб и биологических основ рационального рыболовства.

Падение рыболовства сначала в континентальных, а потом в некоторых морских районах усилило интерес к вопросам динамики популяций и способствовало расширению исследований в этой области. И не случайно с начала второй половины XIX в. появляются работы, в которых делаются попытки создать теорию динамики популяций рыб и формулируются основные положения рационального рыболовства. К. М. Бэр и Н. Я. Данилевский в России (Бэр, 1854, 1860, 1860а, Данилевский, 1862, 1871, 1875); Бекленд (Buckland, 1861, 1864; цит. по Graham, 1948

и др.) в Англии, Гензеи, Апштейн и Гейнке (Hensen u. Apstein, 1897; Heincke, 1898) в Германии; Петерсен (Petersen, 1895, 1900, 1903 и др.) в Дании и ряд ученых других стран заложили основу современной теории динамики популяций рыб. В этом отношении огромна заслуга наших соотечественников К. М. Бэра и Н. Я. Данилевского. Бэр является основоположником современной теории динамики популяций рыб и вместе с Данилевским создателем основных принципов рационального рыбного хозяйства. Подробно обзор биологических рыбохозяйственных исследований в нашей стране дан П. Г. Борисовым и мною (Борисов, 1960; Борисов и Никольский, 1961). Еще в 1854 г. Бэр сформулировал основные положения современной прогрессивной теории динамики стада рыб и общей теории продуктивности водоемов. В дальнейшем эти положения были им и Данилевским развиты в многотомном труде «Исследования о состоянии рыболовства в России».

Бэр правильно сформулировал основные положения современной теории динамики популяций, в первую очередь такие, как представление об относительной соразмерности рыбных ресурсов и обеспеченности рыб пищей. В этом плане у Бэра есть и другие, кроме приведенного выше, высказывания. Весьма интересны соображения Данилевского, который, развивая мысли Бэра, также указывал на зависимость величины стада рыб от кормности водоема. Высказывания Бэра по этому вопросу правильнее высказываний Данилевского, который несколько упрощал характер этой связи (см., например, Данилевский, 1862, цит. по изд. 1961, стр. 34 и др.). Говоря о связи численности и биомассы популяции рыб с обеспеченностью пищей, Бэр правильно описал и механизмы, ее определяющие. Бэр был первым исследователем, который выявил у рыб приспособления к саморегуляции численности.

Особо следует остановиться на трактовке Бэром биологического значения плодовитости. Он правильно рассматривал плодовитость как приспособление, обеспечивающее сохранение вида, как свойство, компенсирующее большую гибель. Бэр писал: «...сильная плодучесть оказывает только то действие, что вознаграждает убыль, если даже она и очень велика» (Бэр, 1860, цит. по изд. 1961 г.). Причем Бэр показал, что, чем выше смертность, тем выше плодовитость. Это положение он проиллюстрировал, в частности, на примере акул. В этом отношении очень интересно следующее высказывание Бэра: «Говоря вообще, конечно справедливо, что бо́льшая плодучесть рыб имеет целью вознаграждать те убыли, которые беспрестанно претерпевают породы рыб от хищных животных (в этом отношении и человек ничто иное, как особенная порода хищных животных), и вознаграждать притом в такой полноте, чтобы в конечном результате всегда находилось столько рыбы, сколько может прокармливаться. Доказательство этого находим мы в том обстоятельстве, что такие рыбы, которые нелегко съедаются другими, имеют весьма незначительную плодучесть. В наших водах живет рыба колюшка, которая по причине своих колючек лишь редко проглатывается другими рыбами. Она ежегодно выметывает только по нескольку сотен икринок. Еще разительнейший пример представляют в океане акулы: они при рождении уже так велики, что небольшим рыбам трудно на них нападать. Но зато акулы и производят ежегодно лишь весьма мало детенышей: начиная от двух и никак не более десяти» (Бэр, 1860).

Говоря о том, что плодовитость — приспособление к сохранению стада, к компенсации смертности и что плодовитость популяции меняется в зависимости от изменений обеспеченности пищей, Бэр естественно пришел к выводу, что от численности родительского стада, т. е. от количества выметанных икринок, во многом зависит численность пополнения стада рыб. Ему было чуждо представление о постоянном перенаселении водоемов молодью, представление, введенное в биологию Ч. Дарвином

и, по моему глубокому убеждению, отрицательно повлиявшее на разр ботку теории динамики стада рыб.

В высказываниях Бэра (1854) и Данилевского (1862) есть очень и тересные соображения о причинах флюктуаций численности рыб. И Бэ и Данилевский связывают численность рыб в первую очередь с обесп ченностью пищей, а обилие кормов в водоемах с величиной биогенно стока рек. Наиболее четко этот вопрос рассмотрен Бэром в отношени Каспийского моря (Бэр, 1854, 1860). В ряде очень интересных высказы ваний Бэр близко подошел к формулировке основного положения совр менной теории динамики популяций — представления о типе динамик стада как видовом приспособительном свойстве. Кроме упомянутых вы ше высказываний о плодовитости как приспособлении к разной инте сивности смертности, Бэр рассматривает такие вопросы, как время по полнения нерестового стада в зависимости от темпа роста, характе смертности и т. д. Большой интерес представляет трактовка Бэром био логического значения каннибализма у рыб. Важное значение имею высказывания Бэра и в области общей теории продуктивности водоемов Очень большое значение он придавал роли формы хозяйства в продук тивности водоемов и трактовал продуктивность водоемов как процес воспроизводства водоемом хозяйственно ценной продукции[1].

В области как теории динамики популяций рыб, так и общей теории продуктивности Бэр является основоположником современного прогрес сивного направления. Особо надо отметить, что для рыбохозяйственны исследований Бэра характерна очень тесная связь выдвигаемых им тео ретических положений с решением конкретных вопросов рыбного хозяй ства. Если Бэр как эмбриолог был кабинетным ученым, и многие его теоретические построения вроде закона о неспецифичности ранних ста дий развития были надуманными и не отражали природных закономер ностей, то, соприкоснувшись с жизнью, хозяйством, он приобрел мощный источник для развития своих научных воззрений и, опираясь на жизнь, смог сформулировать ряд важнейших теоретических положений, имею щих большое значение для дальнейшего развития как биологии, так и рыбного хозяйства.

Большое значение для развития теории рыбного хозяйства и динами ки популяций рыб имели исследования английского ученого Фрэнка Бенкленда (1826—1880). Бекленд, как и Бэр, правильно понимал биоло гическое значение плодовитости и что охрана размножения и молоди рыб и промысловых беспозвоночных имеет первостепенное значение в продуктивности их популяции. Ему было ясно, что перенаселения мо лодью водоемов не существует. Причины периодических колебаний уло вов он видел не во влиянии рыболовства, а считал их результатом воз действия естественных причин. В частности, одной из причин колебаний численности он считал суровость зим (Buckland, 1879; цит. по Graham, 1948) Интересно, что уже в то время Бекленд указывал на необходи мость для успешного изучения динамики популяций рыб наладить точ ную статистику уловов; на это мероприятие государственные органы должны обращать серьезное внимание.

На дальнейшее развитие теории динамики популяций, как и на раз витие теории биологии в целом, огромное влияние оказало произведение Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859). Влияние этого произведения на разработку теории динамики стада рыб было двояким. С одной сто роны, как и для всей биологии, общие положения теории Дарвина о пре емственности исторического развития оказали положительное влияние на разработку теории динамики популяций, но некоторые неверные

[1] Подробный разбор представлений Бэра в области теории продуктивности дан Г. С. Карзинкиным (1952), а в области разработки биологических основ рыбного

положения теории Дарвина неправильно ориентировали исследователей в области динамики численности животных.

Положение теории Дарвина о постоянном перенаселении и вызываемой им внутривидовой борьбе привело к представлению о постоянном перенаселении водоемов молодью, которой всегда достаточно и количество которой не ограничивает величины поголовья стада. Отсюда делался вывод, что интенсивное рыболовство, приводящее к сокращению родительского стада, только в крайних случаях может отразиться на воспроизводстве потомства. На базе этих положений, вытекающих из теории Дарвина, родились представления о неактуальности проблем регулирования рыболовства, о нецелесообразности охраны нерестилищ и ряд других положений, прямо противоположных представлениям Бэра и Бекленда.

Второе положение теории Дарвина, оказавшее существенное влияние на разработку теории динамики популяций рыб,— это представление о разновидности как о зачинающемся виде. В биологических рыбохозяйственных исследованиях, начиная с работ Гейнке (Heincke, 1898) о расах сельдей, было проведено очень много исследований, ставивших целью установить группировки рыб, четко отграниченные одна от другой. Эти исследования имели большое положительное значение. Прежде всего они давали в руки исследователя большой фактический материал по морфометрии рыб из разных районов их ареала. Они помогли разобраться в вопросах изменчивости рыб. Они, несомненно, способствовали также разработке методики математического анализа применительно к ихтиологическим исследованиям. Однако, к сожалению, часто формально-математический анализ, без выявления биологической сущности группировки, приводил к тому, что само по себе важное направление исследований сводилось к массовому выделению «локальных рас», которое базировалось лишь на формальном математическом анализе без попытки выяснить приспособительное значение данной группировки для существования вида. В итоге формальный расовый анализ привел к выделению в некоторых водоемах якобы самостоятельных рас, обособленных одна от другой. Так получилось, например, с сельдями Белого моря (Рабиннерсон, 1923, 1928), с воблой Северного Каспия (Морозов, 1932) и другими рыбами. Только позднее подход с биологических позиций позволил разобраться в действительных закономерностях локализации отдельных группировок в пределах вида и выяснить приспособительное значение и характер взаимосвязей отдельных локальных форм. В частности, например, пришлось пересмотреть старые представления о локальных стадах атлантико-скандинавских сельдей (Марти, 1956, и др.) и сельдей Белого моря (Лапин, 1962).

Как мы видели, уже Бэр указал на связь между обеспеченностью рыб пищей и численностью. Но если Бэр правильно рассматривал связь пища — потребитель как приспособительную связь, когда популяция вида активно реагирует на изменение обеспеченности пищей изменением темпа воспроизводства, то в представлении Дарвина влияние пищевого фактора выражается в виде внешнего противоречая, вызывающего обострение конкуренции и увеличение смертности в результате внутривидовой борьбы. Эти два подхода к трактовке проблемы обеспеченности пищей очень четко прослеживаются на протяжении всей последующей истории разработки проблемы динамики популяций. Если Бэр понимал отношение корм — потребитель как сложное комплексное явление, то в дальнейшей разработке проблемы динамики популяций господствующим сделалось представление о прямой количественной зависимости количества потребителя, в нашем случае рыбы, от количества корма. Это представление нашло отражение в теоретических высказываниях ряда ученых первой половины XX в. В. А. Кевдин (1915), за ним Ф. И. Ба-

ранов (1918) в нашей стране, Петерсен (Petersen, 1894) и его ученики в Дании, Томпсон (Thompson, 1937, 1950) в США и многие другие исходили из этого представления при разработке теории динамики популяций. Наиболее прямолинейно эту точку зрения выразил Альм (Alm, 1924), принявший прямое отношение между количеством бентоса в водоеме и количеством бентосоядных рыб.

Однако дальнейшая разработка вопросов, связанных с характером отношений пища — потребитель, показала, что взаимоотношение пищи и потребителя представляет собой явление значительно более сложное, чем прямая количественная связь. Н. С. Гаевская (1955) правильно отметила, что в настоящее время старые представления о кормовой базе как о количестве кормовых организмов и о прямой количественной связи пища — потребитель «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 взаимопротиворечивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптаций, исторически выработавшихся у каждой стороны». Г. С. Карзинкин (1952) и Г. В. Никольский (1947, 1950 и др.) ввели представление об обеспеченности пищей как о сложном комплексном явлении, зависящем как от количества и качества доступного корма и условий его потребления, так и от состояния самого потребителя, определяемых его условиями жизни. Эти авторы показали, что об обеспеченности пищей популяции лучше можно судить по динамике биологических показателей особей, ее слагающих, чем непосредственно по количественному учету кормовой базы. Б. П. Маитейфель (1961) установил, что отношения рыбы и ее кормовой базы находятся в тесной связи с отношениями рыбы и ее потребителей. Им введено важное понятие о «триотрофе».

Таким образом, в современной трактовке динамики популяций обеспеченность пищей рассматривается как сложное комплексное явление. Обзор современных представлений по этому вопросу дан Е. В. Боруцкий (1960) и М. В. Желтенковой (1961).

Из представления о прямой количественной зависимости величины рыбного стада от количества корма неизбежно следовало отрицание адаптивного значения плодовитости рыб и наличия связи величины родительского стада и потомства. Численность стада ограничивается кормом; если количество корма стабильно, то пополнение, вне зависимости от количества отложенных и оплодотворенных икринок, будет одинаковым. Эта точка зрения нашла наиболее четкое выражение в математической интерпретации закономерностей динамики популяций рыб Ф. И. Барановым (1918), развивавшим представления Баранова Томпсоном (Thompson, 1937, 1950), В. С. Ивлевым (1961) и другими исследователями. Одни ученые считали, что корм ограничивает численность рыб, уже перешедших с планктонного на донное питание (Альм, 1924; Garstang, 1900—1903; Баранов, 1918, и др.), другие придерживались взгляда, что решающее значение имеет количество корма на ранних этапах развития, главным образом в момент перехода на внешний корм (Hjort, 1914; Reunsefell, 1930, и др.). Но вне зависимости от того, на каком этапе кормность признавалась прямо ограничивающей численность, признание этого положения неминуемо приводило к отрицанию зависимости численности потомства от численности родительского стада и количества отложенных икринок, т. е. отрицалось приспособительное значение плодовитости. Это сильно задерживало изучение закономерностей динамики плодовитости, так как становились неясными цель этого изучения, его практический смысл. Однако все же накопленные факты несомненностью показали, что плодовитость приспособительно меняется в связи с изменением обеспеченности пищей.

Первым в недавнее время приспособительное значение динамики плодовитости показал Свердсон (Svärdson, 1949) В статье «Natural Selection and Egg Number in Fish» он, насколько мне известно, первый после Бэра высказал мысль, что изменения плодовитости, происходящие у особей в популяции, носят приспособительный характер. Однако механизм этого явления Свердсон, как мне представляется, объяснил неправильно — только естественным отбором. Более подробно приспособительное значение плодовитости было рассмотрено мною (Никольский, 1950, 1953, 1953а, б и др.) и Б. Г Иоганзеном (1955а и др.). Основываясь на данных В. А. Мейена (1940) и других авторов, я показал, что механизм изменения плодовитости регулируется изменением характера обмена веществ, в свою очередь связанным с изменениями обеспеченности пищей. Пересмотр представлений о приспособительном значении плодовитости привел к появлению в нашей стране и за рубежом многочисленных работ по плодовитости рыб и выявлению ряда важных закономерностей. Сейчас лишь единичные исследователи, например А. И. Зотин (1961), пытаются отстаивать точку зрения о неприспособительности индивидуальной плодовитости рыб [1].

Трактовка плодовитости как приспособительного свойства позволяет использовать анализ ее динамики как подсобный метод для оценки состояния популяции и прогноза урожая. В теснейшей связи с трактовкой плодовитости стоит и трактовка взаимоотношения родительского стада и потомства. Ведь если пополнения всегда достаточно, если несколько особей своей плодовитостью могут обеспечить все пополнение, так как смертность вызывается в первую очередь внутривидовой конкуренцией на ранних возрастах, то количество родителей лишь в исключительных случаях может влиять на количество потомства. Отсюда отрицается наличие закономерной связи между родительским стадом и потомством и делается вывод, что особого внимания охране родительского стада уделять не следует: минимальное необходимое число производителей всегда сможет обеспечить нужное пополнение. Однако непосредственные эмпирические данные, особенно наблюдения над рыбами с незначительными флюктуациями (см., например, Чугунов, 1928, и др.), показали, что во многих случаях есть несомненная взаимосвязь между количеством нерестовавших производителей и пополнением. Часто имеется прямая связь между численностью родительского стада и численностью потомства, а отклонения от этой связи некоторые исследователи (Ricker, 1954, и др.) считают лишь исключением. Однако и такая крайняя точка зрения тоже противоречила наблюдавшимся фактам.

В последнее десятилетие наметился выход из создавшегося противоречия. Некоторые исследователи (Николаев, 1958, 1958а; Никольский, 1961а,б, и др.) показали, что условия нагула родительского стада определяют не только его плодовитость, но и качество половых продуктов, а тем самым жизнестойкость потомства. Было показано, что связь родительского стада и потомства, представляющая собой закономерное явление, выражается более сложной связью: *количество и качество родителей→количество и качество потомства*. Было показано, что у рыб с сильно выраженными флюктуациями связь *родительское стадо→потомство* обычно более зависима от обеспеченности внешней пищей, чем у рыб, у которых флюктуации меньше. Как правило, большее по численности поколение дает большее по численности потомство; это связано с тем, что созревание более мощного поколения оказывается

[1] Критический разбор точки зрения А. И Зотина дан в работах В. Д Спановской, В А Григораш и Т. Н Лягиной (1963), Г М. Персова (1963) и Г. Д. Полякова (1965).

[illegible] тельных влияний на урожайность отдельных лет.

Особое значение в разработке теории динамики популяций имеет выяснение закономерностей, определяющих флюктуации численности, урожайность отдельных годовых классов у рыб. Известно, что у некоторых рыб (треска, океаническая сельдь и др.) урожайное поколение может превышать неурожайные более чем в 50 раз. Естественно, что это очень сильно сказывается на численности стада промысловых рыб и эффективности рыболовства.

Огромное значение в разработке проблемы флюктуаций имели работы Йорта (Hjort, 1914, 1926), который показал, какое большое значение имеют колебания урожайности для определения численности промыслового стада. Йорт установил, что урожайные поколения появляются тогда, когда цикл развития личинок рыб совпадает с развитием организмов, служащих им пищей. Период перехода с желточного на внешнее питание во многих случаях определяет величину годового класса. Это положение Йорта в дальнейшем было подтверждено и развито многими исследователями в разных странах.

В трактовке причин флюктуаций в недавнее время выявились, пожалуй, наиболее остро два подхода. Основоположником первого является Йорт; сторонники этого направления считают обеспеченность пищей на этапе смешанного питания (желтком и внешним кормом) основной причиной колебаний урожайности. Представители второго направления видят основную причину урожайности в изменении абиотических условий (температура, штормы и т. д.) за пределы границ, к которым вид приспособлен. Несомненно, что в природе наблюдается гибель личинок от отсутствия необходимой пищи и в результате воздействия летальных градиентов абиотических факторов. Последнее особенно часто наблюдается на биологической границе ареала вида. Обе эти трактовки причин флюктуаций носят несколько механистический характер; они недоучитывают активной приспособительной реакции популяции на то или иное изменение условий жизни.

В последнее время наметился третий подход к объяснению причин флюктуаций: флюктуации рассматриваются как видовое приспособление. Выживание личинок обеспечивается не только обилием необходимых кормов на этапе смешанного питания, но и жизнестойкостью самих личинок. Последняя же в большой степени, как указано выше, зависит от условий нагула родителей в предшествующий нересту сезон. В разработке проблемы флюктуаций за последние годы все большее значение приобретает экспериментальный метод (Rollefsen, 1939; Soleim, 1942; Никитинская, 1958; Hempel a, Blaxter, 1961; Blaxter a. Holliday, 1963; Григораш, 1961), позволяющий выяснить как оптимальные и летальные концентрации кормов для выживания личинок, так и жизнестойкость личинок с разной величиной биологических показателей.

С проблемой флюктуаций тесно связана и разработка проблемы периодических колебаний численности стад промысловых рыб. Начиная с работ Йорта (1914), причины этих периодических колебаний численности и качественных показателей особей в популяциях правильно связывалось с климатическими колебаниями. Была показана связь периодических колебаний численности популяций некоторых рыб со стоком рек (Державин, 1922; Николаев, 1958, 1958а; Ижевский, 1961, и др.) или с мощностью снегового покрова (Sund, 1924).

Было отмечено, что периодические колебания численности проходных рыб (лосось) часто совпадают с колебаниями численности наземных животных (Берг, 1936). Удалось установить, что существует разная периодичность колебаний, отличающихся по длине цикла. Установлена связь этих периодических колебаний с периодичностью солнечной

ности. Проведенный в 1948 г. Международным советом по изучению моря специальный симпозиум, посвященный колебанням климата, численности и распределения промысловых организмов в Северной Атлантике, подвел итоги исследований и в области выяснения закономерностей. Экспериментальные работы, связанные с решением проблемы урожайности, организмов. Результаты этого симпозиума опубликованы Международным советом по изучению моря в специальном томе Rapports et Proces Verbaux (1949), в котором дана также библиография работ по рассматриваемому вопросу. Современный период в разработке этой проблемы характеризуется началом отхода от старых механистических схем и стремлением выявить видовую специфичность периодических колебаний численности организмов разного географического происхождения и установить приспособительные механизмы ее реализации. От метода сопоставления исследователи в разработке этой проблемы все больше переходят к эксперименту. Перечисленные выше экспериментальные работы, связанные с решением преблемы урожайности, имеют очень большое значение и для понимания закономерностей периодических колебаний численности рыб.

Важнейшее значение для понимания закономерностей, определяющих урожайность, и особенно для разработки правильной биотехники рыбоводных и мелиоративных работ имело познание закономерностей онтогенеза рыб. Старые представления о постепенном ходе индивидуального развития, отрицание специфики отдельных стадий, естественно, ни в коей мере не могли удовлетворить исследователей, разрабатывающих проблему динамики популяций рыб. Точно так же не могло быть принято ихтиологами и представление о делении онтогенеза на дофункциональный и функциональный периоды, или биогенетический закон Геккеля и Мюллера. С позиций рыбохозяйственной практики, все эти неверные положения не выдерживали критики, и на смену им пришли представления о приспособительности всех видовых свойств на всех этапах онтогенеза, о видовой специфике и ранних этапов онтогенеза, о специфике развития рыб отдельных экологических групп (Крыжановский, 1950). Очень большое значение для правильного понимания закономерностей развития и динамики численности рыб имела разработка теории этапности индивидуального развития (Васнецов, 1953, 1953а; Еремеева, 1961). Только опираясь на представление об этапности развития, можно правильно понять закономерности пополнения и убыли популяции.

Для понимания закономерностей динамики популяций важнейшее значение имеет познание закономерностей, определяющих не только урожайность, но и рост рыб.

Проблема роста рыб стала разрабатываться в современном плане с начала XX в., когда для этих целей начали использовать годовые отметки на чешуе, костях и отолитах рыб. В первый период исследований особенно важное значение в разработке метода анализа возрастного состава популяции и реконструкции роста рыб по чешуе имели работы норвежских ученых: Йорта, Леа и других, а в нашей стране — В. К. Солдатова (1915) об осетровых Амура и некоторые другие. Возможность определения индивидуального возраста рыб позволила выяснить возрастную структуру стад рыб и ее динамику, подойти к оценке мощности поколений и выяснению закономерностей убыли популяции. Большое значение для понимания закономерностей динамики популяций имело познание закономерностей роста рыб. Разработанный Леа (Lea, 1910) метод реконструкции роста рыбы по чешуе, исходя из предположения о прямолинейной связи роста тела рыбы и чешуи, имел большое значение в разработке проблемы динамики численности. Однако в ходе последующих работ было выяснено, что в большинстве случаев отно-

шение тело — чешуя выражается не прямолинейной, а более сложно зависимостью (Монастырский, 1936). Дальнейшая разработка этого вопроса привела к представлению о видовой и популяционной специфичности отношения роста тела рыбы и чешуи (Вовк, 1956). Математический анализ кривых роста в целях изыскания единой формулы роста привел к составлению соответствующих уравнений роста (Bertalanff 1934, и др.), однако дальнейшее, более углубленное изучение закономерностей роста показало, что «единая формула роста» не отражает действительного хода этого процесса. Было установлено, что характер роста меняется по этапам развития и находится в теснейшей связи с другими процессами, происходящими в организме: жиронакоплением, развитием половых желез и др. (Чугунова, 1961; Чугунова, Ассман, Макарова, 1961). В разработке динамики популяций рыб большое значение имело раскрытие приспособительного значения роста и его значения как регуляторного механизма в динамике самовоспроизводства популяции (Васнецов, 1947, 1953а; Монастырский, 1952).

Введение И. И. Шмальгаузеном (1935) и В. В. Васнецовым (1934) понятий константы роста и характеристики роста позволило подойти к периодизации процесса роста. Существенное значение в дальнейшей разработке проблемы динамики популяций имел анализ сезонного хода линейного и весового роста и его взаимосвязи с другими процессами в организме, в первую очередь с накоплением и перераспределением резервных веществ и ходом созревания половых продуктов. Вскрытие приспособительной специфики этих процессов позволило подойти к оценке состояния популяций по ее биологическим показателям. При анализе возрастных изменений соотношения процессов линейного роста, накопления резервных веществ и полового созревания установлено, что в разные периоды жизненного цикла этот процесс идет неодинаково; в связи с этим и годовое кольцо у рыб разного возраста часто закладывается в разные сезоны (см. Чугунова, 1931; Константинова, 1958, и др.). Крупным шагом вперед в разработке интересующей нас проблемы было установление на отолитах (Rollefsen, 1935), чешуе и костях (Монастырский, 1940) нерестовых отметок. Это позволило определять время полового созревания рыб, соотношение в нерестовой популяции впервые и повторно нерестующих особей, периодичность нереста, количество нерестов у особи в течение жизни и т. д.

Таким образом, к 30-м годам XX в. была создана методическая возможность детального анализа структуры популяции, а это в свою очередь привело к двум очень важным прогрессивным обобщениям в области динамики популяции: к представлению о типе динамики стада как видовом приспособительном свойстве (Северцов, 1941) и к вытекающему из него представлению о типах нерестовых популяций рыб (Монастырский, 1949).

Дальнейшая критическая разработка этих представлений (Никольский, 1950, 1953б и др.; Лапин, 1961; Thompson, 1959, 1962; Шефер, 1957 и др.) способствовала созданию современной прогрессивной теории динамики стада рыбы.

Разработка методики определения возраста у рыб позволила подойти к определению величины общей смертности. Ф. И. Баранов (1918) и Хентсмен (Huntsman, 1918) первые сделали попытку по изменению возрастного состава разных видов камбал определить интенсивность смертности и ее изменения. Основными и принципиальными ошибками их построений явилось признание постоянной величины пополнения, независимой от величины и структуры нерестового стада, и утверждение, что изменения возрастной структуры стада непосредственно определяются только величиной изъятия. Эти ошибки повторили и многие другие исследователи (Thompson, 1937, 1950; Westenberg

1955; Ивлев, 1961, и др.). Между тем уже из материалов, приведенных в капитальной работе Йорта (Hjort, 1914), было достаточно ясно видно, что возрастная структура стада определяется не только величиной убыли популяции, как думали Баранов, Хентсмен и их последователи, но есть результат взаимодействия минимум двух взаимосвязанных процессов — пополнения и убыли. Отражение изменений интенсивности смертности на возрастной структуре популяции значительно сложнее и не столь прямолинейно, как это ранее представлялось. К сожалению, это стало понятным исследователям далеко не сразу. Еще в 1951 г. Ф. И. Баранов утверждал, что промысел неминуемо нарушает видовую специфику структуры стада. Однако, например, Томпсон, ранее признававший точку зрения Баранова и положивший ее в основу моделирования динамики стада палтуса (Thompson, 1937, 1950), в последнее время пришел к представлению о типе динамики стада как видовом приспособлении (Thompson, 1962).

Некоторыми исследователями выявлены, в частности и путем анализа математических моделей, те закономерности, которым подчиняется изменение возрастной структуры популяции, и показано, что омоложение возрастного состава далеко не всегда должно сопутствовать интенсификации промысла. На многих примерах была показана видовая специфичность реакции рыбы на изменение интенсивности смертности. В отношении некоторых видов рыб ученые разных стран установили допустимую максимальную величину изъятия (Thompson a. Herrington, 1930; Бойко, 1961, и др.) Была показана связь максимальной величины изъятия со структурой популяции.

Проблема изучения смертности, естественно, в большой мере связана с выявлением закономерностей отношений хищник — жертва. Первый период исследований этого вопроса характеризуется, с одной стороны, накоплением обширного фактического материала, а с другой,— созданием часто умозрительных схем, основанных или на статистических данных добычи хищника и жертвы, или на примитивных биологических моделях. Представление о простой количественной связи хищника и жертвы и попытка их математической интерпретации (Lotka, 1925; Volterra, 1928, и др.) не дали удовлетворительного результата, хотя эти попытки реализовались и с привлечением современной электронной техники (Doi, 1959). Значительно плодотворнее был анализ тех биологических закономерностей, которым подчиняются отношения хищника и жертвы. За последние годы в этом отношении получены важные результаты и выявлены существенные закономерности (Лишев, 1950; Ricker, 1952; Никольский, 1953, и др.). Особое значение имела серия исследований К. Р. Фортунатовой (1961), показавшей закономерности, которым подчиняются изменения структуры популяции мирной рыбы под воздействием хищников. В итоге многих исследований, начиная с работ Бэра, было установлено, что хорошо защищенные виды могут компенсировать меньший процент убыли, чем виды, плохо защищенные от хищников. В этом плане несомненное значение имела разработка отечественными учеными представления об относительности (конкретности) адаптаций (Васнецов, 1938, 1953а), об относительности защитных приспособлений (Лишев, 1950; Паракецов, 1958) и приложение этих представлений к воздействию рыболовства (Marty, 1961).

Для понимания закономерностей естественной смертности очень важно знать естественную продолжительность жизни рыб и закономерности, которым подчиняются ее изменения. К сожалению, до недавнего времени этим вопросам уделялось очень мало внимания. Было показано в отношении некоторых видов, что более быстро растущие и раньше созревающие особи в популяции обладают меньшей продолжительностью жизни (Hile, 1936; Лукин, 1949; Дементьева, 1962; Спановская,

Григраш и Лягина, 1965, и др.). Серьезного внимания заслуживают соображения П. В. Тюрина (1962) о закономерностях естественной смертности. Весьма интересные выводы и сводку фактических материалов по этому вопросу дали Бевертон и Холт (Beverton e. Holt, 1959).

Значительно сложнее история исследования закономерностей воздействия рыболовства на популяции промысловых рыб. Несомненно, что этот вопрос имеет в рассматриваемой проблеме весьма существенное значение, поэтому понятно, что он давно обратил на себя внимание. Еще Бэр и Данилевский указали на основные формы воздействия рыболовства на популяции промысловых рыб. Многочисленные исследования позволили получить довольно точную картину тех изменений, какие вызывает в промысловом стаде вылов той или иной интенсивности. Особое значение для понимания характера воздействия рыболовства на стада промысловых рыб имел анализ влияния запуска рыболовства во время войн 1914—1918 и 1940—1945 гг. в таких основных промысловых районах, как Северное и Азовское моря (Rap. Proc. Verb., 1948; Чугунов, 1927, и др.). Полученные результаты, обобщенные по Северному морю Международным советом по изучению моря, послужили основанием для выводов, представляющих теоретический и практический интерес. Существенное значение для понимания закономерностей влияния рыболовства имело исследование «кухониых остатков» ископаемого человека. Этот анализ позволил выявить важные закономерности и вместе с материалами по современному промыслу с несомненностью показал видовую специфичность воздействия рыболовства и то, что по характеру воздействия на популяцию промысел близок к воздействию хищников (Никольский, 1958а; Лебедев, 1961; Бойко, 1964а).

В результате большой серии исследований было теоретически обосновано понятие перелова и показано, что перелов должен рассматриваться в двух аспектах: биологическом и экономическом (Рессел, 1947).

Существенное значение имел анализ селективного действия рыболовства. Если на первых этапах исследования этого вопроса изучалось главным образом отбирающее действие ячеи разного размера на рыб разной длины и экстерьера (Баранов, 1914, и мн. др.), то в дальнейшем большое внимание стало уделяться отбору по качественным показателям (Farran, 1936, и др.) особей того или иного пола (Peterson, 1954; Alm, 1959, и мн. др.) по биологическому состоянию и т д. Большие материалы накоплены по селективному действию орудий лова из разных материалов и разной конструкции. В итоге всех этих исследований удалось выявить важные биологические закономерности селективного действия орудий и способов рыболовства и в некоторых случаях определить масштабы этого действия.

Естественно, что разработка перечисленных выше вопросов имела большое значение для разработки теории динамики популяций рыб. Однако рыбную промышленность интересовали конкретные вопросы реализации этой теории, сколько и какой рыбы можно поймать и каков максимум вылова, при котором сохраняется воспроизводительная способность популяции. И естественно, что со времени Бэра и Данилевского наука пыталась дать ответ на эти вопросы. Общую численность рыбы в водоеме пытались оценивать разными способами: путем облова контрольных площадей и экстраполяции на всю площадь водоема, путем учета выметанной икры и расчета по количеству икры величины нерестового стада, путем мечения и учета процента возврата и некоторыми другими способами. Однако для практических целей, пожалуй, большее значение, чем статическое определение абсолютной численности стада, имело установление тех закономерностей, которым подчиняются изменения стада и прогноз возможных уловов История разработки методики промысловых прогнозов и оценки запасов рыб

подробно рассмотрена в нашей литературе (Монастырский, 1940, 1952; Аверинцев, 1948; Дементьева, 1953, 1964). Основным принципом, на котором основано большинство методов прогнозов еще со времени Йорта, был анализ изменений возрастного состава стада. Существенное значение в большинстве методов прогнозов имеет учет урожайности молоди. Особенно детально этот метод был разработан Волго-Каспийской станцией под руководством Н. Л. Чугунова (1928). Большим шагом вперед в совершенствовании методики прогнозирования явилось использование нерестовых отметок на отолитах и чешуе (Rollefsen, 1935; Монастырский, 1940, и др. Дементьева, 1952).

Существенным этапом в совершенствовании методики прогнозирования было использование качественных показателей особей в популяции. темпа роста, плодовитости, амплитуды изменчивости признаков и свойств и др. Это позволило значительно повысить точность и надежность прогнозов (Крогиус, 1951; Бирман, 1951; Никольский, 1950; Дементьева, 1953, и мн. др.).

При разработке методики составления промысловых прогнозов и оценки запасов рыб исследователи широко пользовались методом математического моделирования. В нашей стране уже на первых этапах этой работы было использовано несколько типов моделей: модели, основанные на непрерывном времени, такие, как модель Баранова (1918), и модели с дискретным временем с интервалом в один год. Первой моделью второго типа была модель, предложенная А. Н. Державиным (1922) для оценки численности стада куринской севрюги.

Используемые в прогностических целях математические модели совершенствовались параллельно совершенствованию их биологической основы. К настоящему времени в этом направлении проделана очень большая работа (Ricker, 1958; Hempel, Sahrhage, 1961; Kubo a. Yoshichara, 1957; Никольский, 1963; Меншуткин, 1964, 1964а, и др.) и сделаны первые попытки использования электронных счетнорешающих устройств для составления промысловых прогнозов.

Не менее важная практическая задача, решение которой опирается на теорию динамики популяции,— это расчет такого режима эксплуатации промысловых стад, при котором достигалось бы получение от популяции максимальной продукции. Первые общие высказывания в этом плане мы находим у Бэра и Данилевского. Однако быстрый прогресс в разработке этих вопросов стал возможен, когда стало практически осуществимым массовое определение индивидуального возраста рыб. Естественно, что разработка методов рациональной эксплуатации теснейшим образом связана с бнологическим обоснованием правил рыболовства, и в первую очередь таких вопросов, как «мера на рыбу» и размеры ячеи в орудиях лова.

В течение длительного периода после работ Бэра и Данилевского считалось, что и рыбам с длительным жизненным циклом достаточно дать возможность отнерестовать один раз, после чего их можно вылавливать. Однако последующие исследования (Чугунов, 1928; Мейснер, 1932; Graham, 1948; Никольский, 1956; Берднчевский, 1958, 1961, и др.) показали, что наибольший привес популяций у рыб с длинным жизненным циклом приходится на более старшие возрасты.

Дальнейшая разработка этого круга вопросов пошла в направлении выяснения закономерностей, определяющих связь качества половых продуктов и возраста родительских особей, а также закономерностей «оплаты корма» особями разного возраста и в целом проблемы старения организма. Эти исследования внесли значительные коррективы в наши первоначальные представления.

Весьма существенным путем повышения продуктивности популяций является правильная география и сезонный ход промы ла. В этом плане

со времени работы Йорта (1914) выполнены важные исследования, позволившие сделать некоторые практические рекомендации (см., например, Бервальд, 1956, 1964). Однако проблема рациональной эксплуатации стад промысловых рыб еще далеко не полностью решена. Она должна и впредь оставаться в центре внимания исследователей.

Как указывалось выше, история разработки проблемы динамики популяций — это история борьбы прогрессивных идей с отживающими, это большой коллективный труд. Несомненно, что происходившие у нас и за рубежом дискуссии по вопросам динамики популяций рыб и отдельным вопросам этой проблемы способствовали ее успешной разработке. Начиная с полемики между акад. Н. М. Книповичем и другими ихтиологами, с одной стороны, и Ф. И. Барановым,— с другой (см. «Бюллетень рыбного хозяйства» за 1925 г. и следующие), проходившие в нашей стране обсуждения как в печати, так и на рыбохозяйственных конференциях (1951 г.) и совещаниях (1960 г.) способствовали широкому обмену мнениями и сближению взглядов на основе прогрессивной теории. Несомненно, существенное значение имели также международные совещания и симпозиумы, в частности, симпозиумы Международного совета по изучению моря, Симпозиум в Торонто (1947 г.), Совещание, созванное ФАО в Риме (1955 г.), Симпозиум в Дароме (1960 г.) и другие.

Созданы ценные монографии и сводки: монографии Г. Н. Монастырского (1952), Бевертона и Хольта (1957), Риккера (1958), Кубо и Иошихара (1957) и др.

Мы подходим к такому периоду в развитии человечества, когда и в отношении ресурсов Мирового океана человек из охотника и собирателя плодов все больше должен превращаться в животновода и плодовода, и в этом процессе прогрессивная теория динамики популяций должна играть важнейшую роль, быть как бы компасом, направляющим ход этого процесса.

Глава вторая

Обеспеченность пищей и пищевые отношения у рыб

Численность и биомасса популяций рыб и общая биомасса рыбного населения водоемов в очень большой степени зависят от обеспеченности популяций рыб пищей. Однако старые представления о прямой количественной связи биомассы потребителя и пищи сейчас сильно изменились. Кормовая база рыб — это сложное биологическое явление, в котором потребители и пища связаны сложной системой приспособительных противоречивых отношений (Карзинкин, 1952; Гаевская, 1955; Боруцкий, 1960; Желтенкова, 1964). Состав и величина кормовых ресурсов водоемов в значительной мере определяют не только биомассу рыбного населения, но и его качественный состав и соотношение величины биомасс составляющих видов.

Динамика кормовой базы рыб в водоемах влияет и на ритмику потребления пищи отдельными видами и отдельными возрастными группами рыб, а также на характер пищевых отношений в водоеме и полноту использования кормовых ресурсов [1].

Динамика кормовой базы в водоемах во многом определяет и динамику урожайности поколений, и темп роста рыб, и время полового созревания, а тем самым и продолжительность жизни. Однако не только величина и качество кормовой базы определяют обеспеченность рыб пищей и тем самым регулируют динамику численности и биомассы популяций.

Содержание понятия обеспеченности пищей рыб

Еще К. М. Бэр в 1854 г. установил основную общую закономерность, определяющую численность и биомассу стада рыб, указав на связь численности и биомассы стада рыб с обеспеченностью этого стада пищей.

Обеспеченность рыбы пищей определяется следующими основными моментами: количеством, качеством и доступностью пищи в водоеме, продолжительностью сезона нагула и численностью кормящихся популяций рыб. Все эти моменты взаимосвязаны. Популяция рыб, естественно, оказывает воздействие на кормовую базу; в свою очередь кормовая база воздействует на популяцию, обеспечивая ее рост, созревание половых продуктов, выживание. Однако кормовая база изменяется в зависимости от многих причин, и не зависящих от кормящейся популяции. Продолжительность сезона нагула далеко не всегда определяет обеспеченность рыбы пищей. Известно много примеров, когда рыбы заканчивают нагул задолго до того, как условия делают нагул невозможным или затруднительным. Так, например, значительная часть стада

[1] Следуя Е. В. Боруцкому (1960), под кормовыми ресурсами я понимаю тех животных, растения, микроорганизмы и продукты их распада, которые могут быть использованы рыбами в пищу. Под кормовой базой понимается совокупность животных, растений, микроорганизмов и продуктов их распада, которыми питаются рыбы в данном водоеме.

аральского леща прекращает нагуливаться, достигнув определенной упитанности и жирности, и начинает знмовальную миграцию до того, как условня в открытой части моря окажутся неблагопрнятными для нагула. В годы богатого развития планктона в Азовском море хамса заканчивает нагулнваться и начинает выходить в Черное море на зимовку задолго до наступления низких температур, делающих нагул невозможным. Однако очень часто продолжительность сезона нагула может ограничиваться наступлением неблагоприятных условий. Это можно проиллюстрировать на примере той же хамсы, которая в годы с малым количеством планктона не начинала зимовальной мнграции и продолжала питаться до наступления низких температур, которые иногда приводили даже к ее гибели.

Налим, питающийся прн низких температурах, в южной части области своего распространения растет хуже и имеет более короткий нагульный период, чем на севере. Окунь в озерах Англии в более теплые годы растет лучше, чем в более холодные (Le Cren, 1958); то же отмечено у речной камбалы в Балтийском море (Земская, 1964). Естественно, что ограничивающее действие сезона нагула сказывается на обеспеченности популяцин пищей, когда кормовая база оказывается низкой. При высокой кормовой базе продолжительность сезона нагула влияет на обеспеченность пищей популяции обычно на краю области распространенння внда: у холодноводных видов в южной части ареала (естественно в Северном полушарии) и у тепловодных в северной.

Итак, обеспеченность рыб пищей определяется также наличием условий добычи корма, его усвоения и построения из него тела рыбы (Никольский, 1953, 1961б). Обеспеченность пищей зависит и от абиотических условий в период нагула: температуры, освещенности, ветрового режима, колебаний уровня, меняющего величину кормовых площадей в водоемах, и многих других факторов. Обеспеченность пищей в значительной степени определяется и защищенностью потребителя от хищников в период нагула.

Рыба приспосабливается питаться в такое время года и суток, когда ей легче всего добыть и усвонть корм, а также и в такое время, когда она легче всего может избежать хищников. Оценивая обеспеченность рыбы пищей, нельзя забывать, что рыба находится в системе так называемого триотрофа (Мантейфель, 1961), в котором обеспеченность пищей в большой степени определяется защищенностью от хищников. Оценивается обеспеченность пищей популяций рыб лучше всего по состоянию самих рыб: их росту, упитанности, жирности, разнокачественности особей в популяции и другим показателям (Карзинкин, 1952; Никольский, 1953, 1953а; Шульман, 1963; Желтенкова, 1964, и др.).

Человек через управление пищевыми отношениями животных может в значительной степени управлять численностью и биомассой их популяций, ограничнвая численность вредных и повышая продуктивность полезных видов Но чтобы управлять динамикой популяций животных через изменение их пищевых отношенй, надо знать те естественные закономерности, которым подчиняются пищевые связи животных.

В области изучения закономерностей, определяющих обеспеченность пищей рыб, сделано за последние годы весьма много. Созданы и крупные обобщающие работы, в первую очередь монографии Г. С. Карзинкина (1952) и Е. В. Боруцкого (1960). С основными теоретическими положениями и выводами этих работ я согласен и позволю себе в этой главе их не повторять Методика изучения питания и пищевых отношений рыб подробно изложена в выпущенном Академией наук СССР «Руководстве по методике изучення пнтания рыб» (1961), к кото ому я и отсылаю интересующихся методикой изучения пищи

Этот вопрос подробно, на современном уровне знаний, разобран в руководстве М. В. Желтенковой (1961) В настоящей главе мною почти не рассматривается физиологическая сторона проблемы обеспеченности пищей. Этому вопросу посвящена обширная литература и есть ряд капитальных сводок (см., например, Пегель, 1950; Brown, 1957, и др.) и методических пособий. В частности, можно указать на соответствующие главы «Руководства по методике физиологических исследований рыб» (1962).

Пищевые отношения у рыб в пределах одного фаунистического комплекса в разных географических широтах

Система приспособлений к питанию определенной пищей и защите от определенных хищников вырабатывается у вида в процессе его становления. Этот комплекс морфоэкологических приспособлений определяется как тем «исходным материалом» — исходным видом, из которого формируется новый вид, так и имеющимися в водоеме кормовыми ресурсами и их потребителями, с которыми новый вид вступает в пищевые отношения, а также теми хищниками, к защите от которых вид должен приспособиться. В процессе становления у вида вырабатываются приспособления, позволяющие ему в сложившейся обстановке максимально полно использовать кормовую базу.

Формирование фаунистического комплекса — группы видов, связанных общностью географического происхождения,— это и приспособление к питанию определенными кормами, и выход из противоречий с другими видами на почве питания сходными биологическими группами кормов (у планктофагов, бентофагов, хищников) путем расхождения спектров их питания. У взрослых особей — видов одного фаунистического комплекса — сходство спектров питания существует обычно лишь в отношении второстепенных объектов питания, по основным же компонентам пищи их спектры питания различны. Эта закономерность отмечена в отношении как фауинстических комплексов континентальных вод, так и морей.

Мною (Никольский, 1953) на примере ряда фаун речных бассейнов (рек Или, Аму-Дарья, Печора, Амур) показано, что в пределах одного фаунистического комплекса у взрослых рыб наблюдается расхождение в характере потребляемой пищи. Например, в Амуре средняя степень сходства в составе личинок хирономид, потребляемых рыбами-бентофагами, принадлежащими к китайскому равнинному комплексу, достигает всего 3,6%, а между рыбами, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам,— китайскому и древнему верхнетретичному, она составляет 13,7% (Константинов, 1950). Аналогичная картина наблюдается и среди хищников и планктофагов.

У рыб-бентофагов, принадлежащих к туркестанскому, нагорноазиатскому и понтическому пресноводному фауннстическим комплексам и населяющих реки Средней Азии, наблюдается аналогичная картина — расхождение в спектрах питания по основным компонентам пищи (Никольский, 1953). Сходные закономерности прослеживаются и у фаунистических комплексов морей. Так, в Черном море как в понтическом (тюлька, многие бычки и др.), так и в средиземноморском (хамса, ставрида) и кельтийском (шпрот, мерланка и др.) фаунистических комплексах имеет место расхождение в пределах комплекса в спектрах питания у взрослых рыб-потребителей сходных экологических групп кормов. Видимо, близкая картина наблюдается и в пределах других морских фаунистических комплексов. Эта же закономерность отмечена и у морских беспозвоночных (Турпаева, 1949).

В более редких случаях выход из противоречивых отношений на почве питания у взрослых рыб одного фаунистического комплекса может осуществляться и путем расхождения кормовой стации. Однако явление подобного рода, видимо, представляет исключение и свойственно главным образом рыбам-потребителям организмов первых звеньев трофических цепей. У молоди рыб, относящихся к одному фаунистическому комплексу, выход из противоречий на почве питания осуществляется главным образом путем расхождения в сроках потребления сходной пищи. У молоди расхождение в составе пищи обычно гораздо меньше, чем у взрослых, но потребляет молодь разных видов эту пищу в разное время. Так, в пределах бореального комплекса пресных вод Евразии молодь щуки, окуня и плотвы питается сходной пищей, главным образом коловратками и науплиальными стадиями веслоногих. Но противоречивых отношений у молоди этих рыб на почве питания сходным кормом почти не возникает, так как молодь щуки, перестующей раньше, чем окунь, а тем более плотва, начинает питаться этими кормами, когда же личинки окуня переходят на питание этими кормовыми организмами, молодь щуки переходит на питание другими, более крупными формами. Сходная картина наблюдается и в отношении окуня и плотвы. Здесь, правда, захождение сроков потребления сходной пищи может быть бо́льшим, чем у окуня и щуки, но обычно тогда наблюдается некоторое расхождение в составе потребляемых организмов.

Однако поскольку биомасса младших возрастных групп у рыб значительно меньше, чем у взрослых, и количественное отношение кормовых организмов и их потребителей значительно выше, чем у рыб старших возрастных групп, то естественно, что даже при совпадении спектров питания у молоди разных видов одного фаунистического комплекса напряженность пищевых отношений оказывается меньше, чем в случае совпадения состава пищи у взрослых рыб.

Сходная закономерность наблюдается и в пределах бореального морского комплекса. Так, хотя молодь сельди, трески и сайды питается сходными кормами, но сроки его потребления несколько различны. По мере роста рыб наблюдается значительное расхождение в составе пищи у видов морского бореального комплекса (Миронова, 1956; Рудакова, 1956, и др.), т. е. наблюдается картина, аналогичная той, какую мы наблюдаем и в фаунистических комплексах пресных вод. Стенофагия молоди большинства рыб, т. е. приспособленность питаться определенным ограниченным ассортиментом кормов, нередко может быть непосредственной причиной ее массовой гибели. Конечно, необходимого для молоди корма в водоеме почти всегда более чем достаточно. Однако в месте концентрации молоди в нужное время корма может иногда и не хватить (см. стр. 186—192)

Таким образом, в пределах фаунистического комплекса «горизонтальные трофические связи», т. е. связи на почве питания сходными пищевыми объектами, оказываются ослабленными, Сходство в составе потребляемых организмов наблюдается обычно лишь по второстепенным компонентам пищи. Увеличение сходства в составе потребляемых кормов у взрослых особей видов, принадлежащих к одному фаунистическому комплексу, может возникать и приводить к обострению между ними пищевых отношений в условиях резкого изменения режима населяемых ими водоемов. Так, например, во многих образованных на реках водохранилищах, где в результате колебаний уровня исчезают прибрежные заросли подводной растительности, все бентофаги переходят к питанию преимущественно донными личинками хирономид. Это наблюдается, например, в подмосковных водохранилищах, где нет прибрежных зарослей: и плотва, и окунь, и ерш в качестве основного корма начинают

потреблять крупных донных личинок хирономид, что, естественно, при ограниченности кормовой базы приводит к обострению у них пищевых отношений как между собой, так и с лещом. При сокращении стока рек в южные моря нашей страны, например в Каспийское, обостряются пищевые отношения между видами, принадлежащими как к одному комплексу, так и к разным комплексам (Желтенкова, 1939; Шорыгин, 1952).

В сложившихся фаунистических комплексах основные системы отношений, определяющие численность и биомассу популяций видов, слагающих комплекс, идут по линии «вертикальных» связей, т. е. в пределах системы: пища⇄потребитель⇄потребитель второго порядка. Эта система взаимосвязанных отношений — триотроф, по терминологии Б. П. Мантейфеля (1961), определяет коадаптацию потребителя и потребляемого, хищника и жертвы. Такая система отношений в пределах триотрофа в значительной степени определяет и суточную ритмику питания, и характер миграций как вертикальных, так и горизонтальных: она связана и с некоторыми морфологическими особенностями: развитием соответствующих рецепторов для добывания пищи и для ориентации на врагов, развитием защитных приспособлений в виде шипов, колючек, ядовитости, стайного образа жизни и т. д. Одним словом, в пределах триотрофа вид-хищник приспосабливается как к добыванию своей пищи, так и к защите от своих врагов, а вид-жертва — как путем соответствующих защитных приспособлений и определенной интенсивности воспроизводства приспосабливается к сохранению определенной численности в условиях определенной интенсивности воздействия хищников, так и путем соответствующих адаптаций — к потреблению определенных видов пищи, обеспечивающих определенный характер обмена веществ, рост и накопление резервных ресурсов, необходимых для существования.

Таковы те основные закономерности, которым подчиняются пищевые отношения у рыб в сложившемся фаунистическом комплексе. Естественно, что эти закономерности пищевых отношений не остаются одинаковыми во всех географических широтах, они различаются также и в водоемах равнин и горных водоемах. Они различны в прибрежной зоне моря, в пелагиали и на больших глубинах.

В фаунах высоких широт рыбы обычно оказываются приспособленными к питанию различными видам кормов, т. е. являются эврифагами. Это связано с большой лабильностью кормовой базы. В высоких и умеренных широтах спектр питания вида может очень сильно меняться в разных водоемах, причем меняются не только второстепенные, но и основные компоненты питания. Особенно четко это наблюдается в пресных водах (Никольский, 1947, 1953), но выражено также и в морских. Эврифагия связана с затратой большей энергии на добывание пищи. Узкая адаптация к питанию каким-либо одним видом корма обеспечивает меньшую затрату энергии на его добывание и более высокую его усвояемость. В то же время вид-эврифаг, как правило, характеризуется большей численностью, более широким ареалом и может населять более разнообразные стации обитания, чем вид-стенофаг.

В фаунах более низких широт спектры питания как морских, так и пресноводных рыб становятся более узкими. Это связано не с сокращением разнообразия кормовых организмов, а с большей стабильностью кормовых условий. Если в пределах бореального равнинного комплекса пресных вод среднее число компонентов пищи у видов рыб, его слагающих, около 14, то в пределах понтического пресноводного — оно около 8, а в озерах Центральной Африки — около 3—4 (Никольский, 1947, 1953). Стенофагия, как только что указывалось, обеспечивая виду более легкое

добывание и более полное усвоение основного кормового объекта, естественно ограничивает его распространение. Стенофагией видов тропической ихтиофауны в значительной степени объясняются большее видовое разнообразие фауны низких широт по сравнению с фауной высоких широт и меньшая численность и биомасса отдельных видов тропиков по сравнению с видами высоких широт. Ни один вид тропических вод не достигает такой биомассы и численности, как треска, сельдь и некоторые другие виды бореального комплекса, и не дает столь значительных уловов, как эти виды. Из тропических видов только некоторые анчоусы, тунцы и пеламиды дают относительно высокие уловы, но это объясняется не их эврифагией, а приуроченностью их распространения к исключительно стабильной по своим условиям жизни тропической пелагиали Мирового океана, что позволяет этим видам обладать очень широким ареалом и численностью.

Общее разнообразие ихтиофануны низких широт по сравнению с ихтиофауной высоких широт объясняется не только большей стенофагией видов низких широт, но и появлением новых кормовых ресурсов, которые в высоких широтах отсутствовали. В высоких широтах как в морях, так и в пресных водах нет рыб, питающихся растительностью. В умеренных широтах появляются виды, лишь часть рациона которых составляют растительность и растительный детрит. В наших водах это — красноперка, подуст, серебряный карась. В тропиках количество видов, питающихся растительностью — как макрофитами, так и планктонными и донными водорослями,— значительно возрастает.

Различны в разных широтах и в водоемах разного типа и напряжение отношений хищник — жертва и развитие у видов жертв соответствующих защитных приспособлений (Никольский, 1950, 1953, 1953а, 1956а, и др.; Паракецов, 1958, 1962). Формы защиты от хищников у рыб, как известно, весьма разнообразны и выражены не только в виде соответствующих изменений в строении рыб (развитие шипов, колючек и т. д.), но и в поведении (стайность, миграции, скорость движения, охрана потомства, закапывание в грунт и др.), обеспечивающем защиту от хищников (Васнецов, 1953в; Крыжановский, 1949; Никольский, 1955; Мантейфель, 1955; Мантейфель и Радаков, 1960; Радаков, 1961; Мантейфель, Гнрса, Лещева и Павлов, 1965, 1965а).

Очень существенным моментом, отличающим обеспеченность пищей рыб в высоких, умеренных и низких широтах, является продолжительность сезона нагула, а тем самым и развитие приспособлений к перерыву в питании. У рыб мы наблюдаем нечто сходное с тем, что существует у древесной растительности, у которой в низких и высоких широтах процент вечнозеленых растений больше, чем в умеренных широтах. В высоких и низких широтах фотосинтез у многих растений происходит почти круглый год, а в умеренных широтах есть перерыв в зимнее время. У рыб в высоких широтах многие виды питаются почти круглый год с перерывом только на период размножения. Это наблюдается как в морских, так и в пресных водах. Так, по данным П. Л. Пирожникова (1950), представитель пресноводного арктического комплекса муксун *Coregonus muksun* (Pallas) в низовье Лены питается круглый год, причем очень интенсивно зимой. С октября по март средний индекс наполнения кишечника равен 112,0, а спектр питания состоит в среднем из трех компонентов, а за период июнь — сентябрь средний индекс наполнения — 58,5, число же компонентов (ассортимент) увеличивается до семи. Аналогичная картина наблюдается у представителей морского арктического комплекса. Так, полярные камбалы рода *Liopsetta* питаются более или менее интенсивно в течение всего года, не совершая миграции от берегов [illegible]. Это, о м чено как в бассейне Атлантического

океана и Белого моря, так и в бассейне Тихого океана (Моисеев, 1946а) То же самое наблюдается и в отношении другого представителя морского арктического комплекса — наваги. Как и полярная камбала, навага питается довольно интенсивно круглый год. Несколько снижается интенсивность питания только в январе, в период нереста (Паленичко, 1949; Кудерский и Анухина, 1963, и наши данные). Среди представителей арктического комплекса перерыв в питании наблюдается лишь у таких рыб, как, например, черная рыба *Dallia pectoralis* Beap, которая, населяя мелкие промерзающие водоемы тундры, естественно, лишена возможности питаться в зимнее время и на зиму впадает в состояние, сходное с анабиозом (Borodin, 1934).

Приспособленность питаться в течение всего года у представителей арктического комплекса, видимо, связана с низкой кормовой базой и краткостью вегетационного периода, за который не могут быть обеспечены рост рыб, созревание гонад и накопление резервных веществ в организме для длительного зимнего перерыва в питании. Интересно, что у многих видов арктического комплекса, например у сигов, в южной части области их распространения летом питание прекращается или очень сильно ослабевает (например в Амуре).

В пределах бореального комплекса картина оказывается сложнее. В пресных водах большинство озерных и речных видов бентофагов — плотва, язь, карась, гольяны и другие зимой прекращают питаться. В то же время хищники часто продолжают питаться иногда с не меньшей интенсивностью, чем летом. Зимой питаются щука, ленок, таймень и др. Аналогичная картина наблюдается и среди представителей бореального морского комплекса. Так, среди дальневосточных камбал, относящихся к этому комплексу, желтоперая *Limanda aspera* Pall., желтобрюхая *Platessa quadrituberculata* Pall. и другие на зиму прекращают питание и отходят на глубины на зимовку. В то же время палтусы *Hippoglossus*, *Atherestes* продолжают питаться и зимой (Микулич, 1954).

Сходная картина наблюдается и среди рыб, относящихся к бореальному комплексу в Северной части Атлантического океана. Сельдь — *Clupea harengus* (L.) и многие камбалы — *Limanda limanda* (L.), *Platessa platessa* (L.) и другие прекращают зимой питаться, тогда как, например, треска *Gadus morhua* (L.) продолжает питаться круглый год с небольшим лишь перерывом на период нереста. Здесь необходимо еще раз отметить, что сезонная ритмика питания может оказаться различной в разных частях ареала вида. Так, например, сазан и его культурные расы в низких широтах интенсивно питаются и зимой, а в северной части ареала на зиму полностью прекращают питание. Шип — *Acipenser nudiventris* Lov. в Аральском море и Сыр-Дарье зимой полностью прекращает питание и залегает на ямы, а в южной части бассейна Аму-Дарьи продолжает питаться и зимой. Многие сиги и налим в северной части ареала питаются в течение всего года, а в южной летом полностью прекращают питание. Это явление у сигов и налима, видимо, также связано с большой оксифильностью и неприспособленностью их обмена к питанию при высоких температурах.

У рыб, населяющих южную часть умеренной и субтропическую зоны, сезонная ритмика питания обычно выражена менее четко. Более четко она выражена у растительноядных рыб, у которых, особенно в северной части их ареала, имеет место иногда довольно длительный перерыв в питании, связанный с продолжительностью вегетационного периода водной растительности, т. е. наличием в водоеме необходимой пищи. У некоторых растительноядных рыб молодь, питающаяся животными кормами, потребляет пищу, в отличие от взрослых рыб, в течение всего года.

В тропической и экваториальной зонах ритмика питания в значительной мере связана с периодичностью засушливого и влажного периодов. У пресноводных рыб перерыв в питании приходится обычно на период засухи, причем, как хорошо известно, ряд видов на это время впадает в состояние, близкое к спячке. Так, южноамериканский представитель двоякодышащих — *Lepidosiren paradoxa* Fitz в засушливый период в пересыхающих водоемах полностью прекращает питание и закапывается в ил, а в тех водоемах, где вода сохраняется, он продолжает питаться и в засушливый период года (Kerr, 1899). К сожалению, материалов о сезонной ритмике питания морских рыб экваториальной зоны очень мало. Однако, насколько можно судить по тем отрывочным данным, которые удалось собрать, питание у них продолжается с большей или меньшей интенсивностью в течение всего года.

Возможность очень интенсивно питаться, с одной стороны, обеспечивает более быстрый рост многих экваториальных рыб и, с другой,— позволяет им питаться длительный период, но с меньшей интенсивностью, чем рыбы умеренных и высоких широт. Однако эти вопросы еще очень плохо изучены. Изменения в интенсивности питания у рыб тропиков в значительной мере связаны с сезонной динамикой концентрации кормовых объектов. Обычно, как это хорошо показано В. Г. Богоровым (1938), сезонные колебания биомассы планктона в тропической и экваториальной зонах океана выражены значительно слабее, чем в умеренных и высоких широтах. Исключение представляют лишь районы, прилежащие к устьям крупных равнинных рек. В паводковый период благодаря выносу биогенов здесь развивается богатый планктон, которым кормится много морских планктоноядных рыб. В этот период их питание резко усиливается.

У проходных рыб во всех широтах ритмика питания связана с характером совершаемых миграций. Правда, в низких широтах у проходных рыб и рыбообразных (карповых, сельдевых) снижение интенсивности питания в реке выражено менее значительно, чем у проходных рыб и рыбообразных высоких широт; многие из последних — лососи, большинство сигов, миноги в реке во время миграции полностью перестают питаться.

Таковы те основные закономерности, которым подчиняются пищевые отношения у рыб в пределах сложившейся фауны — фаунистического комплекса.

Пищевые отношения между видами разных фаунистических комплексов

Большинство современных фаун рыб как континентальных, так и морских водоемов слагается из представителей разных фаунистических комплексов. Представители разных фаунистических комплексов, расселяясь за пределы той географической зоны, в пределах которой они возникли, приходят в соприкосновение с представителями других фаунистических комплексов и вступают с ними в пищевые отношения. В настоящее время лишь в очень немногих водоемах фауна рыб состоит из представителей одного фаунистического комплекса. В пределах нашей страны примерами таковых служат лишь фауны отдельных озер Арктида фауны некоторых горных водоемов Средней Азии. В большинстве других водоемов фауна рыб состоит из представителей разных фаунистических комплексов. Процесс смешения фаун разного географического происхождения в последнее время в результате деятельности человека значительно усилился. Путем соединения разных речных бассейнов, прорытия морских каналов, главное же путем сознательной, а иногда и стихийной акклиматизации человек значительно облегчил расселение многим видам

Это привело и в дальнейшем может привести к коренной перестройке местных фаун, что в свою очередь сильно сказалось на продуктивности водоемов, к сожалению, далеко не всегда в сторону ее повышения. В частности, снижение продуктивности ряда водоемов было вызвано тем, что в результате акклиматизационных мероприятий удлинилось число звеньев пищевых цепей. Между тем, как известно, на каждом звене пищевых цепей происходит значительная потеря продукции. Поэтому, например, замена мирной рыбы хищником в качестве конечного хозяйственного биопродукта трофической цепи должна осуществляться с большой осторожностью (Никольский, 1963). Естественно поэтому, что знание закономерностей, которым подчиняются отношения представителей разных фаунистических комплексов, знание того, как представители одного фаунистического комплекса могут влиять на обеспеченность пищей численность и биомассу представителей другого фаунистического комплекса, имеет как серьезный теоретический, так и непосредственный практический интерес.

В неоднородной по своему происхождению фауне наиболее напряженные пищевые отношения складываются между видами, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам. но потребляющими сходные экологические группы кормов. Например, при соприкосновении представителей бореального равнинного и бореального предгорного комплексов острые противоречия из-за пищи могут возникать на почве питания эпифауной между бентофагами язем *Leuciscus idus* (L.) и хариусом *Thymallus thymallus* (L.) (Никольский и др., 1947). При соприкосновении представителей бореального равнинного и понто-каспийского пресноводного комплексов напряженные пищевые отношения могут складываться между такими потребителями инфауны, главным образом личинок хирономид, как ерш и лещ (Шмидтов и Варфоломеев, 1952; Ключарева, 1960, и др.).

В опресненных районах наших южный морей, Каспийского и Азовского, острые противоречия на почве питания сходной пищей, главным образом ракообразными, могут возникать между лещом (понто-каспийский пресноводной комплекс) и бычками (понто-каспийский морской комплекс) (Желтенкова, 1939; Шорыгин, 1952). Сходная картина наблюдается и при соприкосновении различных морских фаунистических комплексов. Так, напряженные пищевые отношения на почве питания зоопланктоном возникают в ряде районов Северо-восточной Атлантики между сельдью *Clupea harengus* (L.) (бореальный морской комплекс) и шпротом *Sprattus sprattus* (L.) (кельтийский комплекс) (Николаев, 1958). Аналогичная картина наблюдается в Азовском море между тюлькой *Clupeonella delicatula* Nordm. и хамсой *Enqraulis encrassisholus* (L.) (Шакул, 1941; Логвинович, 1951) Подобного рода примеры можно было значительно умножить.

В тех случаях, когда кормовая база лабильна, при пищевых взаимоотношениях представителей разных фаунистических комплексов обычно в лучших условиях оказываются представители комплексов более высоких широт, будучи в большей степени, чем представители более южных комплексов, эврифагами Наоборот, при стабильной кормовой базе в более выгодном положении оказываются представители комплексов более низких широт, приспособленные к стенофагии.

При соприкосновенин представителей разных фаунистических комплексов, естественно, возникают и отношения между представителями разных комплексов типа взаимосвязей хищника и жертвы, когда представитель одного комплекса выступает в качестве жертвы, а представитель другого в качестве хищника.

Как указывалось выше, поскольку хищники комплексов низких широт приспособлены к питанию более защищенными жертвами, то, естествен-

но, они переходят на питание жертвами более высокоширотных комплексов легче, чем хищники более высокоширотных комплексов, приспосабливаются питаться более южными жертвами.

Естественно, что переход на потребление в качестве основного корма представителей другого фаунистического комплекса возможен лишь в пределах того же морфологического типа жертвы, к какому хищник был приспособлен в пределах «своего» комплекса. Переход на питание нетипичным для данного вида хищника экологическим типом жертвы может иметь место обычно в двух случаях: или при недостаче либо полном отсутствии основного вида корма, или когда нетипичный вид корма появляется в массовом количестве либо по другим причинам становится легкодоступным, и затрата энергии на его добывание становится меньше обычной. Первый случай наблюдается часто на биологической границе ареала вида, где вид вынужден питаться несвойственными ему кормами. Естественно, это отражается на его упитанности, росте, а тем самым на воспроизводительной способности популяции. Так, например, расселение щуки — представителя бореального равнинного комплекса — в предгорные районы, связанное с переходом к питанию донными рыбами — пищей, нетипичной для щуки,— приводит к тому, что вместе с пищей заглатывается и много камней; это естественно, затрудняет, пищеварение и отражается на росте рыбы. У щуки, например, в предгорных районах Печоры процент желудков, содержащих камни, в два раза больше, чем в пределах Печорской равнины. Обратная картина в Печоре наблюдается у хариуса — представителя бореального предгорного комплекса: у него камней в кишечниках в верхнем предгорье — 22%, а в верхнем участке Печорской равнины — 39% и соответственно коэффициенты упитанности 1,17 и 1,09. Второй случай перехода на несвойственный данному виду тип корма может иметь место в случае его массового появления. Так, в Амуре в урожайные для малой корюшки — *Hypomesus olidus* (Pall.) — годы почти все принадлежащие ко всем слагающим фауну Амура фаунистическим комплексам хищники, питающиеся как пелагическими, так и донными рыбами, переходят, особенно в весеннее время, на питание этим видом корма. Например, плоскоголовый жерех — *Pseudaspius leptocephalus* (Pall.) (древний верхнетретичный комплекс), питающийся главным образом пескарями, в урожайные для малой корюшки годы переходит в значительной степени на питание этой рыбой. Сходная картина наблюдается и у другого амурского хищника — монгольского краснопера — *Erythroculter mongolicus* (Basil) (китайский равнинный комплекс) в годы, неурожайные на корюшку (например, 1945 и 1946), этот вид ею совсем не питался, а в 1947 г. она составляла весьма значительный процент в рационе краснопера (Лишев, 1950).

Так как по мере движения из низких широт в высокие количество видов рыб, у которых резко выражены флюктуации численности, все увеличивается, достигая максимума в пределах бореальных комплексов, то естественно, что переход на питание видами, дающими вспышки численности, оказывается обычным у хищников в пределах более южных комплексов умеренной зоны как в континентальных водоемах, так и в морях. Кроме того, поскольку на краю ареала вида флюктуации его численности выражены обычно сильнее, это усиливает проявление отмеченной закономерности

Закономерности отношений хищник — жертва, сложившиеся между представителями разных фаунистических комплексов, полностью приложимы и к отношениям паразит — хозяин. Паразиты, принадлежащие к более южным по своему происхождению фаунистическим комплексам, легче переходят на виды хозяев северных комплексов и оказываются для них опаснее, чем виды паразитов более северного происхождения в отношении более южных видов-хозяев (Гусев, 1955).

Особо надо остановиться на питании крупных пресноводных хищников, таких, например, как таймень — *Hucho taimen* (Pall.), достигающий 80 *кг* веса, сом — *Silurus glanis* L. (до 300 *кг*), жилая калуга — *Huso dauricus* Georgi (до 1000 *кг*). Они обычно обладают незначительной численностью и большим охотничьим районом. Однако в тех случаях, когда их ареал совпадает с путями нерестовой миграции проходных или полупроходных рыб, их численность благодаря этой новой кормовой базе, приносимой из моря, может сильно возрастать (Васнецов, 1947). Так, во многих реках Сибири таймень, принадлежащий к бореальному предгорному комплексу, переходит на питание полупроходными рыбами (главным образом сигами), в частности тугуном — *Coregonus tugun* (Pall.) (Ревнивых, 1939), принадлежащими к арктическому пресноводному комплексу. В Амуре крупный таймень во время хода на нерест кеты (арктический комплекс) в значительной степени переходит на питание ею. Молодью проходных лососей таймень в Амуре почти не питается. В Печоре, где таймень не достигает крупных размеров и не может потреблять в пищу проходной семги (арктический комплекс), он в некоторых притоках, например в Ильче, довольно интенсивно поедает молодь семги — пестрятку.

Пищей сома в низовьях наших южных рек служат в значительной степени полупроходные рыбы; в частности в дельте Волги он питается воблой, принадлежащей к бореальному равнинному комплексу (Фортунатова, 1955). В связи с этим основную часть своего рациона сом (в дельте Волги) съедает за два весенних месяца, остальное время питается очень слабо, а с октября по март полностью прекращает питаться.

Калуга (древний верхнетретичный комплекс) в Амуре также, особенно в нижнем течении, в значительной степени питается представителями арктического комплекса — кетой и горбушей. В верхнем же течении, куда эти лососи не доходят, численность калуги очень невелика.

Таковы те общие закономерности, которым подчиняются межвидовые пищевые отношения и которые в значительной мере могут влиять на динамику численности и биомассы популяций, слагающих виды.

Пищевые отношения внутри вида

Как известно, отношения между видами находятся в неразрывной связи с отношениями особей внутри вида. В процессе формирования вида наряду с приспособлениями к добыванию и усвоению определенных видов пищи и к защите от определенных хищников у него вырабатывается и определенная система внутривидовых пищевых связей, обеспечивающих, с одной стороны, максимальное освоение доступной кормовой базы, а тем самым максимальную биомассу популяции; с другой стороны, у вида в процессе его становления вырабатывается система приспособлений, обеспечивающих регуляцию темпа воспроизводства в связи с меняющейся обеспеченностью пищей.

Основным приспособлением к расширению кормовой базы у вида является смена питания в процессе онтогенеза, по мере перехода с одного этапа развития на другой.

Уже разница в запасе желтка в икре и его изменчивость служат важным приспособлением, связанным с обеспеченностью пищей. У видов рыб с низкой обеспеченностью внешней пищей на ранних этапах онтогенеза запас желтка в икре больше, и на внешнее питание такие рыбы переходят при более крупных размерах, чем молодь рыб, приспособленных к высокой обеспеченности пищей. Это наиболее четко заметно, если сравнить, например, размеры желтка икры лососевых рыб, размножающихся в реках с низкой кормовой базой для молоди, и карповых, большинство которых размножается в стоячих и медленно текущих водоемах с

более или менее богато развитым планктоном — основной кормовой базой молоди на ранних этапах развития. И среди карповых у тех видов, которые размножаются в реках на течении, икра и свободные эмбрионы крупнее, чем у размножающихся в затишных участках озер и заводях рек, где развит планктон (Крыжановский, 1949).

В стоячих и медленно текущих водоемах отношение биомассы планктона к биомассе бентоса обычно составляет не менее 5 1. Если же сравнить годовую продукцию планктона и бентоса, то различие будет во много раз больше в пользу планктона. В то же время отношение у видов рыб биомассы этапов развития, питающихся планктоном, к биомассе этапов развития, питающихся бентосом, обычно оказывается близким к обратному. Так, у аральского леща отношение веса личинок в момент перехода на внешнее питание к весу родительской пары оказывается примерно 1 5,5. Надо иметь в виду, что при этом нами не учитывается биомасса тех неполовозрелых возрастов, которые питаются бентосом. Даже если учесть, что интенсивность потребления корма личинками леща много больше, чем взрослыми особями, то и тогда все же обеспеченность пищей у питающихся планктоном стадий развития леща будет много выше, чем у питающихся бентосом. Аналогичная картина наблюдается и у других питающихся бентосом во взрослом состоянии рыб — воблы, белоглазки и других. Сходное соотношение имеет место и у морских рыб. Определенное нами у трески и пикши оно тоже оказалось примерно равным от 5 до 10 к 1 в пользу бентосно-хищных стадий развития. Проведенный нами анализ спектра питания озерных рыб разных широт показал, что по мере роста особи спектр питания этих рыб становится все шире (Никольский, 1953). Так, например, у особей амурского чебака — *Leuciscus waleckii* Dyb. размером 5—10 *мм* спектр питания состоит всего из двух групп компонентов, у особей 30—40 *мм* — из восьми, а у взрослых — из 12. Такого же типа соотношение отмечено и у многих озерных рыб Европейской части СССР, леща, плотвы и др. Естественно, однако, что широта спектра питания, находящаяся в тесной связи с обеспеченностью популяции данного размера или возраста пищей, связана и с численностью популяции рыб данного года рождения. Так, например, у чехони Рыбинского водохранилища, как показано А. Г Поддубным (1955), спектр питания тех взрослых групп урожайных поколений, численность которых выше, оказывается шире, чем у более малочисленных возрастных групп.

Если у пресноводных озерных бентосоядных рыб спектр питания по мере роста становится все шире, то у тех пресноводных рыб, которые во взрослом состоянии перешли к питанию в эстуарных районах, наоборот, оставшаяся в пресной воде молодь оказывается хуже обеспеченной пищей, чем рыбы, перешедшие к нагулу в приустьевых пространствах, где обеспеченность пищей оказывается значительно выше. Так, у полупроходного леща *Abramis brama* (L.) Северного Каспия спектр питания молоди в полоях состоит из двенадцати компонентов, а у взрослого леща на местах нагула в море — из шести. У воблы (и у молоди, и у взрослых рыб) спектр питания состоит примерно из одинакового числа компонентов.

У речных рыб, у которых все этапы развития проходят в реке с незначительным развитием планктонных организмов, обеспеченность пищей и взрослых рыб и молоди оказывается более или менее сходной, и спектр питания взрослых рыб и молоди по числу компонентов различается слабо

У пресноводных рыб, в личиночном состоянии питающихся животной пищей, а во взрослом состоянии переходящих на питание растительностью или растительным детритом, обеспеченность пищей по мере роста рыбы увеличивается, а число компонентов в пище снижается. Это от-

мечено у ряда растительноядных и детритоядных рыб Амура — белого амура (по данным Сысоевой, 1953, и Боруцкого, 1952), подуста — чернобрюшки и др.

У морских рыб обычно наблюдается картина, характерная для озерных бентофагов, т. е. спектр питания по мере роста рыбы расширяется, а обеспеченность пищей падает. Правда, при этом следует учитывать относительную численность возрастной группы; как это было отмечено применительно к чехони, группа более высокочисленная сразу характеризуется расширением спектра питания и снижением обеспеченности пищей. Улучшение же обеспеченности пищей у той или иной размерной или возрастной группы тотчас сказывается на сужении спектра ее питания. Так, например, если у плотвы в подмосковных естественных водоемах обычно спектр питания молодн у́же, чем у взрослых рыб, то в водохранилищах, куда попала дрейссена, картина резко изменилась, и практически рыбы крупнее 16 *см* перешли на питание почти исключительно дрейссеной. Эти данные, полученные в природе, подтверждены В. С. Ивлевым (1955) и в эксперименте. Сходная картина наблюдается и у морских рыб. Так, например, если у молоди трески, держащейся в открытой части Баренцева моря, спектр питания у́же, чем у более старших групп трески, то в губах, по данным Н. В. Мироновой (1956), у молоди трески и сайды наблюдается обратная картина, т. е. с возрастом у молоди как трески, так и сайды спектр питания становится более узким, причем это находится в прямой связи с численностью отдельных возрастных групп этих рыб в губах (табл. 1).

Таблица 1. Относительная численность и относительная широта спектра питания молоди трески и сайды (по Мироновой, 1956)

Показатели	Треска				Сайда			
	0+	1+	2+	3+	0+	1+	2+	3+
Широта спектра	79	64	39	23	95	50	24	—
Численность	8293	2026	397	65	26003	3578	286	—

Как видно, у старших возрастных групп, остающихся в губах в небольшом числе, спектр питания у́же, чем у более младших. Особенно резко снижается численность и соответственно сжимается спектр питания у рыб в возрасте 2+, когда численность в губах по сравнению с предыдущей возрастной группой падает почти в шесть раз, а спектр питания сокращается почти в два раза. То же наблюдается и у сайды, когда численность рыб в возрасте 2+ в десять с лишним раз меньше, чем рыб в возрасте 1+, а спектр питания становится у́же в два раза.

Расхожденне мест нагула у рыб разного возраста тоже способствует повышению обеспеченности пищей популяции. Это имеет наибольшее значение для тех видов рыб, у которых в послеличиночный период развития возрастные изменения в составе пищи незначительны, и рыбы разного возраста питаются сходной пищей, например у атлантико-скандинавских сельдей, у беломорской наваги и других. Благодаря расхождению нагульных ареалов у этих рыб обеспечивается выход из противоречий из-за пищи между разными возрастными группами.

Одним из приспособлений к повышению обеспеченности пищей у рыб является расхождение в составе пищи у особей разного пола. Это явление отмечено как у пресноводных, так и у морских рыб, причем разница в составе пищи не всегда связана с разницей в размерах самцов и самок. Часто одноразмерные самцы и самки питаются несколько различной пи-

щей. Так, например, самки амурского чебачка — *Pseudorasbora parva* Schl. в большем количестве, чем самцы, поедают личинок *Glyptotendipes* и *Crycotopus gr silvestris* (Мухачева, 1950). Наблюдается существенная разница в составе пищи самцов и самок касатки-плети — *Liocassis ussuriensis* Dyb.: у самцов в пище поденки значительно преобладают над ручейниками, у самок же их соотношение близко к 1 : 1 либо ручейников в пище больше (Егорова, 1958).

У леща в Азовском море самцы относительно в большем количестве, чем самки, поедают *Nereis succinea*, а самки — *Hypaniola kovalevskii* (Воробьев, 1937).

Разница между составом пищи самцов и самок наблюдается и у морских рыб. Кроме общеизвестного случая наличия паразитических самцов, питающихся соками тела самок у Ceratioidei, известны различия между составом пищи самцов и самок и у других морских рыб. Так, у беломорской трески *Gadus morhua maris-albi Deriugin* самцы относительно в большем количестве поедают ракообразных и червей. Различный характер питания самцов и самок беломорской трески также связан с некоторыми морфологическими различиями. Так, у самцов несколько короче голова, больше диаметр глаза, длиннее верхняя челюсть и брюшные плавники, больше высота хвостового стебля. Разница в составе пищи самцов и самок, связанная с морфологическими различиями, отмечена и у речной камбалы — *Pleuronectes flesus* L. (Микельсаар, 1958; Шатуновский, 1964).

Приведенные данные показывают, что у вида в процессе его становления вырабатывается ряд приспособлений, обеспечивающих расширение кормовой базы его популяций. Эти приспособления сводятся в первую очередь к расхождению спектра питания рыб разного размера и возраста. При этом возрастные группы, биомасса и численность которых бывает наибольшей, а обеспеченность пищей наименьшей, являются в большей степени эврифагами, т. е. имеют более широкий спектр питания. Широта спектра питания меняется с изменением обеспеченности пищей; это показано как наблюдениями в природе (Никольский, 1953) так и аквариальными опытами (Ивлев, 1955).

В процессе видообразования у видов вырабатывается ряд приспособлений к расширению кормовой базы при ухудшении обеспеченности пищей популяции. Основным из таких приспособлений является расширение изменчивости размеров и морфологической изменчивости одновозрастной группы рыб, что позволяет этой одновозрастной группировке осваивать более разнообразные корма. Возникающая в условиях пониженной обеспеченности пищей родительских особей разноразмерности икры связана с растянутостью выхода рыб из оболочки, а тем самым и растянутостью сроков начала внешнего питания (Никитинская, 1958). Разный запас желтка у рыб на этапе смешанного питания связан и с разной суточной ритмикой потребления корма. Как показала В. А. Григораш (1961) на примере личинок плотвы, особи с большим запасом желтка потребляют пищу с перерывами; у них есть перерывы в захватывании пищи в ночные часы. Личинки же с малым запасом желтка питаются круглые сутки.

Большая разноразмерность эмбрионов у менее обеспеченных пищей — менее упитанных — самок при переходе этих эмбрионов на внешнее питание даже при одновременном выходе из оболочки обеспечивает начавшим питаться личинкам некоторое расширение их кормовой базы: более мелкие из них потребляют одни виды корма, а более крупные — другие.

Варьирование величины изменчивости размеров в одновозрастной популяции достигается не только через увеличение или уменьшение разноразмерности икринок у самок, различно обеспеченных пищей

Изменение величины изменчивости размеров рыб в популяции связано и с изменениями обеспеченности пищей самой популяции. Как показано мною (Никольский, 1953) и Г. Д. Поляковым (1958, 1960, 1961, 1962), после того, как ухудшение обеспеченности пищей достигнет определенной величины, среди особей популяции, росших до этого более или менее одинаково, начинает проявляться разница в скорости роста; часть особей начинает расти быстрее, а основная масса отстает. При этом резко проявляется асимметрия кривой распределения по размерам (рис. 1).

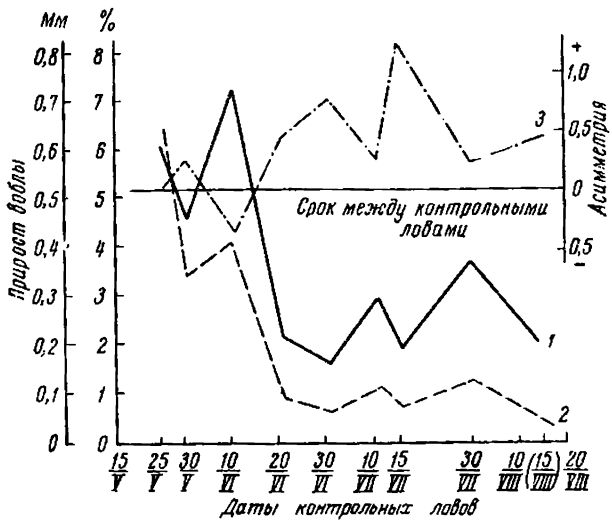


Рис 1. Изменение скорости роста и величины асимметрии кривых размерного состава молоди воблы из рыбхоза Горелый, дельта Волги (по Полякову, 1960)

1 — величина асимметрии, *2* — абсолютный прирост за период между двумя контрольными ловами 1, *мм* за сутки; *3* — относительный прирост за период между двумя контрольными ловами (в % среднего размера)

Проявление, в условиях пониженной обеспеченности пищей, разнокачественности роста особей в популяции связано и с тем, что быстро растущая часть особей в популяции раньше, чем медленно растущая, переходит на следующий этап развития. Способность популяции менять величину изменчивости размеров особей, ее слагающих, является важным приспособлением, обеспечивающим расширение спектра питания популяции, т. е. увеличение ее кормовой базы в условиях снижения обеспеченности пищей. В ряде случаев ухудшение обеспеченности пищей приводит к образованию карликовых форм. Так, например, у обыкновенного и серебряного карасей в озерах Северного Казахстана при снижении обеспеченности пищей популяция разделяется на более быстро растущую и карликовую формы. Последняя растет примерно в два раза медленнее в длину и в 5—6 раз медленнее по весу. Пища карликовой формы отлична от пищи быстрорастущей: она менее разнообразна. В пищевом комке карликовой формы около 8 компонентов, а у более быстро растущей — около 13. Основная пища карликовой формы — детрит, а более быстрорастущей — мотыль (Горюнова, 1962). При улучшении обеспеченности пищей карликовая форма исчезает. Возникновение карликовой формы в условиях ухудшения обеспеченности пищей наблюдается и у других рыб как морских, так и пресноводных. Так, у глоссы — *Pleuronectes flesus luscus* Pall. в Хаджибейском лимане, по-видимому, под

влиянием низкой обеспеченности пищей в результате укороченного сезона нагула образовалась карликовая скороспелая форма (Замбрнборщ, 1956).

У воблы в дельте Волги в условнях снижения обеспеченности пищей значительно увеличилась численность тугорослой скороспелой формы, отличающейся по характеру питания от более быстро растущих рыб в популяции. Несомненно, что это изменение величины вариации размеров рыб в популяции осуществляется через перестройку обмена, но, к сожалению, более детально физиологический механизм этого явления не изучен

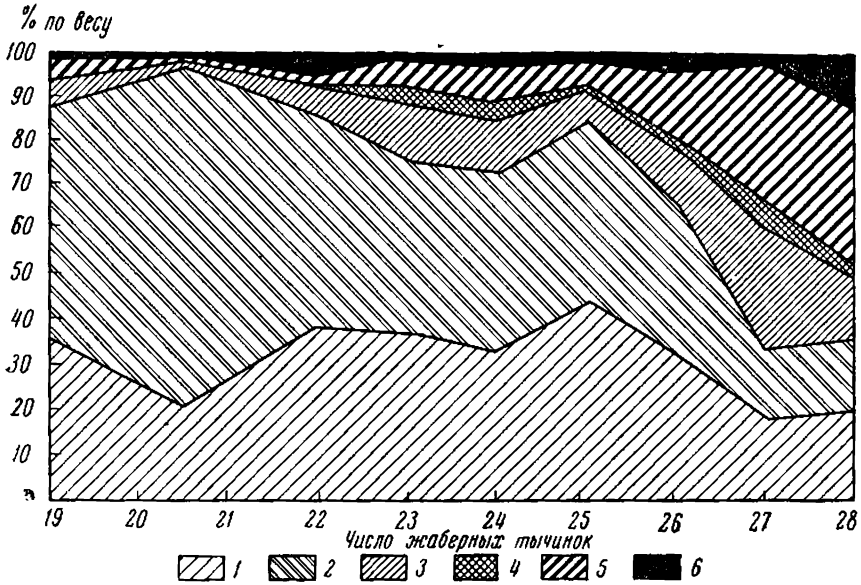


Рис. 2. Изменение характера питания сигов Чупозера в связи с числом жаберных тычинок (по Решетникову, 1964)

1 — моллюски, *2* — ручейники; *3* — двукрылые. *4* — воздушные насекомые; *5* — Cladocera; *6* — прочие организмы

Важным приспособлением к расширению кормовой базы являетс морфологическая разнокачественность признаков, связанных с питание у особей в популяции.

В условиях высокой обеспеченности пищей, как это показано мною В. А. Пикулевой (1958) на примере обыкновеиного пескаря, вся популя ция пнтается сходными кормами В условиях же снижения обеспеченности пищей короткоусые особи пескаря в популяции переходят на оди вид корма, а длинноусые на другой, вследствие чего спектр питания по пуляции в целом увеличивается и обеспеченность пищей повышаетс

У популяций снга — *Coregonus lavaretus* (L.), живущих в условия низкой обеспеченности пищей, особи с меньшим числом тычинок пит ются одним видом корма, а более многотычинковые особи в основно другими кормами (рис. 2) (Решетников, 1964)

У популяции вида, живущих в условиях низкой обеспеченности п щей, изменчивость признаков, связанных с добыванием и усвоени пищи, обычно выше, чем в популяциях, хорошо обеспеченных пищей. Э отмечено мною при сравнении морфологических признаков аральско сазана, популяция которого хорошо обеспечена пищей, с признаками с зана из озер по северному Узбою, где сазан живет в условиях очень ни

Аналогичная картина наблюдается при сравнении живущих в разных условиях популяций обыкновенного карася. Популяция, живущая в условиях высокой обеспеченности пищей, обладает меньшей изменчивостью, чем популяция, живущая в условиях низкой обеспеченности пищей (Никольский, 1953). И в одной и той же популяции у поколений с высокой обеспеченностью пищей признаки и свойства менее изменчивы, чем у поколений, живущих в условиях низкой обеспеченности пищей. Так, например, у посаженной в один из прудов Звенигородской биологической станции Московского университета под Москвой головешки-ротана *Percottus glenni* Dyb. в первые годы (1953—1956) существования, пока ее численность не была высокой, изменчивость признаков и свойств в популяции была незначительной, спектр питания был узким и поедания собственной молоди не наблюдалось. По мере увеличения численности популяции изменчивость ее признаков увеличивалась, одновременно расширялся и спектр ее питания (табл. 2); в пище появилась собственная молодь (Спановская, Саввантова и Потапова, 1964).

Таблица 2. **Изменение спектра питания и изменчивости головешки в разные годы**

Годы	Коэффициент вариации		Число компонентов пищи
	морфометрия	размеры рыб в возрасте 2+, 3+	
1955—1956	6,9	9,3	4—5
1961—1962	9,7	14,2	7—9

Важным приспособлением к повышению обеспеченности пищей являются нагульные миграции. При изменении плотности популяции меняется величина ее нагульного ареала (Марти, 1961). Нагульный ареал может, естественно, изменяться и при стабильной численности, но если изменится кормность водоема или гидрологические условия на части нагульного ареала по тем или иным причинам окажутся неблагоприятными для нагуливающихся рыб.

Сильнее всего «пульсация» нагульного ареала выражена у рыб, у которых есть значительные флюктуации,— таких, как сардины, сельди, треска, пеламида. Собственно флюктуации позволяют виду, при наличии большого лабильного нагульного ареала, в случае значительного повышения обеспеченности пищей родительского стада через повышение урожайности потомства осваивать большой нагульный ареал (Никольский, 1963а).

При сокращении по тем или иным причинам численности популяции иногда значительно сокращаются и ее нагульные миграции, и площадь нагульного ареала. Так, в последние годы уменьшается нагульный ареал в связи с сокращением численности у атлантико-скандинавских сельдей и у трески (Марти, 1961). Характерным примером сокращения площади нагульного ареала и протяженности миграций может служить тихоокеанская сардина, численность которой резко упала в результате неурожая 1939 г., и с 1941 г. резко уменьшились протяженность миграций и площадь нагульного ареала взрослых рыб.

Менее резко пульсация ареала выражена у тех рыб, у которых нет значительных флюктуаций численности, например у камбал. Но и у них в годы высокой численности нагульный ареал расширяется, а в годы малой численности сокращается. При этом в зависимости от того, численность какой возрастной группы сократилась в связи с возрастными различиями в составе пищи и местах нагула, уменьшается та или иная часть ареала (Желтенкова, 1954).

Сходная картина наблюдается и у проходных, и у пресноводных рыб. У проходных рыб с обеспеченностью пищей в реках в значительной степени связаны начало, а часто и темп покатной миграции молоди и ее

Очень важным приспособлением к повышенню обеспеченности пищей популяции является стайный образ жизни в нагульный период, характерный для многих видов рыб (Никольский, 1955а) Особенно ярко стайный образ жизни выражен у планктоноядных, но часто он наблюдается и у донных рыб. В нагульный период стая обычно выполняет двоякую функцию: с одной стороны, непосредственно облегчающую отыскание и добывание корма, н с другой, оборонительную, а во многих случаях и миграционную. Все эти приспособительные функции стайного образа жизни связаны между собой (Мантейфель и Радаков, 1960) Непосредственное кормовое значение стаи заключается в том, что стая скорее, чем одиночная рыба, находит скопление кормовых организмов и легче сохраняет контакт с ним в случае, если скопление кормовых организмов подвижно. Одиночная рыба легче теряет скопление подвижных кормовых организмов, чем стая. Хищные рыбы образуют стаи и непосредственно для групповой охоты, что не только облегчает отыскание подвижной добычи и сохранение контакта с ней, но н непосредственно ее поимку. Стайная охота хищных рыб — довольно обычное в природе явленне (Мантейфель и Радаков, 1960; Радаков, 1961)

В стае рыба, приспособленная к стайному образу жизни, обычно питается интенсивнее, чем в разреженном состоянии (Welty, 1934; Никольский и Кукушкин, 1943; Ивлев, 1955). Иногда на ранних стадиях развития рыбы, питающиеся планктоном, в стае питаются интенсивнее, чем в одиночку, а взрослые, питающиеся иными видами корма (бентос, детрит), в стае питаются менее интенсивно, чем в разреженном состоянии. Это, в частности, хорошо показал В. П. Воробьев (1937) на леще Азовского моря.

В нагульной стае у рыб, ее образующих, обычно питание и пищеварение совершаются со сходной ритмикой. Это позволяет всей стае одновременно начинать и одновременно заканчивать питание (Новикова, 1949, 1956), что облегчает рыбам в стае освоение скоплений кормовых организмов. Величина нагульной стаи имеет также не только оборонительное, но и непосредственное значение при питании. Величина стаи охотящихся в стае хищников непосредственно связана с величиной и поведением стаи их жертв и выработавшейся у данного вида хищников тактикой охоты (Мантейфель и Радаков, 1960). Размеры кормящейся стаи имеют значение при питании не только у хищных рыб, но также у планктофагов и бентофагов. Величина кормящейся стаи обычно соразмериа скоплению кормовых организмов; особенно четко это выражено у донных, кормящнхся в стае рыб; у планктофагов, кормящихся подвижным кормом, это тоже имеет место, но у планктофагов обычно в пределах кормящейся стаи рыбы еще группируются в небольшие косякн непосредственно взаимно орнентирующихся одна на другую особей.

Таким образом, объединение в стаи в нагульное время позволяет рыбе расходовать меньше энергии на поиск и добывание корма, т. е. повышает обеспеченность ее пищей.

Существенным приспособлением к повышенню обеспеченности популяции пищей у некоторых вндов рыб является питание себе подобными. Переход на питание особями того же вида имеет приспособнтельное значенне для повышення обеспечеиности пнщей в следующих трех иаправлениях:

1) когда крупные особи, питаясь своей молодью, осваивают через молодь такие корма, непосредственно питаться которыми крупные рыбы не приспособлены Наиболее известным примером подобного рода могут служить обыкновенный окунь — *Perca fluviatilis* L. н балхашский окунь — *Perca schrenki* Kessl., которые регулярно потребляют в пищу свою молодь. Это позволяет обыкновенному окуню часто жнть в таких озерах, где других вндов рыб нет и где бентос очень беден, н крупный

окунь питается своей молодью, через свою молодь осваивая недоступный ему непосредственно планктон;

2) когда молодь потребляет в пищу — непосредственно или через потребление беспозвоночных, развивающихся при разложении трупов родительских особей,— тело своих родителей, выросших за счет морских кормовых ресурсов. Наиболее ярким примером в этом отношении служат дальневосточные проходные лососи, нерестующие в водоемах полугорного типа или олиготрофных озерах, где кормовая база для молоди очень бедна. Как показано Е. М. Крохиным (1959), в озерах Камчатки, где нерестует нерка — *Oncorhynchus nerka* (Walb.), чем больше трупов

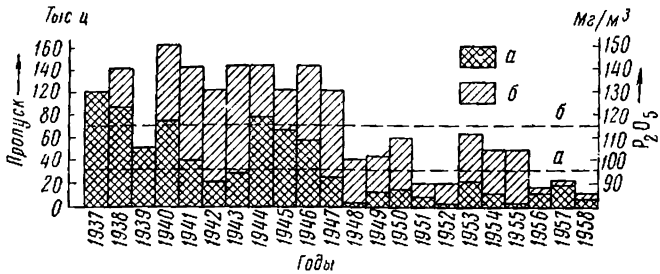


Рис. 3. Пропуск красной в Дальнее озеро (*а*) и количество в нем фосфатов (*б*)

Пунктиром показаны многолетние средние (по Крохину, 1959)

нерки остается после нереста в озерах, тем больше в их воде фосфатов и тем богаче на следующий год в озерах развивается кормовой для молоди нерки планктон (рис. 3). В Амуре трупами производителей осенней кеты — *Oncorhynchus keta* (Walb.) *infrasp. autumnalis* Berg. непосредственно питаются после выхода из нерестовых бугров мальки кеты до их ската в море. В результате разложения трупов производителей горбуши — *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и летней кеты — *Oncorhynchus keta* typ. (Walb.) в нерестовых реках развивается бентос, которым питается молодь лососей. Таким образом, молодь проходных лососей, потребляя трупы родителей, расширяет свою кормовую базу. Отметим, что кормление на рыбоводных заводах молоди проходных дальневосточных лососей снёнкой — трупами отнерестовавших производителей — дает хорошие результаты. Близкое по характеру явление мы наблюдаем в озерах, где благодаря избыточно выпускаемой озерными рыбами в местах нереста сперме развивается более богатый планктон, служащий пищей выведшимся из икры личинкам (Le Cren, 1962, стр. 300, выступление в дискуссии);

3) у многих рыб поедание собственной икры и молоди имеет место лишь в тех случаях, когда при высокой урожайности поколения старшие возрастные группы окажутся в условиях недостаточной обеспеченности пищей. Это явление довольно широко распространено среди рыб и является важным приспособлением для расширения кормовой базы популяции и регуляции ее численности в соответствии с кормовой базой водоема. Оно наблюдается как у многих морских (треска, навага, *Harpodon nehereus* M. Clell, корюшка, скумбрия, и многие другие), так и у пресноводных рыб (налим, щука, многие виды ушастых окуней — *Centrarchidae* и др.). По количеству своих икринок в кишечнике скумбрии — *Pneumatophorus japonicus* Houtt. в известной степени можно судить о численности нерестовой популяции.

Сводку данных о поедании рыбами особей своего вида см. у О. А. Ключаревой (1956).

Таково же биологическое значение и таких явлений, как питание развивающихся эмбрионов соком тела родителей у живородящих акул, «молочное питание» плода у ската Pteroplatea, питание молоди слизью кожи родительских особей цихлиды — *Symphysodon discus* Heck. К этой же категории фактов относится и внутривидовой паразитизм у некоторых удильщиков подотряда Ceratioidei. Как известно, карликовые самцы удильщиков питаются соком тела самок. При этом не достигается расширения кормовой базы популяции, но обеспечивается, при большой разреженности популяции этих рыб на глубинах, возможность нахождения особями разного пола друг друга (самцы прирастают ротовой полостью к телу самок).

Таковы приспособления, обеспечивающие популяции вида максимальное освоение кормовых ресурсов и изменение обеспеченности пищей в соответствии с меняющейся кормовой базой и численностью популяции.

Абиотические условия, определяющие обеспеченность пищей

Рассмотренные выше закономерности биотических отношений, возникающие у рыб на почве питания, находятся в теснейшей связи с абиотическими отношениями. Меняющиеся абиотические условия в значительной степени влияют на обеспеченность пищей популяции любого вида рыбы, как и других организмов.

Абиотические условия в значительной мере определяют географическую и высотную зональность характера пищевых отношений, те особенности, о которых мы говорили выше. Обеспеченность пищей, а тем самым и продуктивность популяции в очень большой степени связана с продолжительностью вегетационного периода, т. е. того периода, когда особи, образующие популяцию, могут благодаря наличию доступной пищи и необходимых условий ее потребления и усвоения поддерживать интенсивный обмен и строить из поступающих в организм питательных веществ свое тело.

Хорошо известно, что (особенно наглядно это заметно у растительноядных рыб) приросты веса за нагульный сезон резко возрастают по мере движения из высоких широт в низкие. Так, например, при наличии в течение всего периода нагула доступной пищи привес за год двухлетка белого амура достигает под Москвой 500—800 *г*, на Украине в районе Киева 800—1000 *г* и в Туркмении 1500—2000 *г* и более.

Сходная картина наблюдается и у пресноводных, и у морских рыб. Так, темп роста более южных стад норвежской сельди оказывается более быстрым, чем у северных (Бирюков, 1956). Естественно, что у холодноводных рыб, приспособленных к питанию и усиленному интенсивному обмену при низких температурах, популяции, живущие в более низких широтах, оказываются в условиях более короткого периода низких температур, благоприятного для нагула. Так, например, налим в северной части ареала дает обычно несколько большие приросты, чем в южной. Однако, как показано в отношении разных видов как пресноводных, так и морских рыб, колебания температуры в пределах иногда довольно значительной амплитуды оптимальных значений не отражаются на обеспеченности пищей и не сказываются на результатах нагула (Карзинкин, 1952; Винберг, 1956; Шульман, 1958)

Естественно, что сроки и продолжительность нагула определяются не только наличием подходящих абиотических условий, но и рядом других моментов, как-то наличием и доступностью кормовой базы, а в первую очередь состоянием рыбы — ее потребностью в пище. Выше мы уже говорили, что у многих видов рыб молодь, не достигшая половой зрелости, имеет значительно более длительный период нагула, чем взрослые

особи, например лещ в Аральском море (Константинова, 1958). И у одной и той же популяции изменение продолжительности и термического режима периода, пригодного для нагула, приводит к изменению обеспеченности пищей. Так, например, у разных популяций корюшки Белого моря, как это показал В. С. Кирпичников (1935), в более теплые годы (1925 и 1927) рост оказался более быстрым, чем в более холодном (1926).

Аналогичная картина известна и у многих морских рыб. Еще Иорт (Hjort, 1914) отмечал наличие связи между гидрологическим режимом (главным образом термикой) сезона нагула у трески и количеством жира у нее в печени и весом ее половых продуктов. Существует также определенная связь характера сезона нагула и темпа роста атлантико-скандинавских сельдей (Шубников, 1960). Отмечена связь роста окуня с температурой воды. В отношении озерного района Англии установлено, что чем больше число дней в году с температурой воды выше 14° тем быстрее в данном году растет окунь (Le Cren, 1958). Сходная картина наблюдалась у ушастого окуня — *Amblioplites rupestris* (Raf.) (Hile, 1941) и у форели в экспериментальных условиях (Brown, 1946).

Естественно, что географическая зональность сказывается и на темпе воспроизводства кормовых организмов. Так, в равнинных водоемах Арктики число вылетов и генераций хирономид бывает меньше даже одного в год. В умеренных широтах вылетов бывает 1—6, а в тропиках и экваториальной зоне достигает 12 (Боруцкий, 1963).

Существенным моментом, меняющим обеспеченность популяций рыб пищей, является разная доступность [1] одних и тех же организмов при изменении абиотических условий. Так, например, одна и та же популяция кормовых организмов, например личинок хирономид или малощетинковых червей, выедается по-разному в зависимости от того, как глубоко в грунт она может проникать (Суетов, 1937) и каков характер грунта водоема (Суетов, 1939; Ассман, 1962). Процент выедания особей популяции кормовых организмов в водоемах с разным характером грунта будет различным при одинаковой величине кормящейся популяции и величине популяции корма, а следовательно, обеспеченность популяции рыб пищей будет различной. Кроме того, надо иметь в виду, что затрата энергии на добывание единицы корма на разных грунтах тоже различна. Это также сказывается на обеспеченности популяции пищей, поскольку меняется соотношение количества пищевых ресурсов, идущих на удовлетворение потребностей энергетического и пластического обмена.

Существенное значение в изменении обеспеченности рыб пищей могут иметь и такие абиотические условия, как ветровой режим водоема. В одних условиях штормовые ветры, сдувая в воду наземных насекомых, способствуют повышению обеспеченности рыб пищей в небольших реках, прудах и озерах. В частности, это отмечено в отношении форели Англии (Allen, 1938). В особо ветряные месяцы года (в Англии — май, август и сентябрь) роль воздушных насекомых в пище форели резко возрастает. Видимо, то же наблюдается у молоди лосося, кормящегося в реках Южной Балтики (Лишев и Рнмш, 1961).

С другой стороны, штормовые погоды затрудняют питание рыб на мелководье. Как мне пришлось наблюдать на Аральском море, на небольших глубинах (8—10 *м*), где волнение достигает дна, во время шторма бентосоядные рыбы прекращают питаться и поднимаются в

---

[1] Вопрос о доступности кормовых организмов для рыб весьма подробно разобран Г. С. Карзинкиным (1952), с которым я в значительной степени согласен, поэтому здесь на рассмотрении этого вопроса я подробно не останавливаюсь. В последнее время интересные данные о доступности планктонных организмов приведены Л. А. Пономаревой (1963). Отмечу только, что доступность пищи меняется также в зависимости от наличия хищника, охотящегося за потребителем пищи.

толщу воды (это отмечено у белоглазки — *Abramis sapa aralensis* Tiapkin, леща — *Abramis brama orientalis* Berg, воблы — *Rutilus rutilus aralensis* Berg) На больших же глубинах, где держатся обычно более крупные особи тех же видов и куда волнение не достигает, рыбы продолжают нормально питаться и в штормовую погоду.

Особо следует остановиться на значении освещенности для добывания пищи рыбой. Этот вопрос подробно рассмотрен Б. П. Мантейфелем (1960, 1961) и его сотрудниками (Гирса, 1960, 1962; Павлов, 1959, 1962; Мантейфель, Гирса, Лещева и Павлов, 1965, 1965а, и др.).

Для рыб, ориентирующихся на пищу при помощи органа зрения, освещенность имеет существенное значение в добывании корма, и продолжительность светлого времени сказывается определенным образом на обеспеченности пищей. Однако освещенность изменяет доступность лишь определенных типов жертв. Так, Д. С. Павлов (1959) установил хорошо выраженную суточную ритмику питания налима — *Lota lota* (L.) верховками — *Leucaspius delineatus* Heck. Налим потребляет верховок только в ночное время при освещенности ниже 0,1 люкса, днем же они оказываются ему недоступными. Мотылем же налим питается примерно с одинаковой интенсивностью круглые сутки. Сокращение времени доступности пищи в течение суток при одинаковой величине рациона приводит к снижению обеспеченности пищей. Так, например, при однократном питании карпы растут медленнее, чем при трехразовом питании, соответствующем ритмике питания этого вида в природных условиях (Гримальский, 1961).

Приведенные примеры показывают, что при питании рыб абиотические отношения находятся во взаимозависимости с биотическими, и обеспеченность пищей рыб определяется взаимодействием как абиотических, так и биотических условий.

В настоящей главе рассмотрены лишь некоторые закономерности, определяющие обеспеченность пищей популяций рыб и имеющие, как мне представляется, наибольшее значение в динамике их численности и биомассы.

Заключение

Таковы, как мне представляется, основные закономерности пищевых отношений как между разными видами, так и между особями одного и того же вида, которые в значительной степени определяют динамику численности и биомассы популяций рыб.

В настоящее время среди биологов преобладают два основных взгляда на закономерности, которым подчиняются пищевые отношения между особями внутри вида. Эти взгляды отражают две господствующие в биологии теории развития живого. По одному представлению, основные положения которого я пытался на примере рыб сформулировать выше, пищевые отношения между особями вида носят приспособительный характер и направлены на сохранение вида. Эти отношения обеспечивают популяции самонастройку на определенный режим самовоспроизводства и роста в соответствии с меняющейся обеспеченностью пищей. Естественно, эти отношения противоречивы, во многих случаях вследствие ухудшения условий жизни или даже гибели отдельных особей в популяции поддерживается существование вида. Несомненно, что приспособительные противоречивые пищевые отношения между особями вида вырабатываются как один из видовых признаков, обеспечивающих существование вида в меняющихся — в пределах определенной амплитуды — условиях жизни, в которых вид возник и в которых он существует. Несомненно, что внутривидовые отношения в общей системе отношений, определяющих единство вида и среды, имеют и определенное эволюционное значение при процессе видообразования (Крыжановский, 1953).

По второй точке зрения, в связи с тем, что зачатков, продуцируемых популяцией якобы всегда больше, чем может обеспечнть себе пропитание, между особями вида идет постоянная борьба за пищу; более приспособленные, характеризующиеся какими-то полезными уклонениями от общей массы особей в популяции, оказываются победителями в борьбе за жизнь с менее приспособленными особями. По этой точке зрения внутривидовые отношения направлены не на сохранение вида, а на его уничтожение и превращение в новый вид. По этой точке зрения никаких регуляторных механизмов у популяции не существует, темп ее воспроизводства регулируется только внешними силами, а популяция представляет как бы пассивный объект воздействия условий среды.

В результате перенаселения водоема молодью пищи в водоеме всегда не хватает. Это перенаселеиие и есть основной фактор, двигающий процесс исторического развития. Однако в действительности в природе наблюдается иная картина. Конечно, живущие в водоеме вместе особи как одного, так и разных видов, питаясь, потребляя пищу, оказывают друг на друга определенное как отрицательное, так и положительное воздействие. В «уплотненных» популяциях это воздействие будет сильнее, чем в разреженных. Но всякое «перенаселение» относительно, оно есть в то же время и «недонаселение». Перенесенный из социологии в биологию термин перенаселение не отражает действительной сущности процессов, протекающих в популяциях разной плотности, не выясняет приспособительной сущности пищевых взаимосвязей у организмов.

Таким образом, основные закономерности пищевых отношений, которыми в значительной мере определяются закономерности динамики популяций рыб, сводятся к следующему.

1. В пределах фаунистического комплекса напряженность пищевых отношений между видами, питающимися сходными группами кормов (бентос, планктон и др.), ослаблена благодаря питанию разными видами оргаиизмов и частично благодаря расхождению кормовых стаций. Совпадают обычно лишь второстепенные компоненты пищи.

2. У молоди видов одного комплекса выход из противоречий из-за пищи достигается часто путем расхождения в сроках потребления одних и тех же кормов, что обеспечивается расхождением в сроках выхода из икры и темпах развития.

3. В случае резких изменений условий жизни виды, слагающие комплекс, могут в основном переходить на питание второстепенными объектами своей пищи, и на почве питания этими объектами у них могут обостряться пищевые отношения с видами того же комплекса.

4. У видов одного фаунистического комплекса основные пищевые связи складываются по вертикали: хищник — жертва; потребитель — потребляемое. В пределах так называемого триотрофа осуществляется взаимное приспособление хищника и жертвы, потребителя и потребляемого.

5. У видов рыб комплексов высоких широт спектр питания обычно шире (эврифагия), чем у рыб низких широт (стенофагия), что связано с большей стабильностью кормовой базы в иизких широтах.

6. Большое разнообразие видов рыб в низких широтах по сравнению с видами высоких широт связано как с большей узостью спектров питания, так и с появлением новых кормовых ресурсов главным образом растительного происхождения, позволяющих в тропиках и субтропиках существовать таким бнологическим типам, как макрофитофаги, перифитонофаги, фитопланктофаги и рыбы, питающиеся растнтельиым детритом.

7. В комплексах высокнх широт напряженность отношений хищиик — жертва обычно выражена слабее, чем в комплексах низких широт В связи с этим и защитные приспособления (шипы, колючкн, ядовитость, забота о потомстве и др.) у рыб высоких широт развиты

слабее, чем у рыб низких широт В пределах одной зоны в горных водое мах и на больших глубинах моря защитные приспособления развить слабее, чем в равнинных водоемах и водоемах прибрежной зоны.

8. Сезонная ритмика питания обычно менее четко выражена у рыб принадлежащих к комплексам высоких широт, тропиков и субтропиков У рыб умеренной зоны как в континентальных водоемах, так и в моря: обычно довольно четко выражен перерыв питания.

9. Наиболее обостренные пищевые отношения могут проявляться между видами, занимающими сходные пищевые ниши в разных фауни стических комплексах, входящих в состав фауны того или иного водоема

10. Виды, принадлежащие к комплексам более низких широт, пере ходят на питание видами более высокоширотного происхождения легче чем виды высоких широт на питание более южными видами.

11. При соприкосновении видов двух фаунистических комплексов в условиях лабильной кормовой базы более высокоширотные виды-эври фаги оказываются в лучшем положении, чем более низкоширотные по своему происхождению виды-стенофаги.

12. Крупные одиночные хищники пресных вод часто переходят на пи тание проходными видами других комплексов, нагуливающимися в море чем обеспечивается их относительно высокая численность в реке за счет морских кормов.

13. В процессе формирования вида у него вырабатывается ряд при способлений для расширения его кормовой базы. Это — в первую оче редь возрастные изменения состава пищи и различный характер питания самцов и самок.

14. На изменения обеспеченности пищей популяция реагирует рядом приспособлений, в случае снижения обеспеченности пищей расширяю щих ее кормовую базу, а в случае повышения — сужающих. Такими приспособлениями при снижении обеспеченности пищей являются:

а) увеличение размерной изменчивости, а тем самым спектра пита ния у одновозрастной группы рыб;

б) увеличение изменчивости морфологических признаков, связанных с добыванием и усвоением пищи, а тем самым расширение спектра пита ния популяции;

в) расхождение в составе пищи различных по своим морфологиче ским свойствам особей в популяции;

г) расширение спектра питания у тех возрастных или размерных групп, которые оказываются более многочисленными; механизм этого расширения может быть различным;

д) увеличение протяженности нагульных миграций и увеличение на гульного ареала;

е) переход на питание особями того же вида или продуктами их рас пада и выделениями их тела.

15. Снижение затраты энергии на отыскание и добывание корма, т. е тем самым повышение обеспеченности популяции пищей, у многих видов рыб достигается путем стайного образа жизни в нагульный период.

16. Обеспеченность пищей популяции в очень большой степени зави сит и от тех абиотических условий, в которых проходит нагул.

17 Географическая и высотная зональность продуктивности популя ций в очень большой степени определяется продолжительностью благо приятных, в первую очередь термических условий, обеспечивающих не обходимую интенсивность хода обмена веществ.

18 Большое значение для обеспеченности пищей имеют и такие абио тические условия, как волнения, освещенность, характер грунта и дру гие. Однако абиотические условия определяют обеспеченность пищей не изолированно, а во взаимодействии с биотическими отношениями.

Глава третья

Плодовитость, качество половых продуктов и ход нереста

Исходная величина, определяющая численность поколения,— это количество отложенной нерестовавшим стадом икры у икрометных рыб или количество выметанных свободных эмбрионов у яйцеживородящих или живородящих рыб.

Количество отложенной икры определяется числом нерестовавших самок и их плодовитостью. Конечно, между количеством отложенных икринок и численностью достигшего половой зрелости потомства далеко не всегда есть прямолинейная связь. Эта связь опосредуется через условия жизни на последующих этапах развития. Она обычно лучше выражена у тех видов, у которых слабее выражены флюктуации (осетровые, лососевые), и менее ясно выражена у рыб с значительными флюктуациями — таких, как сельдевые и тресковые, хотя и у этих рыб нередко удается подметить прямую связь численности родительского стада и численности потомства.

Плодовитость — это видовое приспособление, обеспечивающее существование вида и отдельных популяций в конкретных, меняющихся — в пределах определенной амплитуды — условиях. Чем выше плодовитость популяции или вида, тем, следовательно, к большей интенсивности смертности популяция или вид приспособлены.

Плодовитость приспособительно меняется в связи с изменением условий жизни, в первую очередь обеспеченности пищей, являясь таким образом одним из важных регуляционных механизмов, обеспечивающих вместе с другими механизмами изменение темпа воспроизводства популяции в связи с изменением условий жизни (Svärdson, 1949; Никольский, 1950, 1953).

Обзор закономерностей, которым подчиняется связь плодовитости, качества половых продуктов и соотношение полов в популяции с обеспеченностью пищей недавно опубликован Фонтеном и Оливеро (Fontaine et Olivereau, 1962).

По характеру изменений плодовитости популяции и вида можно выявить ряд сторон их взаимосвязей со средой — интенсивность смертности, обеспеченность пищей и некоторые другие. Изменения плодовитости во многих случаях могут быть использованы и для оценки состояния популяции, и как один из показателей для прогноза урожая.

Показатели, используемые для оценки плодовитости

При анализе плодовитости рыб обычно пользуются несколькими показателями. Наиболее распространенным из них является индивидуальная, или абсолютная, плодовитость (*ИП*, или *ИАП*).

Под индивидуальной плодовитостью понимается количество находящихся в яичниках родительской особи икринок генерации данного года, т. е. тех икринок, которые должны быть выметаны в данном году. У рыб с единовременным икрометанием, как это правильно отмечает

П. А. Дрягин (1949), в яичниках обычно имеются две группы овоцитов: крупные — генерации данного года — и мелкие — генерации последующего года или последующих лет. Наряду с этими двумя группами овоцитов часто имеются овоциты меньших размеров, чем овоциты первой группы; в случае благоприятных условий жизни особи мелкие овоциты догоняют в росте овоцитов первой группы, а в неблагоприятных условиях могут резорбироваться или переходить в генерацию овоцитов следующего года.

В связи со сказанным определять путем просчета число икринок в яичниках самки следует на четвертой стадии развития гонад (по шестибалльной шкале), желательно непосредственно перед началом нереста.

Значительно сложнее определение индивидуальной плодовитости у порционнонерестующих рыб. У этих рыб в яичниках имеются овоциты разных порций созревания, и отличить овоциты последующих лет весьма трудно. Кроме того, как показала на примере барабули *Mullus barbatus ponticus* Essipov Л. С. Овен (1961), у многих порционнонерестующих рыб овоциты развиваются столь быстро, что даже просчет всех овоцитов, находящихся в зрелом яичнике, не отражает действительной индивидуальной плодовитости вида, которая оказывается сильно заниженной. Так, индивидуальная плодовитость барабули, определенная многими авторами путем непосредственного просчета овоцитов (Виноградов и Ткачева, 1950; А. И. Смирнов, 1949, и др.), оказалась много ниже числа фактически выметанных за сезон икринок. Определенная методом просчета плодовитость барабули *Mullus barbatus ponticus* Essipov оказалась равной 3631—87 640 икринкам, а фактически за сезон было выметано около 1 000 000 икринок.

Однако столь быстрый темп развития икры свойствен далеко не всем порционнонерестующим видам, и у многих из них методом простого просчета удается определить величину индивидуальной плодовитости.

У порционнонерестующих рыб, например у карпа, величину индивидуальной плодовитости удается с достаточной точностью определять и не путем непосредственного просчета, а, зная вес зрелых икринок, путем взвешивания самок до и после икрометания. Правда, при этом мы определяем так называемую рабочую плодовитость, т. е. количество выметанных икринок, но в большинстве случаев это количество оказывается очень близким к количеству икринок данной порции, находящихся в ястыках (Ирихимович и Зеленин, 1956).

Индивидуальная плодовитость связана как с размером гонад, так и с размерами икринок, т. е. в первую очередь с запасом питательных веществ в икринках.

Существенным показателем воспроизводительных свойств особей популяции вида является относительная плодовитость (*ОП*) Относительная плодовитость, т. е. количество икринок, приходящееся на единицу веса тела самки, отражает как состояние самки, так и качество продуцируемой ею икры. Показатель относительной плодовитости, как это правильно отмечал еще В. И. Мейснер (1933), позволяет вести сравнение особей и популяций внутри вида. Относительная плодовитость дает также представление о воспроизводительных свойствах данной особи, так как этот показатель уже не связан прямо с весом и длиной рыбы. Методически правильнее относить количество икры к весу тела без внутренностей, т. е. к весу порки, так как при вычислении относительной плодовитости по отношению к весу всего тела или весу тела без гонад сказывается искажающее влияние наполненности кишечника пищей, а в случае отнесения к общему весу — и веса гонад (Иоганзен и Загороднева, 1951).

А. И. Зотин (1961) попытался установить математическую связь между размерами икры и величиной относительной плодовитости. По его мнению, эта связь выражается следующим уравнением:

$$r_0 = bV_n^{-a}, \quad (1)$$

где V_n — объем неоплодотворенного яйца; a и b — константы, определяемые по приводимому в его статье графику соотношения размеров яиц и относительной плодовитости (r_0).

А. И. Зотин находит, что, так как относительная плодовитость, определяемая как число икринок на единицу веса рыбы, меняется в пределах вида, то это понятие неудовлетворительно (почему?! — *Г. Н.*)? Он предлагает другое и, как он сам пишет, несколько формальное определение относительной плодовитости как «коэффициент пропорциональности в линейной зависимости между абсолютной плодовитостью и весом рыбы».

А. И. Зотин (1961) считает, что у рыб есть три типа зависимости между абсолютной (r) и относительной (r_0) плодовитостью, а именно:

1) $r = r_0 Q$ (осетровые, сиги, некоторые карповые);

2) $r = r_0 Q + C$ (обыкновенные и дальневосточные лососи);

3) $r = r_0 Q - C$ (сарган, ставрида, губаны, бычки), где Q — вес рыбы и C — константа.

Сама по себе постановка вопроса о постоянстве относительной плодовитости, являющейся, по мнению А. И. Зотина, видовым свойством, неправильна. Видовые свойства находятся во взаимодействии со средой и могут в известных пределах приспособительно меняться, отражая изменения условий жизни. То же самое имеет место и в случае как относительной, так и абсолютной плодовитости. Мы согласны с теми авторами, которые считают, что состояние организма наиболее точно отражает показатель относительной плодовитости, выражаемый как число икринок на единицу веса тела рыбы. Ниже будет показано, что относительная плодовитость меняется как в онтогенезе, так и у разных популяций одного и того же вида; это имеет важное приспособительное значение.

Существенную ошибку допускает также А. И. Зотин, отрицая адаптивное значение абсолютной плодовитости и рассматривая ее только как прямую функцию изменений веса. Критика ряда положений, высказанных А. И. Зотиным, и в первую очередь представления об инадаптивности индивидуальной плодовитости дана рядом авторов (Спановская, Григораш и Лягина, 1963; Персов, 1963; Поляков, в печати).

Несомненно, что увеличение плодовитости при увеличении веса рыбы в благоприятных условиях имеет важное приспособительное значение, направленное на увеличение численности стада. В то же время, как видно из излагаемого ниже, улучшение кормовых условий, вызывающие увеличение веса самок, далеко не во всех случаях влечет за собой увеличение плодовитости.

Несомненно, как абсолютная, так и относительная плодовитость, являющиеся видовыми признаками, имеют, как и другие видовые признаки, приспособительное значение.

Количество икры, которое производится особью, зависит не только от индивидуальной плодовитости, но и от числа икрометаний в течение жизни, т. е. от возраста полового созревания, продолжительности жизни или, точнее, продолжительности половой активности, и периодичности нереста.

С. А. Северцов (1941) предложил для оценки плодовитости животных формулу видовой плодовитости, в которой сделал попытку учесть

вышеперечисленные моменты, определяющие плодовитость организмов. Формула С. А. Северцова, как известно, имеет следующий вид

$$(1 + r)^{\frac{1}{pjs}} = \text{видовая плодовитость} \qquad (2)$$

В этой формуле r — индивидуальная плодовитость; p — период между двумя икрометаниями; j — возраст наступления половой зрелости; s — соотношение полов.

Определение плодовитости по формуле С. А. Северцова точнее отражает продукционную способность особей того или иного вида. Как показал С. А. Северцов на примере осетровых, их «видовая плодовитость» обратна индивидуальной плодовитости, т. е. рыбы с наименьшей индивидуальной плодовитостью обладают наибольшей видовой плодовитостью.. Так, индивидуальная и видовая плодовитость осетровых, по С. А. Северцову (1941), следующая: у белуги индивидуальная плодовитость 664—4 100 000, показатель видовой плодовитости 0,070; у севрюги соответственно 35 439—362 935 и 1,502; у стерляди 16 623—37 632 и 4,286.

Формула С. А. Северцова (1941) вызывала ряд критических замечаний (Державин, 1947; Иоганзен, 1955). Так, Б. Г. Иоганзен указал, что, поскольку у рыб, как правило, соотношение полов близко к 1 : 1, то этот показатель можно из формулы исключить. Формула, предложенная Иоганзеном, являющаяся видоизмененной формулой С. А. Северцова, имеет следующий вид:

$$\text{видовая плодовитость} = \sqrt[pj]{r \cdot x} \qquad (3)$$

В этой формуле приняты те же обозначения, что в формуле С. А. Северцова, только x — число икрометаний в течение жизни — введено Б. Г. Иоганзеном дополнительно.

Пользуясь своей формулой, Б. Г. Иоганзен расчислил видовую плодовитость ряда рыб Западной Сибири и на основе сравнения полученных величин пришел к выводу о разной воспроизводительной способности разных видов, которые могут быть объединены в три группы, различающиеся по величине этого показателя. Конечно, приходится иметь в виду, что выделение этих трех групп в значительной степени условно и границы между ними выбраны произвольно.

Видовая, как и популяционная, плодовитость может приспособительно изменяться в определенных пределах из года в год. Неверно следующее утверждение Ф. И. Баранова (1929): «Так как естественное состояние водоема мыслится как состояние равновесия, то можно сказать: в естественных условиях видовая плодовитость всех рыб одинакова (независимо от числа выметываемых икринок) и равна 1». Ф. И. Баранов под видовой плодовитостью, видимо, понимает пополнение, что неправильно; кроме того, он, конечно, не прав, утверждая, что состояние водоема мыслится как равновесие. Известная динамическая уравновешенность кормности водоема и биомассы популяций рыб как раз и достигается регуляцией темпа воспроизводства, в том числе изменениями плодовитости популяции.

Критические замечания по поводу показателя видовой плодовитости были высказаны также В. С. Ивлевым (1953), который отмечает, что в формуле С. А. Северцова не учитывается возрастной состав стада, обычно несколько отличный в разных популяциях. Ивлев предложил свою формулу показателя популяционной плодовитости:

$$R = \frac{K \Sigma_t^{t''} pn \quad \Sigma_t^{t''} \frac{pf}{f + m}}{100 \Sigma_t^{t''} pt}. \qquad (4)$$

в этой формуле t — средний возраст, t' — возраст наступления половой зрелости; t'' — возраст старости, т. е., по В. С. Ивлеву, времени прекращения размножения, p — относительная численность данной возрастной группы (% от всех половозрелых рыб), n — абсолютная плодовитость одной самки данного возраста; f — число самок; m — число самцов в популяции (средней пробе), K — число икрометаний в течение года.

Пользуясь формулой, предложенной В. С. Ивлевым, Ю. И. Никаноров (1959) рассчитал популяционную плодовитость ряпушки ряда латвийских озер и показал, что иногда индивидуальная плодовитость недостаточно точно отражает действительную воспроизводительную способность популяции. Ю. И. Никаноров считает, что чем раньше наступает половая зрелость и чем больший процент составляют младшие половозрелые возрастные группы, тем выше популяционная плодовитость, тем выше воспроизводительная способность стада.

В формуле В. С. Ивлева, как и в формулах С. А. Северцова и Б. Г. Иоганзена, также не учитывается ряд моментов. В частности у многих рыб, как это, например, показано Э. А. Бервальдом (1961) в отношении леща, старение сначала выражается в изменении периодичности нереста, т. е. икрометание у старых особей происходит не каждый год, а с пропусками, обычно через год; этот период пониженной половой активности позднее сменяется ее утратой. Этот момент в формуле В. С. Ивлева не учитывается. Не учитывается В. С. Ивлевым и то, что у большинства рыб половая зрелость наступает не в одном возрасте, а часто возрастной ряд впервые нерестующих особей бывает сильно растянут. Формула В. С. Ивлева более пригодна в отношении рыб с коротким жизненным циклом, например ряпушка, чем в отношении рыб с длинным жизненным циклом и сложной структурой популяции.

Для суждения о количественной стороне воспроизводительной способности конкретного нерестового стада в конкретном году, мне кажется, хорошим показателем является относительная популяционная плодовитость (Никольский, 1960), или плодовитость ста, тысячи либо десяти тысяч рыб данной возрастной структуры нерестового стада. При этом количество рыб в каждой возрастной группе умножается на среднюю плодовитость рыб данного возраста; полученная путем подобного вычисления плодовитость рыб каждой возрастной группы суммируется с плодовитостью других возрастных групп; суммарные цифры и дают величину относительной популяционной плодовитости в том или ином году. Подобного рода расчеты были проведены мною для определения плодовитости сельди Северного моря за 1933 и 1956 гг. и воблы Северного Каспия за 1946 и 1947 гг. (Никольский, 1960). Как видно из приводимых ниже цифр, разница между плодовитостью одной и той же популяции оказывается весьма существенной. Так, в 1933 г. плодовитость ста сельдей при возрастной структуре стада этого года была 2 000 000 икринок, а в 1956 г. соответственно 2 800 000; у воблы Северного Каспия в 1946 г.— 4 903 900 икринок, а в 1947 г.— 2 460 500.

Такова очень краткая характеристика главнейших показателей, на основе анализа которых мы обычно судим о динамике плодовитости и об их воспроизводительной способности.

Механизмы регуляции плодовитости

В формировании плодовитости рыбы четко выделяются два периода. Первый период — когда закладывается гериинальный эпителий, т. е. в первом году жизни. В это время формируется, так сказать, общий уровень плодовитости особи, характерный для данной популяции (Ipson, 1951; Персов, 1963, и др.). Этот уровень плодовитости в

дальнейшем подвергается значительным изменениям в связи с изменениями обеспеченности пищей. Условия нагула особи сильно отражаются на ее плодовитости и запасе желтка в икринке. Дальнейшая регуляция плодовитости очень сильно связана с условиями нагула в предшествующий нересту нагульный сезон. Эти два периода формирования плодовитости хорошо выявляются на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), как акклиматизированной в Баренцевом и Белом морях, так и с Южного Сахалина (рис. 4) (Персов, 1963).

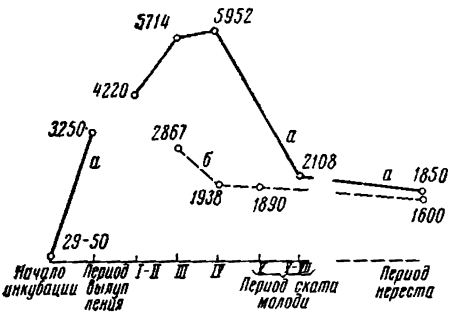


Рис. 4. Количество половых клеток у самок горбуши на разных этапах онтогенеза

а — Заполярье (1960 г.); *б* — Южный Сахалин (1959—1960 гг.) (по Персову, 1963)

Во второй период ее формирования плодовитость может изменяться как через регуляцию закладки новых овоцитов (Simpson, 1951), так и путем задержки или, в случае повышения обеспеченности пищей, ускорения перехода овоцитов фаз малого роста на стадию вакуолизации и наполнения желтком. Так, по В. Э. Беккеру (1957, 1958а), у обыкновенного карася при уплотненных посадках сокращается число зрелых овоцитов и выпадают одна или две порции нереста. Наполнение овоцитов желтком у рыб при низкой обеспеченности пищей происходит медленнее, чем в случае высокой обеспеченности пищей.

Снижение плодовитости может осуществляться и путем атрезии овоцитов. Этот процесс может, видимо, происходить на всех стадиях их развития. Он стимулируется снижением обеспеченности пищей и имеет место как в экспериментальных условиях, так и у естественных популяций (Scott, 1962). Так, у *Salmo gairdneri* Richardson и в экспериментальных условиях при выращивании на голодном пайке, и в естественных уплотненных популяциях наблюдалось значительное снижение плодовитости вследствие резорбции части созревающих яиц. У мелкой осенней семги р. Варзуги плодовитость, определенная в устье реки, когда гонады находятся в III стадии, оказывается выше, чем определенная у этой же семги по IV стадии зрелости. У крупных, более упитанных особей осенней семги этого не наблюдается: у нее плодовитость, определенная у рыб с незрелыми гонадами и находящимися в IV стадии, оказалась почти одинаковой (Мельникова, 1964).

Так как у рыб старших возрастов большее количество поступающих в организм энергетических ресурсов обычно идет на образование жировых отложений, а у впервые нерестующих рыб основные ресурсы расходуются на белковый рост, то, естественно, что и голодание у рыб более старших возрастов — более жирных — в меньшей степени сказывается на плодовитости и качестве икры, чем у впервые нерестующих рыб.

Качество половых продуктов и механизмы его регуляции

Урожай молоди, а тем самым в большей степени и величина пополнения нерестового стада определяются количеством выметанных нерестовой популяцией половых продуктов, их качеством и условиями, в которых протекает развитие. Качество выметываемых половых продуктов имеет первостепенное значение для обеспечения выживания развивающейся икры, свободного эмбриона и личинки. Особо [illegible] значение для обеспечения [illegible]

желтка в икринке, которые в значительной степени обеспечивают успешность развития как в оболочке, так и на стадии свободного эмбриона. Так как количество и качество пищевых материалов, поступающих в икринку, сильно зависят от хода обмена у родительского организма, то, естественно, что от возраста родительской особи и условий ее жизни в предшествующий нересту период, особенно от условий нагула, зависит не только плодовитость, но и качество половых продуктов.

Таблица 3. **Средние показатели жизнестойкости икры у карпов разного возраста (по Мартышеву, 1961)**

Возраст производителей									
4+ (5 пар)	5+ (5 пар)	6+ (3 пары)	7+ (2 пары)	8+ (3 пары)	9+ (3 пары)	10+	11+	12+	
Средний диаметр икринок, *мм*									
1,47	1,54	1,67	1,66	1,71	1,76	1,69	1,71	1,66	1,64
Средний вес икринок, *мг*									
1,38	1,61	1,93	2,12	2,19	2,19	2,27	2,10	2,10	1,80
Отход икры, %									
72,0	34,0	19,0	22,0	22,0	47,0	31,0	34,0	19.0	?
Процент оплодотворенной икры									
77,9	93,9	93,2	91,8	95,3	93,0	92,0	81,5	98,5	94,5
Средняя длина личинки в момент выклева, *мм*									
5,50	5,00	5,36	5,45	5,63	5,23	5,30	5,07	4,95	6,18
Средний вес личинки в момент выклева, *мг*									
0,94	1,04	0,98	1,18	1,26	1,66	1,20	1,20	1,10	1,10
Вес сеголетков к осени,									
32,08	—	—		34,50	—	—		—	25,04

Возрастные изменения качества икры в первую очередь выражаются в разнице размеров икринок, а следовательно, и запасов желтка у рыб разного размера и возраста. Как показали в отношении карпа Ф. Г Мартышев (1961, 1964), И. М. Анисимова (1956) и другие авторы, у рыб разного возраста размеры икринок довольно сильно различаются, а с этим оказываются связаны и размер эмбриона, и успешность его выживания (табл. 3).

Таблица 4. **Процент мелкой икры у аральского сазана *Cyprinus carpio* (L.)**

Длина рыбы (*l*), *см*	Процент крупной икры
30—40	75,0
40—50	81,2
50—60	85,8
60—70	65,3

Как установлено Ф. Г Мартышевым, и процент оплодотворенных икринок, и процент выживших мальков оказываются наибольшими у рыб среднего возраста.

А. П. Сиверцов (1964) установил, что у потомства карпов, полученных от скрещивания производителей разного возраста, потребление азота и прирост жира также различны. Так, при скрещивании самки шести лет и самца четырех лет прирост азота был на 7,4% и минеральных веществ на 13% выше, чем у потомства, полученного от скрещивания четырехлетней самки с десятилетним самцом при общем приросте живого вещества на 13% Однако прирост жира оказался выше на 9,1% у потомства от второго скрещивания. У дикого

сазана, по нашим наблюдениям, икра также оказывается различного размера у рыб разного возраста (Никольский, 1934). Кроме того, и процент мелкой икры меняется довольно значительно с возрастом производителей (табл. 4)

Как видно, самые крупные икринки и наименьший процент мелкой икры наблюдаются у рыб среднего возраста. У мелких и самых крупных рыб, как и у карпа, размер икринок меньше и процент мелкой икры выше. (Какова роль этой мелкой икры, пока не ясно; у большинства исследованных особей эта икра не выметывается и, видимо, затем рассасывается. Возможно, что в особо благоприятных условиях эта икра дополнительно созревает.)

Аналогичная картина изменения размеров икринки с возрастом наблюдается у обского сырка и амурского ленка (табл. 5 и 6).

Таблица 5. **Изменение среднего веса икринки с возрастом обского сырка *Coregonus peled* (Gm.) (по Иоганзену и Петкевичу, 1958)**

Возраст рыбы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
3+	1,86	520
4+	2,55	390
5+	2,00	510
6+	2,00	510
7+	0,85	1200

Таблица 6. **Изменение веса икринки с размером ленка — *Brachymystax lenok* (Pall.) из бассейна Амура (по Никольскому, 1953а)**

Длина рыбы, *см*	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
40—50	3,02	330
50—60	5,28	190
60—70	6,21	161
70—80	6,00	167

У самых молодых и старых особей икра более мелкая.

Сходная картина отмечается у сибирского ельца (табл. 7) и у леща и окуня из оз. Убинского (табл. 8 и 9).

Таблица 7. **Изменение размера и веса икринки с возрастом у сибирского ельца *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dyb.) (по Иоганзену и Загородневой, 1951)**

Возраст рыбы, годы	Диаметр икринки, *мм*	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
3	1,50	1,79	560
4	1,54	1,85	541
5	1,62	2,03	496
6	1,63	2,04	494
7	1,58	2,03	496

Таблица 8. **Изменение среднего веса икринки с возрастом у леща *Abramis brama* (L.) из оз. Убинского (И опоганзену и Петкевичу, 1958)**

Возраст рыбы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
5+	0,94	1060
6+	0,97	1040
7+	1,07	935
8+	0,94	1060

У всех рассмотренных рыб отчетливо выражено снижение размера икры у старых особей.

С возрастом рыбы меняются не только размер икринки, т. е. в первую очередь запас желтка в ней, но и качество питательных веществ в икринке, в первую очередь количество жира. Как видно на рис. 5, у егорьевской сельди Кандалакшского залива количество жира в икре самых молодых и самых старых рыб оказывается много меньше, чем у особей среднего возраста. Жирнее всего икра у рыб в возрасте 5+ Интересно, что в разные годы жирность икры у особей, принадлежащих к одним и тем же возрастным группам, довольно сильно различается. Так, в 1961 г. икра была менее жирной, чем в 1963 г. Исключение

этом отношении представляют только старые рыбы в возрасте 6+, у которых в 1961 г. икра была жирнее, чем в 1963 г

У северокаспийской воблы (рис 6) икра молодых и старых рыб также оказывается менее жирной (Чепракова и Васецкий, 1962) У воблы наиболее жирная икра оказывается у рыб в возрасте 4+ и лишь немного жирнее у рыб в возрасте 5+ У самок же в возрасте 6+ икра содержит значительно меньше жира. У карпа, как видно из данных Ю. А. Привезенцева (1964), икра более молодых и более старых рыб не только мельче, но и содержит больше воды и меньше жира и протеина (табл. 10).

Таблица 9. **Изменения среднего веса икринки с размерами окуня *Perca fluviatilis* L. из оз. Убинского (по Иоганзену и Петкевичу, 1958)**

Вес особи,	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
До 250	1,40	700
250—500	2,06	486
500—750	3,44	292
750—1000	—	—
1000—1250	2,06	486

Интересно, что, кроме бо́льших размеров и большего количества жира, икра рыб среднего возраста отличается и несколько меньшей изменчивостью размеров.

Выживание потомства от рыб разного возраста также различно, в одинаковых условиях оно оказывается бо́льшим у рыб среднего возраста. Конечно, в благоприятных условиях потомство и молодых, и старых рыб может давать весьма высокий процент выживания. Потомство от

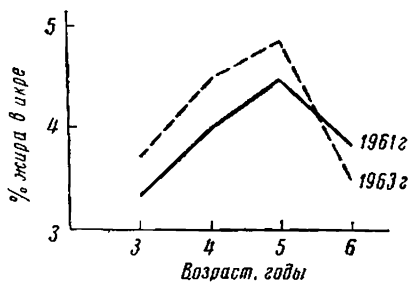


Рис. 5. Содержание жира в икре беломорской егорьевской сельди разного возраста (из Чепраковой и Шубниковой, 1965)

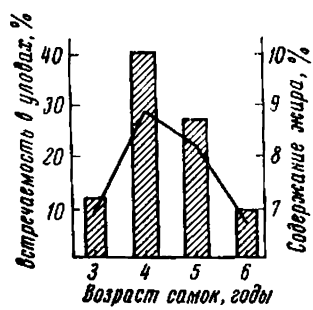


Рис. 6. Содержание жира в икре воблы различных возрастных групп нерестового стада в 1957 г. (по Чепраковой, 1960)

Столбиками показан возрастный состав уловов (в %); кривой — содержание жира в икре

карпов среднего возраста в сходных условиях обладает и более быстрым ростом по сравнению с потомством молодых и старых рыб (При-

Таблица 10. **Размеры икры карпа разного возраста и ее химический состав (по Привезенцеву, 1964)**

Возраст производителей	Средний диаметр икринки, *мм*	Средний вес икринки *мг*	Вода %	Сухое вещество, %	В сухом веществе, %		В сыром веществе, %	
					сырого протеина	жира	сырого протеина	жира
4+	1,68	2,12	74,50	22,50	70,62	22,78	18,00	5,80
7+	1,82	2,62	70,91	29,09	69,37	25,03	20,17	7,28
10+	1,75	2,40	73,21	26,79	71,25	23,05	19,15	6,19

везенцев, 1964). Интересно, что биохимические различия потомст рыб разного возраста сохраняются и у сеголетков, годовиков и дву летков (Привезенцев, 1961) У речной камбалы наиболее жирная ик наблюдается также у рыб среднего возраста, причем в разных попул циях, различающихся по времени созревания и продолжительности жи ни, возрастные группы, у которых икра содержит наибольшее количество жира, оказываются различными. У более скороспелой балтийской камбалы (рис. 7) икра жирнее всего у рыб в возрасте 4+, 5+, а у более поздно созревающей беломорской — у рыб в возрасте 6+, 8+ (Шатуновский, 1963).

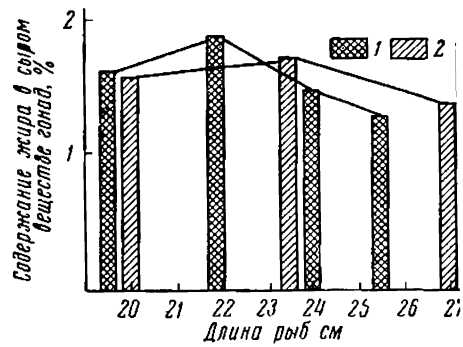


Рис. 7 Содержание жира в гонадах сам балтийской (*1*) и беломорской (*2*) речн камбалы (по Шатуновскому, 1963)

Как хорошо показала С. С. Виноградская (1954), по мере созревания икры жирность ее очень сильно меняется. У большинства рыб к моменту нереста жирность икры значительно возрастает: так, у барабули — *Mullus barbatus ponticus* Essipov жирность с 22,03% (к сухому веществу) на III ста дии зрелости возрастает до 32,6% на IV—V стадии, а у *Caspialosa kessleri pontica* Eichw.— с 7,47% на III стадии до 12,33% на IV стадии. Эт необходимо учитывать при проведении сравнения, так как действитель ное представление о содержани жира в икре дают только цифры полученные на осиове анализ икры, близкой к стадии текучест или текучей.

Однако далеко не у всех ры и даже не только у рыб с относи тельно коротким жизненным цик лом удается отметить уменьшени размеров икры у рыб старшег возраста. Так, у иссыккульского чебачка, по данным И. А. Пивне ва (1950), средний вес икринки с возрастом меняется следующим обра зом (табл. 11).

Таблица 11. Изменение среднего веса икринки с возрастом у иссыккульского чебачка *Leuciscus bergi* Kashk. (по Пивневу, 1950)

Возраст рыбы, годы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
3	2,30	432
4	2,33	429
5	2,38	419

У наиболее крупных самок обского осетра размеры икринок также не уменьшаются (табл. 12).

Таблица 12. Изменения среднего веса икринки с возрастом у обского осетра *Acipenser baeri* Brandt (по Иоганзену и Петкевичу, 1958)

Возраст рыбы годы	Вес икрин *мг*	Число икринок в 1 *г*	Возраст ры годы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
До 10	106	95	30—40	136	74
10—20	114	88	40—50	136	74
20—30	124	81	50—60	163	62

Аналогичная картина наблюдается у щуки и ерша оз. Убинского и у наваги Мезенского залива (табл 13, 14 и 15)

В шести последних приведенных случаях обнаруживается более или менее плавное увеличение икринок с размерами и возрастом рыбы

У наиболее крупных рыб размеры икринок не уменьшаются Отсутствие снижения размеров икринок у крупных особен осетра, щуки и ерша объясняется, видимо, тем, что в исследованных пробах этих рыб не было старых особей, размер которых близок к максимальному, достигаемому особями этих видов в исследованных водоемах. У рыб же

Таблица 13 **Изменение среднего веса икринки с возрастом у щуки *Esox lucius* L. из оз. Убинского (по Иоганзену и Петкевичу, 1958)**

Возраст рыбы	Вес икрин *мг*	число икринок в 1 *г*
3+	0,67	1520
4+	1,10	910
5+	0,88	1130
6+	1,27	790
7+	1,36	730

Таблица 14 **Изменение среднего веса икринки с размерами ерша *Acerina cernua* (L.) из оз. Убинского (по Иоганзену и Петкевичу, 195 г**

Вес особи. *г*	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
10—20	0,97	1030
20—30	0,81	1240
30—40	0,94	1060
40—50	0,93	1070

с коротким жизненным циклом, к которым принадлежит, например, иссыккульский чебачок, по-видимому, действительно в природе не наблюдается измельчания икры у рыб старших возрастов. У рыб с коротким жизненным циклом особи старшего возраста производят наиболее крупную икру.

Таблица 15. **Изменение веса икринки с возрастом у наваги *Eleginus navaga* (Kölr) из Мезенского залива (по Ланшину, 1929)**

Возраст рыбы, годы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*	Возраст рыбы, годы	Вес икринки, *мг*	Число икринок в 1 *г*
2	0,47	2100	6	—	—
3	0,41	2460	7	0,56	1790
4	0,39	2570	8	0,76	1320
5	0,43	2340	9	0,78	1280

Обращает внимание, что у щуки, ерша и наваги закономерное увеличение размеров икринок в отдельных возрастных (или размерных) группах нарушается. Так, например, у щуки пониженная величина икриики наблюдается у рыб в возрасте 5+; у самок ерша весом 20—30 *г* и у наваги уменьшение размеров икринки приходится на рыб в возрасте четырех лет.

Сопоставление размеров икриинок с относительной численностью особей разных возрастиых или размерных групп в популяциях этих рыб показало, что во всех трех случаях сниженные размеры икринок приходятся на наибольшую по численности размерную или возрастную группу. Таким образом, это уменьшение размеров икринок так же, как это мы видели в отношении плодовитости, объясняется ухудшением обеспеченности родительских особей пищей в результате обострения противоречивых отношений на почве питания сходной пищей у одиоразмерных или одновозрастных особей (Поляков, 1965). В годы, когда в нерестовое стадо вступает мощиое поколение, наряду с уменьшением плодовитости обычно наблюдается снижение размеров икринок и их жирности. Это отмечено, например, у беломорской наваги (Анухина, 1963). Если о связи возраста самки, качестве ее икры и жизнестойкости потомства уже накоплен довольно зиачительный материал, то в отношении возраста самцов и жизнестойкости потомства таких сведений

накоплено гораздо меньше. Между тем такая связь также имеется Она отмечена, например, Шейрингом (Scheuring, 1924) у форели.

В отношении невской корюшки [*Osmerus eperlanus* (L.)] установлено, что при оплодотворении спермой молодых самцов (возраст 2—4 года) отход икринок был больше, чем при оплодотворении спермой рыб старшего возраста (5—7 лет). Икра, оплодотворенная спермой молодых самцов, потребляет больше кислорода, чем икра, осемененная спермой самцов среднего возраста. Потомство от 4—7-летних самок и 5—7-летних самцов корюшки обладает большей жизнестой-

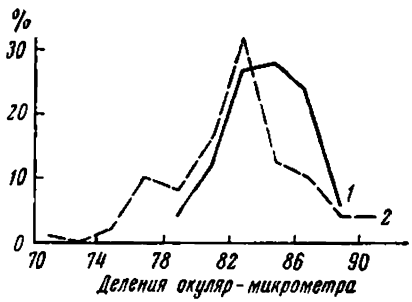


Рис. 8. Размеры икринок у жирной (*1*) и нежирной (*2*) самок онежской сельди (деления окуляр-микрометра= =1 *мм*) (По материалам Л. Е. Анохиной)

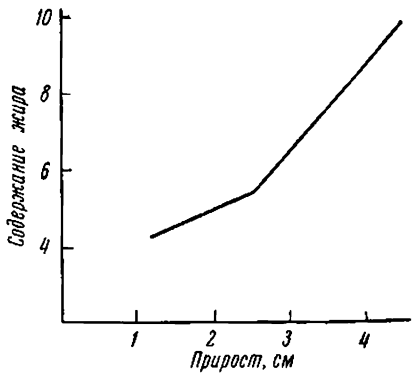


Рис. 9. Связь между содержанием жира в икре и приростом в длину самок воблы в период овогенеза (по Чепраковой, 1965)

костью, чем от молодых производителей (Коровина, 1961). Возможно, правда, что здесь имеет место не разная жизнестойкость, а приспособленность икры, оплодотворенной самцами разного возраста, развиваться в разных условиях, например в воде с разной насыщенностью кислородом.

Сходные с полученными на корюшке результаты имеются также у сига-лудоги (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.), волховского сига (*Coregonus lavaretus baeri* Kessl.) и рипуса [*Coregonus albula* (L.)].

Условия нагула родительского стада несомненно сказываются не только на плодовитости рыб, но и на качестве их половых продуктов. Так, у беломорской корюшки *Osmerus eperlanus dvinensis* Smitt зрелая икра в 1961 г. была мельче и менее жирная, чем в 1962 г., что связано с различными условиями нагула и зимовки в эти годы (Белянина, 1965). Как отмечено Л. Е. Анохиной (1960), у более жирных особей весенней сельди Онежского залива икра одноразмернее, чем у более худых рыб (рис. 8). Наличие более разнообразной икры у худых рыб — важное приспособление к недостатку пищи.

В отношении воблы Северного Каспия установлено (Чепракова, 1961), что икра рыб, давших наибольший линейный прирост за предшествующий нересту нагульный сезон, содержит максимальное количество жира, т. е. максимальное количество питательных веществ для эмбриона (рис. 9)

Икра плотвы Учинского водохранилища младших возрастов у особей с более быстрым ростом была, как правило, крупнее, чем у рыб со средней скоростью роста (Спановская, Григораш и Лягина, 1963). Особенно велика эта разница у младших возрастных групп (табл. 16)

Интересно, что у рыб в возрасте 6+, обладающих наибольшими жировыми резервами, положительной связи скорости роста с жирностью икры не наблюдается.

Хотя условия нагула оказывают, как видно из изложенного, большое влияние на качество половых продуктов у особей нерестовой популяции, однако у рыб вырабатываются приспособления для некоторой «амортизации» влияния изменений обеспеченности пищей на формирование половых продуктов. Как показано Н. П Макаровой (1961), у сазана при голодании жировые запасы срабатываются на метаболические процессы таким образом, что жир с гонад расходуется организмом в последнюю очередь. Это важное приспособление позволяет рыбам и в условиях низкой обеспеченности пищей сохранять достаточно высокий запас питательных веществ в икринках. При низкой обеспеченности пищей в условиях голодания, когда обмен веществ поддерживается организмом за счет накопленных резервов, сработка внутренних жиров в организме, видимо, у многих, если не у всех видов рыб идет таким образом, что жир гонад срабатывается в последнюю очередь после жира внутренностей и мышц. Это несколько сдерживает отрицательное воздействие внешних условий на ход овогенеза и в первую очередь на наполнение яиц желтком. Однако в какой-то степени даже сравнительно незначительное изменение обеспеченности пищей сказывается на изменении плодовитости и на качество икры. По данным Скотта (Scott, 1962), у радужной форели в условиях голодания плодовитость снижается сильно, а размер икринок почти не изменяется или иногда даже несколько увеличивается. Правда, это увеличение, возможно, вызывается увеличением оводненности икры, как это отмечено в 1958 г. у северокаспийской воблы (Чепракова и Васецкий, 1962).

Таблица 16. Вес икринки у быстро и медленно растущей плотвы Учинского водохранилища (по Спановской, Григораш и Лягиной, 1963)

Возраст рыбы	Вес икринки, *мг*	
	у быстро растущих	у рыб со средней скоростью роста
4+	1,03	0,90
5+	1,03	1,02
6+	1,13	1,23

Различны размеры желтка и всей икринки также у рыб одной популяции, но нерестующих в разное время. У «егорьевской» весенненерестующей сельди Белого моря, например, размеры икринок больше, а плодовитость меньше, чем у летненерестующей «ивановской» сельди. Это связано, с одной стороны, с худшими условиями питания личинок «егорьевской» сельди, которые переходят на внешний корм еще до массового развития планктона, а с другой,— бо́льшая плодовитость «ивановской» сельди связана с сильным воздействием на личинок хищников, в первую очередь трехиглой колюшки (Соин, 1963, 1964). Различны размеры запаса желтка и у разных форм атлантической сельди. Как видно на рис. 10, у норвежской сельди и английской сельди (Downs herring) отношение сухого веса желтка к весу эмбриона и хориона гораздо больше, чем у более южных сельдей. У рыб, у которых желтка больше, он срабатывается медленнее, чем у рыб с малым запасом желтка (Blaxter a. Hempel, 1963). Блэкстер и Хемпел (1963) указывают также, что у впервые нерестующих рыб запас желтка меньше, чем у повторио нерестующих. Следовательно, рекруты приспособлены давать потомство в условиях более высокой обеспеченности пищей.

У порционно нерестующих рыб, например у хамсы, в икринках первой порции запас желтка обычно больше, чем в последующих порциях. Это также, несомненно, связано с разной обеспеченностью пищей личинок разных порций выметa (Павловская, 1963)

Механизм регуляции величины икринок и их разнокачественности осуществляется, как это установил В А. Мейен (1940) и подтвердил рид других исследователей, путем разной интенсивности снабжения

питательными веществами икринок, расположенных около крупных или более мелких кровеносных сосудов. В случае высокой обеспеченности пищей все икринки, вне зависимости от их положения по отношению к тем или иным кровеносным сосудам, в достаточном количестве снабжаются пищевыми ресурсами, и их размеры и запас в них желтка оказываются более или менее одинаковыми, разнокачественность икринок уменьшается. В случае снижения обеспеченности пищей к икринкам,

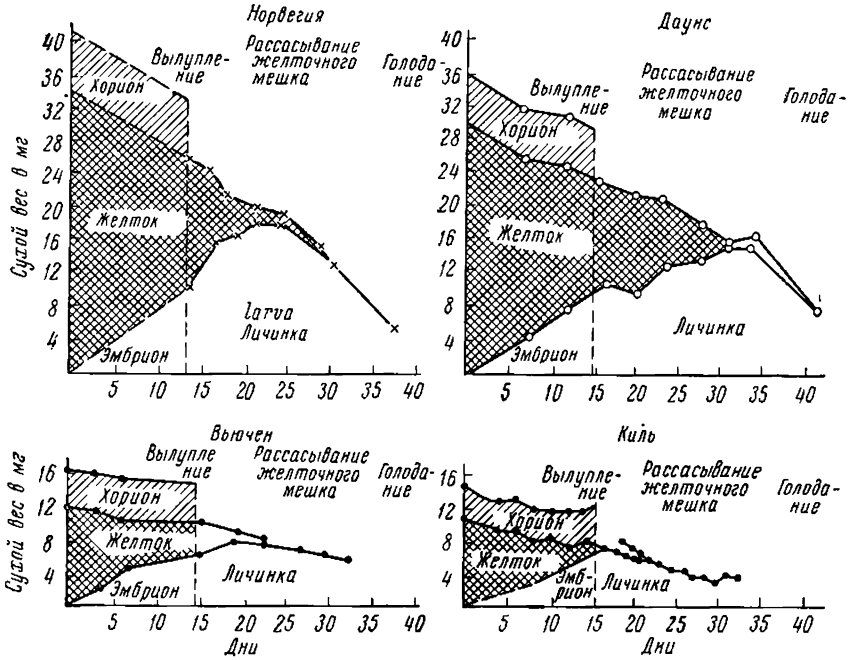


Рис. 10. Изменение сухого веса эмбриона, желтка, хориона и личинки с возрастом у четырех нерестовых самок различных групп сельди (по Blaxter a. Hempel, 1963)

расположенным около более мелких сосудов, поступает меньше питательных веществ, а это приводит к разному снабжению разных икринок питательными веществами и тем самым к увеличению разноразмерности икринок в яичниках рыб в условиях пониженной обеспеченности пищей.

Возрастные изменения плодовитости

Изменения качества половых продуктов находятся, естественно, в теснейшей связи с динамикой количественных характеристик воспроизводительных свойств популяции. Так же, как и качество половых продуктов плодовитость приспособительно меняется в пределах одной популяции. Она различна у разных популяций одного и того же вида и у разных видов, отражая условия их существования.

Важнейшая закономерность, которой подчиняются изменения плодовитости, это увеличение до определенных пределов абсолютной плодовитости по мере роста рыбы. Более крупные рыбы откладывают больше икры, чем мелкие, причем у большинства рыб корреляция плодовитости с весом рыбы выше, чем с длиной, а корреляция с длиной выше, чем с возрастом. Это видно хотя бы на примере плотвы Рыбинского водохранилища (рис. 11).

Однако, если увеличение плодовитости с ростом рыбы характерно для всех видов рыб, то характер этого увеличения, его пределы, когда повышение сменяется снижением плодовитости у старых рыб, оказываются специфическими для разных видов и отдельных популяций в пределах вида и отражают специфику взаимоотношений их со средой, специфику условий их жизни.

Как видно из данных табл. 17 о разных группах рыб, как правило, плодовитость по мере роста рыбы увеличивается все медленнее, а у старых рыб иногда обнаруживается даже снижение абсолютной плодовитости.

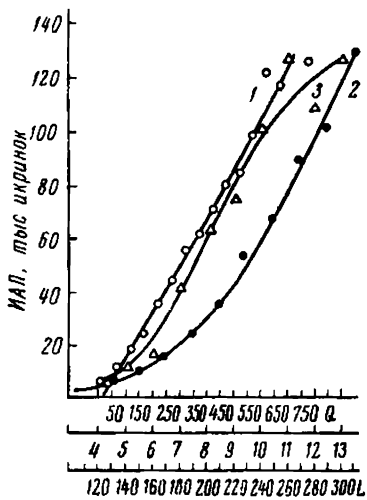


Рис. 11. Корреляция плодовитости плотвы с длиной тела (*3*), весом (*1*) и возрастом (*2*) рыб (по Володину, 1963)

У рыб с длинным жизненным циклом (осетровые, сазаи) плодовитость, как правило, быстрее нарастает у младших возрастов, затем нарастание несколько снижается и стабилизируется у средних размерных групп. Некоторые колебания в темпе нарастания плодовитости у средних размерных групп связаны с разным взаимным влиянием особей на обеспеченность рыб пищей в размерных группах разной численности. Нередко у более крупных рыб, численность которых мала, наблюдается некоторый подъем темпа нарастания плодовитости; это связано с улучшением обеспеченности пищей старших возрастов. Такой подъем обычно наблюдается в тех популяциях, в которых на нарастании плодовитости отрицательно сказывается взаимное влияние особей, и этот скачок в нарастании плодовитости приходится обычно на ту размерную группу, численность которой много меньше численности предыдущих размерных групп.

У самых крупных рыб плодовитость обычно резко падает. Однако характер нарастания плодовитости у разных видов весьма различен. У куринской севрюги (табл. 17) плодовитость быстро нарастает до того, как рыба достигает длины около 140 *см*; после этого нарастание резко замедляется, а у рыб, достигших 190 *см*, плодовитость практически не увеличивается. Близкую картину удается наблюдать у аральского сазана, у которого максимальный темп нарастания плодовитости приходится на рыб 45—50 *см*; затем темп нарастания плодовитости сильно снижается, а у рыб крупнее 60 *см* плодовитость даже несколько падает по сравнению с плодовитостью рыб несколько меньших размеров.

У молодых и старых самок днепровского рыбца снижаются как общая плодовитость, так и число порций икры (Мороз, 1965).

Интересно, что у некоторых лососевых — семги, ленка — отмечается некоторый подъем темпа нарастания плодовитости у наиболее крупных рыб. У лососей, у которых нет повторного нереста (р. *Oncorhynchus*), закономерного снижения темпа нарастания плодовитости от более мелких к более крупным рыбам не наблюдается. Но у кеты, наоборот, нарастание плодовитости у наиболее крупных рыб усиливается.

Совершенно естественно, что темп нарастания плодовитости так же, как и время наступления половой зрелости меняется в связи с изменением обеспеченности пищей.

Сравнение темпа нарастания плодовитости у сельди южной части Северного моря в 1933 и 1956 гг. обнаруживает весьма существенную разницу (табл. 18).

Таблица 17. **Нарастание абсолютной плодовитости разных видов рыб с увеличением их длины (в % к плодовитости предыдущей размерной группы)**

Длина, *см*	Плодовитость
Каспийская белуга (по Бабушкину, 1947)	
200—210	132
210—220	118
220—230	102
230—240	115
240—250	107
250—260	108
260—270	106
270—280	127
280—290	115
290—300	102
Куринская севрюга (по Державину, 1922)	
110—120	140
120—130	140
130—140	148
140—150	118
150—160	124
160—170	114
170—180	124
180—190	115
190—200	102

Длина, *см*	Плодовитость
Кета (по Euguchi, Hikita и Nishida, 1954)	
50—52	70
52—54	118
54—54	97
56—58	103
58—80	121
60—62	89
62—64	104
64—66	135
Семга (по Бергу, 1935)	
60—70	160
70—80	130
80—90	115
90—100	138
Ленок (по Никольскому, 1935)	
50—60	119
60—70	113
70—80	194
Камчатский голец (по Савваитовой, 1962)	
26—29	155
29—32	103
32—35	175

Длина, *см*	Плодовитость
Тихоокенская сельдь (Бристольский залив)	
22—23	120
23—24	118
24—25	127
25—26	102
26—27	122
27—28	115
28—29	103
29—30	96
30—31	132
31—32	101
Атлантическая сельдь (Норвежское море)	
28—29	101
29—30	145
30—31	110
31—32	98
32—33	123
33—34	106
34—35	106
Иссыккульский чебачок (по Пивневу, 1950)	
13—14	204
14—15	122
15—16	96

Длина, *см*	Плодовитость
Аральский усач (по Потехиной, 1955)	
70—75	105
75—80	109
80—85	128
85—90	113
90—95	105
95—100	101
Аральский сазан (по Никольскому, 1934)	
40—45	126
45—50	164
50—55	117
55—60	128
60—65	96
65—70	100
Азовский судак (по Чугуновой, 1931)	
40—50	163
50—60	147
60—70	141
70—80	125

В 1933 г. плодовитость сельди нарастала очень плавно и резкого снижения ее нарастания у рыб наиболее крупных размеров не наблюдалось. В 1956 г. наблюдались резкий скачок темпа нарастания плодовитости у мелких рыб и значительно более быстрое падение у более крупных рыб. Интересно, что у самой крупной размерной группы сельди (29—30 *см*) и абсолютная плодовитость оказывается ниже, чем у

Таблица 18. **Темпы нарастания плодовитости сельди Северного моря в разные годы (в % к плодовитости предыдущего года)**

Длина рыб, *см*	Плодовитость икринок		Длина рыб, *см*	Плодовитость икринок	
	1933 г.	1956 г.		1933 г.	1956 г.
23—24	118	109	27—28	114	111
24—25	116	143	28—29	112	107
25—26	116	115	29—30	113	90
26—27	114	113			

предыдущей размерной группы. В 1933 г. подобного явления не наблюдалось

У воблы Северного Каспия наблюдается сходная картина В 1911 1912 гг. плодовитость нарастала медленнее, чем в 1946—1948 гг (табл. 19), и максимум нарастания плодовитости в 1911—1912 гг., когда обеспеченность пищей популяции воблы была ниже, чем в 1946—1948 гг., приходился на рыб более крупного размера.

Как установили на примере плотвы Учинского водохранилища В. Д. Спановская, В. А. Григораш и Т. Н. Лягина (1963), улучшение обеспеченности пищей и связанное с этим изменение времени полового созревания и изменение темпа нарастания плодовитости в направлении перемещения максимума на более младшие возрастные группы обеспечивают разовое увеличение плодовитости популяции. В связи с тем, что у рано созревающих рыб продолжительность жизни сокращается, при длительном изменении в сторону более раннего наступления половой зрелости популяционная плодовитость в ряде случаев может и снижаться по сравнению с плодовитостью популяций, состоящих из более поздно созревающих рыб. Очень четкие изменения в нарастании плодовитости отмечены у гольца — *Nemachilus barbatulus* (L.) Чехословакии (см. табл. 36).

Таблица 19 Темп нарастания плодовитости северокаспийской воблы в разные годы (в %)

Длина рыб *см*	Плодовитость икринок	
	1911—1912 гг	1946—1948 гг.
17,5—18,5	106	120
18,5—19,5	109	121
19,5—20,5	120	106
20,5—21,5	116	115

Таким образом, эта приспособительная реакция популяции на повышение обеспеченности пищей направлена обычно на кратковременное, иногда весьма значительное повышение воспроизводительной способности популяции, но она может далеко не всегда обеспечить длительное повышение плодовитости популяции.

Возрастные изменения плодовитости связаны не только с количеством икринок, продуцируемых особями разного возраста, но и с изменением периодичности нереста. По-видимому, у многих видов рыб с длительным жизненным циклом старение связано не только со снижением относительной, а иногда и абсолютной плодовитости и увеличением количества резорбирующихся икринок, но и с изменением периодики нереста. Начало старения рыбы часто выражается в пропуске нерестового сезона и размножении не каждый год. Так, у аральского леща, начиная с размеров 37—40 *см*, попадаются особи, которые нерестуют не каждый год (Бервальд, 1961). Аналогичное явление, видимо наблюдается у старых особей ряда других видов рыб — осетровых, сазана и некоторых других карповых, щуки, трески, судака и прочих. Естественно, что пропуск нереста у стареющих особей связан и с теми условиями, в которых живет популяция.

Изменения плодовитости в пределах одной популяции

Как было уже видно из анализа возрастных изменений плодовитости, она не остается постоянной у одной и той же популяции, а приспособительно меняется в связи с изменениями обеспеченности популяции пищей в разные годы. Естественно, конечно, эти изменения не бесконечны и не выходят за пределы видовой специфики, ограничиваясь определенными пределами. Увеличение или уменьшение обеспеченности пищей вызывает изменение плодовитости лишь до определенной величины, и дальнейшее изменение условий уже не влияет на изменение

плодовитости. В связи с изменением условий жизни меняется как плодовитость одноразмерных особей, так и воспроизводительная способность популяции в целом, меняется соответственно и качество половых продуктов, в первую очередь размеры икринок и запас желтка в икре. Амплитуда изменений плодовитости у особей одного и того же размера или возраста может быть весьма велика, изменяясь иногда у одноразмерных рыб почти в два раза.

У рыб одного и того же размера или одного и того же возраста в разные годы плодовитость может быть весьма различной. Так, например, у сельди *Clupea harengus* (L.) юго-западной части Северного моря, по данным Hickling (1940), неопубликованным данным Cushing и данным Baxter (1958), у рыб одного и того же размера в 1956 и 1957 гг плодовитость была много выше, чем у рыб того же размера в 1933 г. (табл. 20).

Таблица 20 **Плодовитость сельди юго-западной части Северного моря (по Hickling, 1940; Cushing Baxter, 1958)**

Длина рыб, *см*	Плодовитость, икринок		
	1933 г.	1956 г.	1957 г
22—23	14 315	18 000	17 000
23—24	16 664	19 650	19 300
24—25	19 230	28 320	23 100
25—26	22 074	31 590	28 500
26—27	25 223	36 760	33 500
27—28	28 679	40 680	38 100
28—29	32 434	43 400	44 700
29—30	36 599	38 900	48 500

Таблица 21. **Плодовитость широкопадинской сельди Сахалина (по Пискунову, 1952)**

Длина рыб *см*	Плодовитость, икринок		
	1940 г	1941 г.	1946 г.
23—24	27 142	29 774	33 034
24—25	43 559	35 578	44 777
25—26	37 396	37 787	46 158
26—27	40 565	43 129	49 398
27—28	44 045	47 065	54 863
28—29	62 975	53 746	61 434
29—30	47 762	70 801	77 033
30—31	72 429	77 760	89 935

По-видимому, у сельди южной части Северного моря, судя по данным голландских исследователей, реакция регуляторных механизмов с 1955 г. достигла предела, и дальнейшее увеличение плодовитости в связи с улучшением обеспеченности популяции пищей в результате интенсивного промысла оказывается уже невозможным (Никольский и Белянина, 1959).

Изменение плодовитости одноразмерных особей широкопадинской сельди по годам отмечено также И. А. Пискуновым (1952) (табл. 21).

Как у сельди южной части Северного моря, так и у широкопадинской сельди увеличение плодовитости одноразмерных особей связано с уменьшением численности, а тем самым с улучшением обеспеченности пищей.

Значительно изменяется плодовитость по годам и у сельдей залива Уала (Камчатка) (табл. 22).

Таблица 22 **Изменение плодовитости сельди залива Уала**

Длина рыб, *см*	Плодовитость, тыс. икринок			Длина рыб, *см*	Плодовитость, тыс. икринок		
	1952 г	1957 г.	1959 г		1956	1957 г	1959 г
26—27		20,8	29,2	31—32	46,1	—	50,0
27—28		27,1	38,2	32—33	50,3	46,0	
28—29		30,3	36,2	33—34	62,4	46,2	
29—30	46,7	38,8	39,8	34—35	66,6		
30—31		40,5	44,3	35—36	79,5		

сахалино-хоккаидского стада А. Н. Пробатов и И. Г Фридлянд (1957) также отмечают значительные изменения плодовитости за разные годы у рыб, принадлежащих к одним и тем же возрастным группам (табл. 23).

Таблица 23. **Плодовитость сельдей сахалино-хоккайдского стада (по Пробатову и Фридлянд, 1957)**

Возраст рыб. годы	Плодовитость. икринок			
	1948 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.
5	39 900	58 200	58 000	50 800
6	44 200	66 400	66 900	72 700
7	59 140	76 900	76 400	77 600
8	64 060	81 700	84 300	88 900
9	62 300	93 800	95 100	92 400
10	63 870	95 100	95 300	99 000
11	63 670	92 400	92 300	98 500

Стадо сахалино-хоккайдской сельди в последние годы в результате резкого снижения численности становится все меньше и меньше. Разреживание стада связано с улучшением обеспеченности пищей и увеличением плодовитости одновозрастных рыб. Интересно, что появление несколько более многочисленного поколения 1948 г. рождения (пятилетие рыбы 1953 г.) тотчас сказалось на снижении плодовитости этого поколения.

При сопоставлении плодовитости сахалино-хоккайдской сельди одного и того же возраста, но разного размера, как правило, плодовитее оказывались более крупные рыбы. Значительно менее четкая картина получается при сравнении плодовитости одноразмерных рыб, но разного возраста (табл. 24). Хотя и в этом случае плодовитость рыб стар-

Таблица 24. **Изменения плодовитости сахалино-хоккайдской сельди у рыб разного размера и возраста по сборам 1952 и 1953 гг. (в тыс. шт. икринок) (по Пробатову и Фридлянд, 1957)**

Длина рыб, *см*	Возраст. годы										
	4	5	6		8	9	10		12	13	14
26—27	37,3		—		—	—	—	—	—	—	—
27—28	43,8	42,1	55,5	—		—	—		—	—	—
28—29	46,2	48,3	64,1	—	—					—	—
29—30		53,7	60,2		85,5		—	—	—	—	
30—31		61,7	65,0	—	—					—	—
31—32		66,1	77,9	68,4	—	—	—			—	
32—33		65,5	79,8	77,0	87,4	88,0	88,8	—	—	—	—
33—34			90,2	83,6	90,5	93,0	90,5	91,3	97,2	95,9	106,5
34—85					103,5	94,0	93,6	97,6	100,5	99,0	103,9
35—36						111,0	102,4	107,2	—	—	—
36—37		—						107,6	125,0	111,3	107,9

шего возраста увеличивается, но эта закономерность прослеживается далеко не всегда. Видимо, нарушения этой общей закономерности связаны с разной численностью поколений разных годов рождения.

У салаки залива Пярну, по данным Л. А. Раннак (1958а), плодовитость рыб в одни годы (например, 1952 и 1955) оказывается выше, в другие (1951 и 1953) ниже (табл. 25). Сильнее всего плодовитость колеблется у рыб младших возрастов. У салаки также выражена прямая

Таблица 25. **Средняя плодовитость весненнерестующей салаки разных возрастных групп из залива Пярну по годам (шт. икринок) (по Раннак, 1958)**

Возраст рыб	Плодовитость, икринок				
	1951 г.	1952 г.	1953 г	1954 г.	1955 г.
2+	5 420	7 143	4 038	7 664	6 439
3+	7 703	10 973	9 907	9 950	18 624
4+	11 752	15 390	14 697	12 489	17 011
5+	15 059	20 316	18 654	27 433	21 754
6+	19 525	30 003	24 523	20 994	29 285
7+	25 315	27 135		—	36 036

связь плодовитости с величиной линейного и весового прироста (рис. 12).

Существенные различия в пределах одного поколения наблюдаются в плодовитости одноразмерных и одновозрастных сельдей разной жирности, т. е. нагуливавшихся в разных условиях. Как показала Л. Е. Анохина (1959), более жирные самки балтийской салаки как весенне-, так

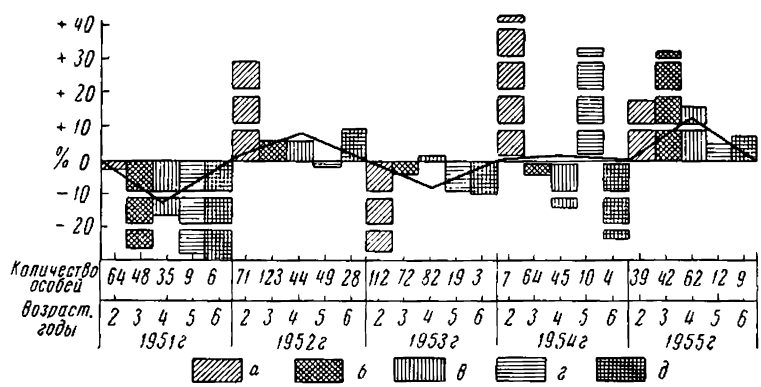


Рис. 12. Отклонение плодовитости салаки от среднего (%) и прирост ее веса и длины по годам (по Раннак, 1958а)

а — плодовитость рыб в возрасте двух лет; *б* — то же, в возрасте трех лет; *в* — то же, в возрасте четырех лет; *г* — то же, в возрасте пяти лет; *д* — то же, в возрасте шести лет

и осенненерестующие, обладают большей как индивидуальной (абсолютной), так и относительной плодовитостью (табл. 26). Так как у сельди рыбы старших возрастов обычно жирнее рыб младших возрастных групп, то это делает понятным отмеченную А. Н Пробатовым и И. Г Фридлянд (1957) закономерность — бо́льшую плодовитость одноразмерных рыб старшего возраста. Кроме того, надо иметь в виду, что есть определенная связь между величиной плодовитости рыбы и тем, впервые или повторно она нерестует. Как показано Л. Е. Анохиной (1962) на примере мелкой сельди Онежского залива Белого моря, у рыб младших и ста ших воз астных гр пп плодовитее оказываются

Таблица 20. **Абсолютная и относительная плодовитость и жирность весенне- и осенненерестующей салаки Рижского залива у рыб разного размера (по Анохиной, 1959)**

Длина рыбы, *см*	Абсолютная плодовитость, тыс. шт		Относительная плодовитость (число икринок на 1 *г* порки)		Жир, % на сухое вещество	
	худые рыбы	жирные рыбы	худые рыбы	жирные рыбы	худые рыбы	жирны рыбы
			Весна 1957			
11	3,1	4,2	321	426	15,4	22,2
13	6,9	13,6	333	693	12,7	33,5
14	9,8	11,5	479	497	17,2	32,8
17	19,4	23,9	576	597	11,5	39,6
18	12,8	18,7	309	378	12,0	25,3
19	19,5	23,9	388	494	11,1	30,4
20	23,9	55,0	452	503	11,0	48,5
21	36,2	30,2	547	528	17,9	31,4
			Осень 1956 г.			
14	14,9	14,3	694	648	28,3	38,9
15	19,7	18,9	744	683	27,4	39,0
16	20,1	24,8	566	734	23,0	41,0
17	32,8	39,9	846	1093	24,9	42,5
18	30,3	47,1	690	922	27,0	43,4
19	39,1	71,6	716	1059	25,1	40,6

впервые нерестующие особи. У рыб средних возрастных групп эта закономерность выражена менее четко.

Как видно из приведенных цифр, более жирные рыбы, как правило, оказываются и более плодовитыми; отдельные исключения не меняют общей закономерности. Однако, как показали М. Н. Кривобок и О. И. Тарковская (1962), у салаки связь между плодовитостью и жирностью носит не прямой, а опосредованный характер.

Существенно изменилась плодовитость салаки, пересаженной в Аральское море. В связи с резким увеличением обеспеченности пищей ее плодовитость очень сильно возросла по сравнению с плодовитостью салаки Балтики. Так, у особей в возрасте 4 лет плодовитость была в среднем у аральской салаки 60 959, у весенней салаки Рижского залива — 14 642, из Вислинского залива — 28 000 икринок (Быков, 1962). Однако при сравнении одноразмерных рыб из Рижского залива и Арала разница оказывается не столь уж большой. Так, плодовитость весенней салаки Рижского залива длиной 18 *см* колеблется от 12 до 18, у осенней — от 30,3 до 47,1, а у салаки из Арала — от 8,5 до 32,5 тыс. икринок. Таким образом, увеличение плодовитости у салаки из Арала достигается не благодаря увеличению числа икринок у одноразмерных особей, а благодаря более быстрому росту и бо́льшим размерам одновозрастных рыб.

В отношении черноморской хамсы Р. М. Павловской (1963) показано, что чем больше весовой прирост у годовика, тем выше плодовитость особи (рис. 13).

Популяционная плодовитость у сельдей, а возможно и у ряда других рыб в разные годы может изменяться также вследствие пропуска частью особей нерестового сезона. Как установлено Ю. И. Чепраковой (1965) в отношении весенней кандалакшской сельди, в неблагоприятные для нагула годы часть особей в популяции, а именно более худые рыбы, не созревают к следующей весне и пропускают один нерестовый

сезон, тем самым снижая плодовитость популяции. У сигов озер Лапландии и гольцов Камчатки пропуск нерестового сезона — закономерное явление (Решетников, 1965; Савваитова, 1963). То же наблюдается у леща озер Карелии, т. е. на северной границе области его распространения (Кошелев, 1965).

У лососевых рыб плодовитость также сильно меняется у рыб одного размера и одного возраста в разные годы. Так, у горбуши — *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) бассейна Амура в четные годы, когда нерестовое стадо имеет более высокую численность, плодовитость рыб одного и того же размера ниже, чем в нечетные годы (Никольский, 1953). Различаются по плодовитости одноразмерные особи разных годов рождения и у кеты (Белянина, 1963). Различия в плодовитости одноразмерных рыб наблюдаются и у семги — *Salmo salar* L. Так, у семги в р. Печоре плодовитость одноразмерных рыб в 1953 г. была выше, чем в 1957 г.; возможно это связано с разной численностью нерестовых стад в эти годы (Владимирская, 1960). У семги повторно нерестующие особи, видимо, несколько плодовитее впервые нерестующих.

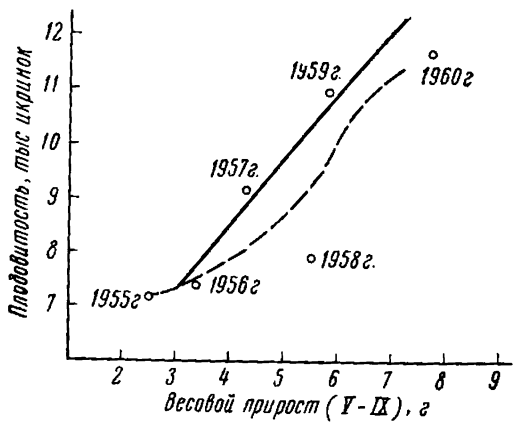


Рис 13. Весовой прирост и плодовитость годовиков черноморской хамсы (по Павловской 1963; тонкая линия проведена нами)

Очень сильно меняется плодовитость в разные годы и у сигов. Так, по данным Б. Г. Иоганзена и А. Н. Петкевича (1958), плодовитость

Таблица 27. **Средняя плодовитость обского сырка — *Coregonus peled* Gmel.**

Возраст рыб	Плодовитость, икринок				
			1951 г	1952 г	1953 г.
4+	46 387	—	22 589	29 239	30 097
5+	65 661	54 147		35 048	

обского сырка — *Coregonus peled* (Gmel.) в возрасте 4+ и 5+ за 1947—1953 гг. менялась следующим образом (табл. 27)

Таким образом, плодовитость одновозрастных особей сырка может различаться в разные годы более чем в два раза.

Таблица 28. **Изменение плодовитости муксуна в р. Оби (по Иоганзену и Петкевичу, 1958)**

Возраст рыб	Плодовитость икринок		
			1953
10+	67 623	60 328	63 889
11+	76 400	75 439	69 226

Менее значительны, но также достаточно четко выражены колебания плодовитости по годам у муксуна — *Coregonus muksun* (Pall.). По данным Б. Г Иоганзена и А. Н Петкевича (1958), у рыб в возрасте 10+ и 11+ плодовитость менялась по годам следующим образом

Плодовитость карповых и вьюновых рыб также значительно колеблется в разные годы в пределах одной популяции у одноразмерных и одновозрастных рыб. Это также связано с изменениями обеспеченности пищей, происходящими как в результате изменения численности популяции, так и от других причин: изменения кормовой базы или условий нагула. Так, у северокаспийской воблы, как показала Н. И. Чугунова (1951), в результате изменения условий питания плодовитость резко меняется по годам; 1946 год по кормовым условиям для воблы был очень благоприятным и это сказалось на повышении плодовитости одноразмерных рыб (табл. 29).

Таблица 29. **Динамика плодовитости северокаспийской воблы (по Чугуновой, 1951)**

Длина рыб. *см*	Плодовитость, икринок			
	1911, 1912 и 1931 гг.	1946 г.	1947 г.	1948 г.
17,5—18,5	25 400	38 500	22 800	27 700

Существенно изменяется плодовитость и речных форм плотвы в условиях образования водохранилищ. Так, сравнение плодовитости плотвы в первый (1960) и второй (1961) годы существования Можайского водохранилища показывает, что резкое увеличение обеспеченности пищей летом 1960 г. в связи с заполнением водохранилища привело к достижению плотвой половой зрелости в более раннем возрасте, повышению абсолютной и относительной плодовитости одновозрастных рыб (табл. 30), но вместе с тем к сокращению числа нерестов в течение жизни и в итоге к уменьшению общего количества икринок, выметываемых особью (табл. 31).

Популяционная плодовитость плотвы в Можайском водохранилище возросла с 2,42 в 1960 г. до 6,25 тыс. икринок в 1961 г. Столь значительное увеличение плодовитости связано как с более ранним наступлением половой зрелости в связи с ускорением роста, так и с увеличением плодовитости одноразмерных рыб. Важно, что очень сильно возросла относительная плодовитость у рыб одного и того же возраста и размера. Видимо, в дальнейшем по мере увеличения численности стада

Таблица 30. **Изменение плодовитости плотвы в Можайском водохранилище по сравнению с ее плодовитостью в Москве-реке (по данным Спановской, Григораш и Лягиной, 1965)**

Возраст рыб, годы	Москва-река (1960 г.)			Можайское водохранилище (1961 г.)		
	длина рыб, *см*	вес рыб, *г*	плодовитость, тыс. шт.	длина рыб, *см*	вес рыб, *г*	плодовитость, тыс. шт.
3	Неполовозрелые			14,9	50,7	7,9
4	Неполовозрелые			18,1	96,0	22,5
5	12,1	58,0	2,5	19,7	151,0	28,0
6	16,3	82,0	7,3	20,6	187,0	33,0
7	19,0	142,5	15,7	22,2	236,0	40,3
8	20,2	186,0	18,6	22,7	282,0	45,4
9	20,7	281,0	22,8	25,6	376,0	91,9
10	23,4	286,0	30,2	23,7	332,0	55,3
11	26,6	437,0	38,0	25,8	471,0	88,5

Таблица 31. **Количество икры, выметываемое плотвой одного поколения, но живущей в разных условиях (по Спановской, Григораш и Лягиной, 1965)**

Год рождения	В реке			В водохранилище			Общее количество икры, тыс. шт.	Год исчезновения из уловов
	количество нерестов	количество выметываемой икры, тыс. шт.	относительная плодовитость, шт.	количество нерестов	количество выметываемой икры, тыс. шт.	относительная плодовитость, шт.		
				I группа				
1949	7	135,1	122	2	206,0	231	341,1	1963
1950	6	97,1	121	2	167,1	221	264,2	1963
1951	5	66,9	121	2	146,3	219	213,2	1963
1952	4	44,1	115	1	91,9	304	136,0	1962
				II группа				
1954	2	9,8	97	2	92,2	198	102,0	1963
1955	1	2,5	88	2	76,6	198	79,1	1963
1956	Нет		—	2	62,8	180	62,8	1963
1957	»	—	—	3	93,2	203	93,2	1963
1958	»			3	43,7	167	—	Живы
1959			—	2	15,9	157	—	»
1960				1	5,8	135	—	»

плотвы Можайского водохранилища плодовитость ее несколько снизится. Сходная картина отмечена также и у синца — *Abramis ballerus* (Pall.) Рыбинского водохранилища (Юровицкий, 1958). Существенно изменилась плодовитость плотвы некоторых среднерусских водохранилищ за последние годы в связи с массовым развитием в них моллюска *Dreissena*, который стал существенным объектом питания рыб старших возрастов, что значительно повысило их обеспеченность пищей. Это увеличение обеспеченности пищей плотвы крупных размеров (свыше 15 *см* длины) привело к значительному нарастанию ее плодовитости, причем это увеличение плодовитости почти незаметно на более мелких рыбах. Подобная картина отмечена в Учинском водохранилище (Спановская, Григораш и Лягина, 1963) и Рыбинском водохранилище (Володин, 1963) (рис. 14).

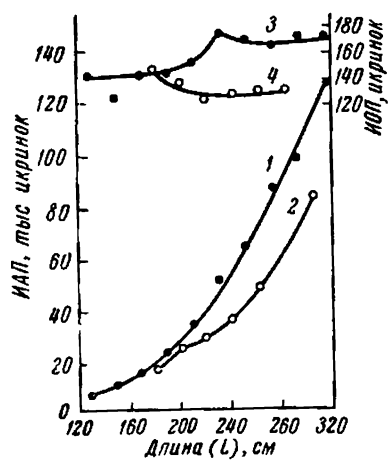


Рис. 14. Плодовитость рыбинской плотвы в 1961 и 1963 гг.

1 — абсолютная плодовитость (*ИАП*) в 1961 г. *2* — абсолютная плодовитость в 1953 г.; *3* — относительная плодовитость (*ИОП*) в 1961 г.; *4* — относительная плодовитость в 1953 г (по Володину, 1963)

Существенно изменяется по годам плодовитость ряда видов карповых рыб и в Куйбышевском водохранилище (табл. 32).

Изменения обеспеченности пищей популяций разных видов рыб в Куйбышевском водохранилище происходили неодинаково. Например, обеспеченность пищей плотвы, синца и густеры в 1960 г (когда закладывалась плодовитость 1961 г) улучшилась, а у леща она снизилась. Обеспеченность пищей рыб в Куйбышевском водохранилище, как указывает С. С. Гайниев (1963), определяется не только изменениями биомасы кормовой базы и численности кормящейся популяции. В значи-

Таблица 32. **Изменение плодовитости разных видов карповых рыб в возрасте 6+ в Куйбышевском водохранилище за 1956—1961 гг. (по Гайниеву, 1963)**

Вид рыб	Плодовитость, тыс. икринок					
	1956 г.		1958 г	1959 г	1960 г	
Лещ		48,0	—	—	42,0	40,0
Плотва		28,6	28,4	19,6	22,3	29,3
Синец	—	20,0	22,0		16,0	19,0
Густера	24,1	31,8	28.9		25,4	36,6

тельной степени обеспеченность пищей меняется в связи с изменением термического и газового режима водоема.

Б. К. Москаленко (1956) установил связь изменений плодовитости язя р. Оби с высотой уровня воды в реке. В годы, следующие за годом с высоким уровнем, плодовитость язя формируется более высокой, чем после годов с более низким уровнем (табл. 33) Эти изменения в плодовитости также несомнено связаны с изменениями обеспеченности пищей.

Таблица 33. **Плодовитость язя р. Оби (Белогорье) (по Москаленко, 1956)**

Возраст рыб	Плодовитость, тыс. икринок	
	1949 г. (высокий уровень воды)	1954 г (низкий уровень воды)
6+	101,8	81,8
7+	151,2	106,0
8+	193,9	136,5
10+	197,1	170,8

Сходное явление отмечено Н. П. Соколовым (1933) у северокаспийского сазана (табл. 34).

Однако связь плодовитости сазана и продолжительности полойного периода выражена четко не у всех размерных групп; у рыб старших возрастов она менее ясна.

Влияние изменения величины нагульных площадей и продолжительности сезона нагула на величину плодовитости отмечено О. А. Поповой (1965) также у щуки и окуня дельты Волги. В годы, благоприятные для нагула, абсолютная плодовитость оказывается выше. И у щуки, и у окуня повышение плодовитости связано. как и у многих других рыб, с повышением их упитанности и жирности (табл. 35).

Таблица 34. **Динамика плодовитости сазана (длиной 31—35 *см*) и продолжительность полойного периода в дельте Волги (по Чугунову, 1929, и Соколову, 1933)**

Показатель	1923 г.	1924 г.	1925 г	1929 г.
Продолжительность полойного периода, дни	46	31	10	18
Плодовитость, тыс. шт.	192 866	175 028	108 918	132 347

У морской камбалы *Platessa platessa* (L.) Северного моря также удается подметить различия плодовитости в разные годы (Simpson, 1951) В 1948/49 г., например, плодовитость камбалы была несколько выше, чем в 1947/48 г Симпсон указывает, что изменения плодовитости морской камбалы могут определяться как изменениями количества корма, приходящегося на одну особь, так и условиями питания, в первую очередь температурой.

В связи с изменениями условий жизни меняется как абсолютная, так и относительная плодовитость. Так, у многих рыб более мощные по численности возрастные и размерные группы из-за снижения их обеспеченности пищей оказываются и менее плодовитыми. Так, например,

Таблица 35. **Плодовитость, упитанность, жирность самок щуки и окуня в 1956 и 1957 гг. (нижняя зона дельты Волги) (по Поповой, 1965)**

Вид рыб	Размерная группа, *см*		Плодовитость		Упитанность		Жирность (по Прозоровской)
	от—до	*M*	абсолютная, тыс. икринок	относительная, шт.	по Фультону	по Кларк	
1956 г. (благоприятные условия нагула и зимовки производителей: поздняя, теплая и короткая зима, низкий уровень воды)							
Щука	41—50	47,4	46,7	37	1,11	0,88	1,7
Окунь	21—25	23,0	59,1	199	2,59	1,97	2,1
1957 г. (неблагоприятные условия нагула и зимовки производителей: ранняя холодная зима, высокий уровень воды)							
Щука	41—50	47,0	41,3	41	0,95	0,73	1,4
Окунь	21—25	22,8	51,3	207	2,34	1,80	1,4

у обыкновенного гольца *Nemachilus barbatulus* (L.), по данным Либосварского (Libosvarsky, 1957), размерные группы, обладающие более высокой численностью, оказываются относительно и менее плодовитыми. Только у рыб длиной более 130 *мм* снижение как абсолютной, так и относительной плодовитости объясняется началом старения (табл. 36).

Таблица 36. **Связь численности размерных групп и относительной плодовитости обыкновенного гольца *Nemachilus barbatulus* (L.) Чехословакии (по Либосварскому, 1957)**

Длина рыб, *мм*	Относительная численность	Плодовитость, тыс. шт.		Нарастание плодовитости, %
		относительная	абсолютная	
60—70	35	1250	2000	
70—80	57	1850	3600	180
80—90	61	960	5500	153
90—100	29	1110	8000	146
100—110	41	1040	9500	118
110—120	40	1090	10 900	115
120—130	16	1220	20 400	186
130—140	5	1065	16 000	79

В тех случаях, когда обеспеченность популяции пищей меняется в связи с изменениями ее численности и у половозрелой части стада имеются расхождения спектра питания у рыб разного размера, как правило, снижается как абсолютная, так и относительная плодовитость рыб модальной размерной группы. Подобного рода примеры приведены выше. У разных видов рыб это отмечено также Г. Д. Поляковым (1962, 1965). Однако у тех рыб, спектр питания которых очень широк и разницы между составом пищи половозрелых рыб разного размера не наблюдается, плодовитость модальной группы не снижается. Это отмечено, например, у наваги (Анухина, 1962) (табл. 37). В то же время у этой рыбы очень четко выражена обратная связь величины всей популяции отдель-

ных лет и ее плодовитости, причем разница в плодовитости за отдельные годы очень велика.

Таким образом, анализ приведенного выше материала показывает, что в пределах одной популяции, как это правильно отмечают Ю. Е. Лапин и Ю. Г Юровицкий (1959), действует зависимость: быстрый рост→ →раннее созревание→повышение плодовитости при повышении обеспеченности пищей, и обратная картина при снижении обеспеченности пищей. В некоторых случаях повышение плодовитости может происходить

Таблица 37. **Средняя плодовитость наваги (по Анухиной, 1962)**

Длина рыб, *см*	Средняя плодовитость, икринок			
	1953 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
17—20	11 771	5 612	9 784	9 085
22,5—25,0	24 932	12 236	19 012	18 675
25,0—27,5	32 208	15 333	25 480	25 574

и без ускорения роста, а быть связано с повышением жирности. Все эти изменения совершаются на фоне возрастных изменений, темп которых в свою очередь также может приспособительно меняться в связи с изменениями условий жизни.

Различия в плодовитости разных популяций одного и того же вида

Разные популяции одного вида, живущие в разных условиях, естественно, различаются по плодовитости. Разница между плодовитостью разных популяций одного вида, а также близких видов, обладающих сходной морфо-экологической защищенностью от врагов, отражает, в каких условиях обеспеченности пищей и при каком прессе хищников популяция живет. Чем сильнее различаются условия, в которых живут разные популяции вида, тем больше различается их плодовитость. Так, у популяций сельди *Clupea harengus,* населяющих воды как Северной части Тихого океана, так и Северной Атлантики наблюдаются значительные различия в плодовитости (рис. 15 и 16). Особенно отчетливо в Тихом океане и менее четко в Северной Атлантике обнаруживается увеличение плодовитости одноразмерных и одновозрастных сельдей в направлении с севера на юг. Северные популяции оказываются, как правило, менее плодовитыми, чем южные. При этом у южных популяций более быстрый рост и более ранее половое созревание далеко не всегда оказываются связанными с сокращением продолжительности жизни. Особенно отчетливо это заметно на примере сельди Южного Приморья (Амброз, 1931) Отсутствие сокращения продолжительности жизни в связи с более ранией половой зрелостью приводит к очень значительному возрастанию популяционной плодовитости. Плодовитость сельдей восточной части Тихого океана (Бристольский залив, наши данные) сравнительно мало отличается от плодовитости рыб соответствующих размерных групп сельди Южного Сахалина, будучи лишь немного выше.

Естественно, что плодовитость каждой популяции не остается постоянной из года в год, как это показано нами на примере сельди залива Уала, широкопадинской сельди Южного Сахалина.

Представляет интерес плодовитость сельди озера Тоннай на восточном побережье Сахалина (Пробатов и Фролов, 1951) по сравнению с другими сельдями Тихого океана это — скороспелая, мелкая сельдь с малой плодовитостью.

Значительно более сложная картина наблюдается у популяций сельдей Северной Атлантики. Кроме отмеченной у сельдей Тихого океана большей плодовитости южнее распространенных популяций, есть и еще ряд закономерных различий. Очень значительные различия в плодовитости наблюдаются у популяций, различающихся по времени нереста — весенне-, летне- и осененерестующих, хотя, например, у балтийской салаки эти стада и не являются полностью обособленными (Sjöblom, 1960, и др.).

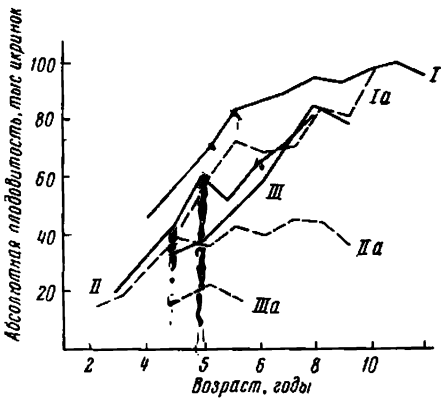


Рис. 15 Абсолютная плодовитость разных стад сельди *Clupea harengus* L. по возрастным группам (по материалам ТИНРО, Ловестофтской станции, данным Наумова, 1956, и собственным)

I — сахалинская; *Ia* — атлантическо-скандинавская; *II* — Бристоль (Тихий океан); *IIa* — Северное море; *III* — залив Уала (Тихий океан); *IIIa* — Мурманская

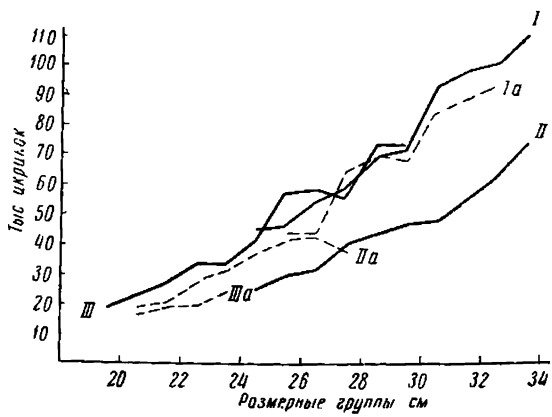


Рис. 16. Абсолютная плодовитость разных стад сельди *Clupea harengus* L. по размерным группам (по материалам ТИНРО, Ловестофтской станции, данным Наумова, 1956, и собственным)

I — сахалинская; *Ia* — атлантическо-скандинавская; *II* — Бристоль (Тихий океан); *IIa* — Северное море; *III* — залив Уала (Тихий океан); *IIIa* — Мурманская

Весенненерестующие сельди обычно менее плодовиты, чем осененерестующие. У сельдей Белого моря гораздо плодовитее оказываются летненерестующие сельди. Как показал С. Г Соин (1963, 1964, см. выше), эти сельди размножаются в условиях значительно большей активности хищников (главным образом трехиглой колюшки), и гибель икры у них гораздо больше. Повышенная плодовитость летненерестующих сельдей Белого моря достигается благодаря уменьшению количества желтка в икринке. Но так как летненерестующая сельдь развивается при большем развитии кормовой базы, то значительного снижения обеспеченности пищей молоди это сокращение запаса желтка, видимо, не вызывает. Резко бросается в глаза значительная разница между плодовитостью сельдей Северной Атлантики и северной части Тихого океана. Сельди северной части Тихого океана плодовитее сельдей Северной Атлантики. Эта общая закономерность отмечается у популяций как одного вида, так и близких видов. Как в морских, так и в пресных водах Дальнего Востока рыбы обычно плодовитее рыб Северной Атлантики (табл. 38), а также, как будет показано ниже, у них сильнее развиты и другие приспособления против интенсивного воздействия хищников.

Способы достижения большей плодовитости у рыб различны: это — или более быстрый рост и достижение половой зрелости рыбами больших размеров при одном и том же возрасте (многие рыбы Тихого океана растут быстрее, чем атлантические, например мойва), или большая плодовитость достигается благодаря уменьшению размеров икринок, как, например, у [illegible]

достигается вследствие большего объема, который занимает зрелый яичник в полости тела рыбы, как это наблюдается у жилой красной по сравнению с проходной (Смирнов, 1959). Может также иметь место и большая плотность желтка икринки при несколько меньших ее размерах. Таким образом достигается повышенная концентрация кормов для эмбриона в период питания желтком.

Таблица 38. **Абсолютная плодовитость подвидов одного и того же вида рыб в бассейне Тихого и Атлантического океанов (в тыс. шт. икринок)**

Вид рыбы	Бассейн Атлантики	Бассейн Тихого океана
Сельдь — *Clupea harengus* L.	13,0—90,0	10,8—134,1
Мойва — *Mallotus villosus* Murd.	6,2—13,4	15,3—39,9
Шлемоносный бычок — *Gymnacanthus tricuspis* (Reinhardt)	0,3—1,1	6,8—12,3
Серебряный карась (22—24 *см*) — *Carassius auratus gibello* Bloch	26	68
Сазан — *Cyprinus carpio* (L.)	200—436	438

Весьма существенны различия плодовитости и у разных популяций лососевых рыб. Так, например, по данным К. А. Савваитовой (1962), плодовитость проходной формы *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки несколько выше, чем у жилых форм. Менее плодовитой оказывается озерно-речная и наименее плодовита, по-видимому, озерная форма. У различных популяций озерных гольцов плодовитость различна, причем плодовитость так называемой лудожной палии обычно выше, чем ямной (Смирнов, 1933).

Большая плодовитость проходных и полупроходных форм отмечена и у многих других рыб. Так, плодовитость полупроходных форм плотвы [*Rutilus rutilus* (L.)] обычно намного выше, чем у жилых. У некоторых тугорослых форм плотвы, живущих в условиях низкой обеспеченности пищей и при высоком прессе хищников, например у плотвы из озер по Северному Узбою, наблюдается сдвиг полового созревания на более мелкие размеры и повышение плодовитости. (Подробный обзор динамики плодовитости у разных форм плотвы дан Спановской, Григораш и Лягиной, 1963).

У леща *Abramis brama* L. характер динамики плодовитости у отдельных популяций во многом близок к наблюдаемому у плотвы, а именно: полупроходные формы оказываются плодовитее жилых, в ряде мест образовались карликовые популяции с более ранним созреванием и высокой относительной плодовитостью. Южные формы обычно плодовитее северных. Однако у леща механизм регуляции плодовитости у северных и южных популяций несколько различен. Если у плотвы повышение плодовитости более южных популяций достигается путем ускорения роста особи и иногда увеличения относительной плодовитости, то у леща, кроме того, в южных районах часто появляется порционность нереста (Мейен, 1940) Снижение плодовитости леща в северной части области его распространения достигается, в отличие от плотвы, еще тем, что в ряде северных водоемов, например в некоторых озерах Карелии, лещ нерестует через год (Кошелев, 1963)

Значительная разница в плодовитости наблюдается у разных популяций щуки и обыкновенного окуня. Это связано в первую очередь с различной интенсивностью воздействия хищников, к которому популяция приспособлена. Так, в Аральском море на нерестилищах в зарослях прибрежной зоны пресс хищников, видимо, меньше, чем в Каспии, а кормо-

вые условия на Арале для молоди хуже, чем на Каспии. В итоге мы наблюдаем значительную разницу в плодовитости одних и тех же видов в Арале и Каспии (табл. 39).

Темп роста и время наступления половой зрелости у щуки и окуня в Арале и Каспии более или менее сходны.

Разница в плодовитости разных популяций одного вида наблюдается часто и в пределах одного водоема. Так, у окуня, населяющего отдельные соры Байкала, плодовитость различается весьма сильно. Даже в пределах одного сора, например Посольского, плодовитость окуней двух рас — крупной и мелкой — очень сильно различается (Евтюхова-Рекстин, 1962).

Таблица 39. **Плодовитость щуки и окуня в Арале и Каспии (в приустьевых районах) (по Летическому, 1946)**

Вид рыб	Плодовитость, икринок,	
	Арал	Каспий
Щука (30—45 *см*)	8 287	17 581
Окунь (16—20 *см*)	18 349	32 930

У щуки также удается подметить существенную разницу в плодовитости на разных участках одной и той же реки. Так, по данным А. В. Лукина и А. Н. Штейнфельд (1949), щука средней Волги значительно менее плодовита, чем нижней и Северного Каспия.

Морским рыбам других групп присущи те же закономерности, которые отмечены выше для сельди, а именно: почти у всех проанализированных видов морских рыб южные популяции оказываются плодовитее северных. Это отмечается как у арктических по происхождению рыб, так и у более южных. Так, из популяций наваги *Eleginus navaga* Pall. наиболее плодовита навага южной части Белого моря. Мезенская навага и навага Карской губы менее плодовиты (Анухина, 1962). Сходная картина наблюдается и у многих тихоокеанских Cottidae: более южные популяции одних и тех же видов *Triglops Myoxocephalus* и других плодовитее северных, но запас желтка в икринке у них много меньше (Паракецов, 1962). У морской камбалы более южные и соответственно более быстрорастущие популяции тоже обладают и большей плодовитостью (табл. 40).

Таблица 40. **Плодовитость морской камбалы по Bagenal, 1963**

Бассейн	Средняя длина рыб, *см*	Средний возраст	Плодовитость, икринок	
			средняя	рыб длиной 37 *см*
Бискайский залив	40,89	2,8	249 060	184 077
Плимут	42,47	6,3	212 769	137 470
Северное море	37,13	7,3	84 928	84 019

Плодовитость одноразмерных морских камбал южных популяций более чем в два раза выше, чем северных.

Несколько более сложная картина наблюдается у речной камбалы (табл. 41)

Самой плодовитой из исследованных оказалась беломорская популяция, что связано со специфическими неблагоприятными условиями этого водоема Камбалы, населяющие Балтийское море и юго-восточную часть Северного моря, по плодовитости различаются довольно слабо.

К сожалению, у нас нет данных о плодовитости самых южных популяций северных видов; имеющиеся косвенные данные показывают, что на южной границе ареалов у холодноводных форм часто образуются

Таблица 41. **Средняя плодовитость речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. длиной (*L*) 28—30 *см* (по данным М. И. Шатуновского)**

Район	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок	Район	Абсолютная плодовитость, тыс. икринок
Белое море	1250	Аркона-Борнхольм	600
Восточная Балтика	680	Кильская бухта	780
Гданьский залив	460	Юго-восточная часть Северного моря	540

карликовые скороспелые формы с мелкой икрой и высокой относительной плодовитостью.

И у форм морских рыб, субтропических по своему происхождению, более южные популяции также оказываются обычно плодовитее. Так, популяция малого желтого окуня *Pseudosciaena polyactis* Bleek., распространенная в северной части Желтого моря, несколько менее плодовита, чем распространенная в южной части Желтого моря (табл. 42).

Таблица 42. **Плодовитость малого желтого окуня в северной и южной частях Желтого моря (по Лю Сяо-шунь, 1962)**

Длина рыб, *см*	Плодовитость, икринок		Длина рыб, *см*	Плодовитость, икринок	
	северная часть	южная часть		северная часть	южная часть
180—190	27 279	29 184	207—213	41 058	56 394
190—195	26 454	28 485	213—220	41 325	59 238
195—201	—	28 809	220—225	47 618	62 068
201—207	37 767	41 204	225—231	59 682	73 166

К сожалению, закономерности динамики популяционной плодовитости рыб экваториальной и тропической зон изучены еще очень плохо. Несомненно, что у рыб в тропической зоне механизмы, регулирующие плодовитость популяции, разнообразнее. В дополнение к механизмам, регулирующим плодовитость рыб в умеренных и высоких широтах, включаются еще механизмы, связанные с порционностью, причем представления о ходе процесса овогенеза у тропических рыб после работы Л. С. Овен (1961) по размножению барабули должны быть серьезно пересмотрены.

Различия в плодовитости разных видов

Плодовитость — это видовое свойство, формирующееся вместе с другими видовыми свойствами в процессе видообразования как приспособление к той новой среде, которую осваивает новый вид.

Будучи одним из свойств вместе с другими признаками и свойствами вида, направленными на сохранение вида в тех условиях, в которых вид живет, плодовитость, естественно, теснейшим образом связана с другими признаками и свойствами вида. Виды, хорошо «вооруженные» шипами, колючками и другими защитными образованиями (и на ранних этапах онтогенеза), обычно менее плодовиты, чем близкие виды, менее защищенные. Виды, охраняющие икру и молодь, менее плодовиты, чем виды, не охраняющие (Крыжановский, 1949). Таким образом, чем меньше смертность особей у вида от хищников или других причин, не связанных со старением, тем меньше его плодовитость. Различия в плодовитости

отражают разиую приспособлеиность к воздействию хищников и летальных для данного вида паразитов.

Так же, как это мы видели на примере разных популяций одного и того же вида, плодовитость близких видов, размножающихся в пределах континентальной ступени сверионй части Тихого океана, значительно выше, чем у близких видов тех же родов Северной Атлантики. При этом возраст наступления половой зрелости и периодичность нереста у сравниваемых видов сходны (табл. 43).

Таблица 43. **Плодовитость близких видов рыб Северной Атлантики и северной части Тихого океана (в тыс. икринок)**

Род	Северная Атлантика		Северная часть Тихого оксана	
	вид рыбы	плодовитость	вид рыбы	плодовитость
Myoxocephalus	*M. scorpius*	2,00—11,96	*M. brandti*	88,6—303,0
	M. quadricornis	1,09—6,05	*M. jaok*	96,5—301,0
			M. axillaris	2,7—6,16
Gymnacanthus	*G. tricuspis*	0,30—1,12	*G. herzensteini*	61,7—94,3
Limanda	*L. limanda*	80—140	*L. aspera*	626—1133
			L. punctatissima	162—528
Eleginus	*E. navaga*	6,2—172,3	*E. gracilis*	25—210

Сходную картину дает и сравнение плодовитости пресноводных и проходных рыб. Так, между плодовитостью близких видов рыб бассейна Амура (принадлежащих к бореальному равнинному и древнему верхнетретичному фаунистическим комплексам) и плодовитостью рыб Европейской части СССР также существуют закономерные различия (табл. 44)

Таблица 44. **Плодовитость видов рыб бассейна Амура и водоемов Европейской части СССР**

Рыбы	Плодовитость, тыс. икринок	
	Европейская часть СССР	Амур
Миноги (*Lampetra*)	18—42 (*L. fluviatilis*)	50—124 (*L. japonica*)
Белуги (*Huso*)	224—2853 (*H. huso*)	664—4100 (*H. dauricus*)
Щуки (средние величины рыб длиной 55—60 *см*)	35 (Обь) — 79 (Нижняя Волга) (*Esox lucius*)	33,5 (*E. reicherti*)

Такие различия в плодовитости близких видов рыб (кроме щуки), населяющих водоемы бассейна Северной Атлантики и Тихого океана, несомненно, связаны с большей смертностью у рыб бассейна Тихого океана. Приспособительным ответом на это является иногда значительное увеличение их плодовитости. Отсутствие заметной разницы между плодовитостью амурской щуки и плодовитостью европейской и западносибирской щуки объясняется, как мне думается, тем, что в Амуре ранний нерест щуки в значительной степени выводит ее икру и быстрорастущую молодь из под воздействия хищников, которые, будучи преимущественно более южного происхождения, приступают к интенсивному нагулу тогда, когда молодь щуки уже подрастает и перестает быть для них доступной.

Для близких видов морских рыб также характерно увеличение плодовитости более южных остраненных форм. Это хорошо может быть

проиллюстрировано на примере тихоокеанскнх представителей сем. Cottidae (Паракецов, 1962) Правда, у более южных видов плодовитость возрастает в первую очередь не путем увеличеиия числа единовременно выметываемых икринок, а путем увеличения числа выметываемых порций икры. Поэтому нарастание плодовитости у близких видов в направлении от высоких к низким широтам может быть четко прослежено только лишь на непорционно нерестующих видах.

У морских рыб, видимо, имеется еще одна закономерность в изменении плодовитостн, а именно: виды, размножающиеся на больших глубинах, менее плодовиты, чем виды, нерестующие на меньших глубинах. Однако эта закономерность изучена еще очень плохо и ее существование требует дополнительной проверки.

Ход нереста

Процесс нереста имеет весьма существенное значение в динамике популяции.

Как известно, календарные сроки и места нереста рыб служат приспособлением для защиты от врагов и обеспечения молоди пищей (Васнецов, 1953в; Никольский, 1963а, и мн. др.). Приуроченность размножения к определенному времени суток также обычно является приспособлением к защите как родителей, так и отложений икры и выметанных эмбрионов.

Очень важное значение имеют продолжительность нерестового периода и характер откладки икры. Растянутый нерест, когда нерестовый ход длится продолжительное время или икрометание происходит порционно, обычно является приспособлением к использованию кормовой базы для молоди в течение длительного вегетационного периода и обычно наблюдается у рыб низкнх широт. Промежуток между выметыванием отдельных порций икры, по-видимому, у многих рыб равен продолжительности прохождения этапа развнтия, когда рыба переходит на внешнее питание. Таким образом, достигается то, что каждая последующая генерация личинок переходнт на внешнее пнтание после того, как предыдущая перешла на питание другими кормами. Благодаря этому ослабляется напряженность пищевых отношений на первых этапах развития (Никольский, 1953).

По-видимому, относительная величина отдельных порций икры у порционно нерестующих рыб и запас желтка в икре разных порций также связаны с разной обеспеченностью пищей молоди, выводящейся из икры разных порций. Так, у азовской хамсы запас желтка в икринках первых порций вымета, видимо, несколько больше, чем в последующих (Чугунова и Петрова, 1953; Павловская, 1963, и др.). У популяций одного и того же вида, например у леща в более низких широтах, часто наблюдается порционное икрометание, в более высоких широтах — единовременное. Это служит приспособлением к более длительному вегетационному сезону, когда для личинок имеются подходящие корма. Однако было бы неправильным рассматривать характер порционности икрометания только как приспособление к обеспеченности пищей. Видимо, приспособительное значение порционности может быть разнообразным (Дрягин, 1949; Никольскнй, 1953а, 1956). Растянутость и порционность икрометания есть также, несомненно, приспособление к сохранению хотя бы частн пополнения при нестабильных условиях нереста. Так, например, в условиях таких рек, как Амур, реки Китая, Дунай и другие, где в результате значительных колебаний уровня воды икра той или иной порции, особенно у фитофильных рыб, часто погибает, поколение данного года обеспечивается икрой следующих порций нереста, развивающейся в более благоприятных условиях. В многих случаях у этих рыб

одна, а иногда несколько порций икры не выметываются и резорбируются.

Таким образом, как растянутость и порционность нереста у одних видов рыб, так и кратковременность нереста у других видов рыб есть разные формы приспособлений, обеспечивающих эффективность нереста. Растянутый нерест обеспечивает стабильность пополнения. Но он возможен только в тех случаях, когда в течение длительного времени для молоди имеется хорошая кормовая база. Она обеспечивает развитие молоди, выведшейся как в начале, так и в конце нереста. Растянутость нереста может обеспечиваться как порционностью икрометаний, так и разновременностью нереста разных возрастных групп или разных сезонных форм.

Кратковременность нереста есть приспособление в первую очередь к короткому вегетационному периоду, к тому, что молодь обеспечена необходимым кормом в течение короткого периода. Кратковременность нереста возможна только при условии известной стабильности нерестовых условий. В тех случаях, когда у рыб с растянутым нерестом, приспособленных к нестабильным условиям размножения, человек путем перестройки возрастной структуры нерестового стада или изменением условий нереста превращает нерест из длительного в кратковременный, это может часто приводить к резкому снижению эффективности нереста.

У ряда видов рыб регуляция интенсивности воспроизводства осуществляется также путем пропуска одного или нескольких нерестовых сезонов. У многих проходных рыб — таких, как осетровые, аральский усач и некоторые другие, пропуск нерестовых сезонов — регулярное явление. То же наблюдается у некоторых жилых рыб, например у сигов в водоемах высоких широт, где рыба не успевает за один сезон нагуляться после нереста и обеспечить накопление резервных веществ, необходимых для развития половых продуктов следующей генерации (Решетников, 1965).

У некоторых широко распространенных видов рыб, например у леща особи популяций, распространенных в северной части ареала, например в озерах Карелии, размножаются не каждый год, а обычно пропускают один нерестовый сезон (Потапова, 1956, 1962; Кошелев, 1965). В средней части ареала обычно все особи леща нерестуют каждый год, а у некоторых южных популяций усиление темпа воспроизводства достигается путем порционного нереста. Иногда пропуски нерестового сезона бывают нерегулярными и наблюдаются после неблагоприятных для нагула лет, когда рыба не находит благоприятных условий для восстановления организма после нереста и обеспечения созревания гонад. Подобное явление отмечено, например, у части особей беломорской сельди (Чепракова, 1965). При этом нерестовый сезон обычно пропускают самки, самцы же нерестуют ежегодно.

Существенное значение для повышения производительности популяции имеет и ход нереста. У многих рыб выживание молоди, вышедшей из икры в начале, середине и конце нереста, далеко не одинаково. Это установлено в отношении беломорской сельди, воблы, леща и некоторых других рыб. Поэтому распределение рыб по размерам и возрасту в пределах времени нерестового хода имеет важное приспособительное значение. Самцы у большинства рыб (но не у всех) подходят к нерестилищам в основной массе раньше самок и благодаря порционности отдачи спермы могут участвовать в нересте с несколькими самками. Так, например, у кижуча число порций спермы, отдаваемых за период нереста, достигает 14, у кеты 11, у нерки 8 (Смирнов, 1963). Однако качество спермы разных порций, по-видимому, не одинаково. Последние порции спермы плотвы, например, жиже и содержат гораздо меньше спермиев.

Первыми у многих видов рыб на нерест подходят самки старших и [illegible]

икру. Икра этих самок оплодотворяется первыми порциями спермы. Если крупных самок много, то на оплодотворение их икры самцами расходуется основная часть наиболее высококачественной спермы. Более молодые самки, подходящие к нерестилищам позднее, осеменяются спермой более низкого качества, и часто процент оплодотворенной икры у них оказывается много ниже, чем у самок повторнонерестующих — старшего возраста. При малом количестве самок старших возрастов успешность оплодотворения икры у младших повышается. Таким образом, в этом случае впервые нерестующие особи при высокой численности популяции являются как бы резервом, который вступает в действие при сокращении численности рыб старших возрастов. Необходимо отметить, что у некоторых рыб, в частности у леща, установлено, что рыбы разных ходов (например, «вербовик», «дубовик», «густерник» из оз. Ленина) различаются как по плодовитости особей одного возраста, так и размерами зрелых икринок (Пергат, 1962). Различная клейкость оболочек икринок у разных самок одного и того же вида и даже одной и той же самки служит важным приспособлением, повышающим эффективность размножения (Садов, 1963; Соин, 1964).

У ряда видов рыб у самок разных ходов икра обладает разной клейкостью. Это отмечено у разных сезонных форм осетровых, что связано у них, видимо, с необходимостью приклеивать икру к субстрату при разных скоростях течения (Алявдина, 1951). У иссыккульского чебачка *Leuciscus bergi* Kashk. у самок, подходящих на нерестилища в начале, середине и конце нереста, икра также обладает разной клейкостью, что обеспечивает разную широту рассева откладываемой в начале, середине и конце нереста икры. Во время массового нереста клейкость икры у иссыккульского чебачка варьирует у разных особей особенно сильно, что обеспечивает ее наиболее сильный рассев и снижает возможность образования больших скоплений в одном месте (Турдаков, 1962).

Возможно, что перекопка нерестовых бугров ранее нерестовавших особей у дальневосточных лососей при переполнении производителями нерестилищ также является регуляторным механизмом, снижающим численность поколения мощных нерестовых ходов (Кузнецов, 1928, и др.).

К сожалению, приспособительное значение хода нереста как регуляторного механизма, направленного на регуляцию как численности, так и структуры популяции, изучено совсем недостаточно. В частности, слабо изучено значение динамики половой структуры популяции по годам в связи с колебаниями общей численности популяции. Между тем, знание этих вопросов очень важно в первую очередь для правильной регламентации лова во время нерестовой миграции, а также для планирования соответствующих рыбоводных и мелиоративных работ.

Заключение

Как было показано выше, изменения плодовитости популяции и вида в целом, автоматически регулируемые через изменения обмена веществ при изменении обеспеченности пищей, представляют собой важное приспособление, регулирующее интенсивность воспроизводства в меняющихся условиях существования и направленное на приведение численности популяции в соответствие с ее обеспеченностью пищей. Плодовитость и ее изменения есть приспособление, обеспечивающее существование вида как относительной морфобиологической стабильности в меняющихся условиях жизни, в первую очередь меняющихся обеспеченности пищей и интенсивности смертности.

Автоматическое регулирование плодовитости обеспечивает известную сопряженность уменьшения и увеличения популяции с изменяющимися условиями среды (Никольский, 1950, 1953а, 1960; Beverton, 1953; Шефер,

1957; Наумов и Никольский, 1962, и др.). Естественно, что, поскольку это регулирование осуществляется автоматически, а условия жизни меняются и независимо от изменений численности популяций, то реакция популяции, как сказано выше, не всегда обеспечивает нужный эффект в изменяющихся условиях. Существующие в настоящее время в биологии две основных теории по-разному трактуют ход и движущие силы развития живой природы. По одной теории, источник саморазвития живого заключается в противоречивом единстве организма и среды. Развитие — закономерный процесс. Оно совершается постепенно и прерывисто. Формообразование — приспособительный процесс, протекающий в единстве со средой. Все свойства вида суть приспособления, направленные на его сохранение. Внутривидовые отношения — это также видовое приспособление; они также обеспечивают жизнь вида, его сохранение. Методологической основой этой теории служит диалектический материализм.

По другой теории, источником развития живого является внешнее противоречие в виде внутривидовой борьбы между более и менее приспособленными особями. Новое возникает случайно, а не как закономерный приспособительный ответ на изменение условий жизни. Приспособление появляется лишь в результате действия отбора, отсеивающего отдельных, менее приспособленных особей и сохраняющего более приспособленных. Внутривидовые отношения, как правило, не приспособительны и преломляются в виде внутривидовой борьбы. Развитие — постепенный процесс. Вид и другие таксономические категории — условные понятия, введенные человеком. Методологической основой этой теории в различных ее формах служат различные направления позитивизма (Никольский, 1962).

Эти две теории находят отражение и в трактовке биологического значения плодовитости. По одной точке зрения, которую я пытался изложить выше, плодовитость — это видовое приспособление, направленное на сохранение вида, компенсацию смертности от различных причин и увеличение численности вида при повышении его обеспеченности пищей. По изменениям плодовитости можно судить о состоянии популяции и тех условиях, в которых она находится.

По другой точке зрения, плодовитость трактуется не как приспособление, компенсирующее смертность, а наоборот, как причина смертности (Лэк, 1957, стр. 335, и Прим. ред.). По этой второй точке зрения, не чем выше смертность, тем выше плодовитость, а наоборот, чем выше плодовитость, тем выше смертность, т. е. плодовитость не имеет приспособительного значения для сохранения вида. Конечно, в некоторых случаях повышенное скопление икры или свободных эмбрионов на этапе перехода на смешанное питание может приводить к их гибели, но это явление также имеет регуляторное значение, обеспечивая сохранение, а не вымирание вида.

В основе второй точки зрения лежат представления Дарвина о том, что число рожденных всегда больше того, которое может прокормиться, и это создает постоянную перенаселенность водоемов молодью, обеспечивает обострение внутривидовой борьбы и приводит к гибели менее приспособленных и выживанию более приспособленных, т. е. чем выше плодовитость, тем интенсивнее внутривидовая борьба — тем выше смертность.

На этих взглядах основаны и представления Чепмана (Chapman, 1928) о «биотическом потенциале» и «сопротивлении среды». Биотический потенциал выше у того вида, у которого плодовитость больше, причем вид не имеет приспособлений к регуляции темпа продуцирования. Увеличение численности вида ограничивается только условиями жизни —

бы. Плодовитость, по Чепману,— это ие приспособление, обеспечивающее сохранение вида. Плодовитость, вызывая обострение внутривидовой борьбы и выживание более приспособленных измененных особей путем дивергенции, приводит к уничтожению старого вида и созданию нового.

Выше я пытался показать, что вторая точка зрения, рассматривающая плодовитость как свойство, вызывающее повышение смертности, неверна, факты говорят против нее. Как хотя бы объяснить с этих позиций тот факт, что плодовитость закономерно меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей, а тем самым меняется и темп воспроизводства популяции?

Ведь если эта точка зрения правильна, то это значит, что темп эволюции менее плодовитых рыб медленнее, чем более плодовитых, так как гибель менее приспособленных и выживание более приспособленных, в результате внутривидовой борьбы и отбора у более плодовитых, происходят интенсивнее, чем у менее плодовитых. Это значило бы, что эволюция менее плодовитых лососевых идет медленнее, чем более плодовитых тресковых, что горчак эволюционирует медленнее, чем сазан, а атлантическая сельдь медленнее тихоокеанской. Как хорошо известно, в действительности это не так.

Точка зрения, рассматривающая плодовитость как причину смертности, дезориентирует и при решении ряда таких практических задач, как использование плодовитости в качестве показателя состояния популяции и при прогнозе динамики стада, в рыбоводной таксации, в рыбоводстве, и ряда других. Только трактовка плодовитости как видового приспособления, базирующаяся на общем положении о приспособительности всех видовых признаков и свойств организмов, дает нам знание закономерностей, позволяющих правильно прогнозировать ход этого процесса и управлять его течением.

Таким образом, основные закономерности, которым подчиняются изменения в плодовитости и качестве половых продуктов, сводятся к следующему.

1. По мере роста рыбы до определенного возраста плодовитость возрастает, а у старых особей начинает снижаться. Сначала начинает уменьшаться относительная плодовитость, а затем иногда и абсолютная. Наиболее относительно плодовитыми обычно бывают младшие возрастные группы. Старые особи иногда пропускают нерестовые сезоны, т. е. нерестуют не каждый год.

В пределах одной популяции быстрее растущие и раньше созревающие особи обычно и раньше начинают стареть и умирать.

2. Как абсолютная, так и относительная плодовитость часто снижаются у тех размерных классов или возрастных групп, численность которых наибольшая. Это имеет место у тех видов, у которых наблюдаются различия в составе пищи у разных размерных групп.

3. Основной способ регуляции плодовитости при изменении обеспеченности пищей связан с тем, что у быстрее растущих и более жирных рыб икринок оказывается больше. Механизм этого связан или с созреванием дополнительных овоцитов, или, наоборот, в условиях голодания — с резорбцией части овоцитов.

Увеличение популяционной плодовитости достигается также и путем созревания в более молодом возрасте быстрее растущих рыб.

4. В условиях низкой обеспеченности пищей при высоком прессе хищников иногда могут образоваться карликовые, рано созревающие формы, обладающие высокой воспроизводительной способностью.

5. У популяций одного и того же вида и у близких видов формы высоких широт обычно оказываются менее плодовитыми, чем формы низких широт. Это в первую очередь связано с большим прессом хищников в низких широтах.

6. Разные популяции одного и того же вида, приспособившиеся к жизни в разных экологических условиях, различаются по своей плодовитости. Проходные формы обычно плодовитее жилых. Летне- и осенненерестующие формы плодовитее весенненерестующих; глубинные формы менее плодовиты, чем прибрежные.

7 Механизм регуляции плодовитости осуществляется автоматически через изменение обмена веществ, реагирующего на изменение обеспеченности пищей. Изменение плодовитости достигается через изменение роста, а тем самым изменения размеров особи одного и того же возраста, изменения числа икринок вследствие изменения их размеров или увеличения относительной величины яичников, а также путем порционности развития икры.

8. Увеличение плодовитости популяции при улучшении обеспеченности пищей достигается путем более раннего полового созревания, увеличения индивидуальной плодовитости у более жирных особей, сокращения промежутков между отдельными икрометаниями.

9. Качество половых продуктов, в первую очередь запас желтка в икре, оказывается различным как у рыб разного возраста, так и у рыб, находящихся в условиях разной обеспеченности пищей, и у разных популяций одного и того же вида.

10. Ход нереста есть также одно из приспособлений, связанных с динамикой стада рыб. Календарные сроки и места размножения есть приспособление к защите от хищников и к обеспечению молоди необходимой пищей. Время нереста в течение суток обычно обеспечивает определенную защищенность как родительского стада, так и выметанной икры от врагов.

11. Различия в качестве половых продуктов особей, размножающихся в начале, середине и конце периода нереста, обеспечивают популяции необходимый темп воспроизводства. Процесс и эффективность размножения меняются в связи с изменением численности и структуры популяции.

12. Растянутость нереста и порционность икрометания связаны с более длительным вегетационным сезоном и, следовательно, более длительными сроками обеспечения личинок пищей. Порционность икрометания служит также приспособлением к размножению в лабильных условиях выживания икры.

Глава четвертая

Развитие рыбы, ее рост и половое созревание

Развитие организма (онтогенез) — это приспособительный процесс качественных и количественных (необратимых) изменений, протекающих в организме с момента закладки овогония в теле матери и до смерти старой особи.

Организм существует в процессе обмена веществ, т. е., чтобы жить, он должен уничтожать элементы своей среды и засорять ее продуктами своего метаболизма. Поддерживая свое существование путем обмена веществ, организм в то же время обрекает себя на гибель, если он не сможет освоить новой среды для своего существования. Это основное специфическое (внутреннее) противоречие развития организма. Оно постоянно нуждается в своем разрешении. Разрешение этого противоречия, вытекающего из основного закона жизни — противоречивого единства организма и среды, и есть самодвижение, развитие живого (Крыжановский, 1950). С. Г. Крыжановский (1950) правильно подчеркивал: «Внешняя среда в такой же мере необходимый и полноценный соучастник внутреннего противоречия жизни, как и сам организм: без среды нет внутреннего противоречия живого и нет жизни».

Процесс развития охватывает весь жизненный цикл рыбы. Подразделение жизненного цикла на морфогенез, рост и взрослое состояние (Северцов, 1939; Расс, 1948) мне представляется неверным. Процесс морфогенеза продолжается всю жизнь так же, как и процесс роста. И в период, когда организм достигает половой зрелости, происходят часто весьма существенные изменения в строении. Взрослый организм не существует вне морфогенеза. Процесс развития состоит из ряда крупных периодов: яйцеклетки, икринки, свободного эмбриона или предличинки, личинки, малька, созревающего организма, взрослого организма и старости (Васнецов, 1948, 1953б; Крыжановский, 1949, 1950; Матвеев, 1956; Никольский, 1963; Расс, 1948, и др.). Все эти естественные периоды представляют собой звенья единого жизненного цикла, взаимосвязаны и взаимообусловлены.

Этапность развития рыб

Весь процесс онтогенеза у каждого вида рыбы от зарождения яйцеклетки в материнском организме и до смерти распадается на ряд периодов и этапов, характеризующихся своей спецификой взаимоотношений со средой, своими особенностями внутренних противоречий развития, в том числе своими причинами и интенсивностью смертности. Количество заложенных в материнском организме яйцеклеток, как было показано выше (см. стр. 58 и др.), зависит как от видовых свойств рыбы, так и от тех условий, в которых рыба существует. В дальнейшем условия жизни матери с момента закладки яйцеклетки до ее вымета целиком определяют условия ее развития и, если условия жизни матери сильно ухудшаются, это может привести к гибели яйцеклетки — ее резорбции. После вымета и оплодотворения их инки, у икрометных форм материнский организм

обычно непосредственно уже не влияет на ход развития и выживания потомства. На этапах эмбрионального периода ведущие противоречия, как известно (Крыжановский, 1949, и др.), идут по линии дыхания и взаимоотношения с хищниками. Эти противоречия в значительной степени и определяют на этапах эмбрионального периода основную гибель особей. Естественно, что у представителей разных экологических групп рыб, приспособленных развиваться в специфических условиях, основные причины гибели на этапах эмбрионального развития могут быть различными (Крыжановский, 1949; Соин, 1963, и др.) Если у фитофильных и многих литофильных рыб нарушение нормальных условий дыхания часто является причиной массовой гибели, то у пелагофильных рыб обычно эта причина смертности имеет подчиненное значение. У большинства рыб на этапах эмбрионального периода важной причиной смертности являются хищники, однако у гнездующих и охраняющих свое потомство видов действие этой причины может резко снизиться. На личиночных этапах развития недостаток кислорода, нередко приводящий к гибели рыб на эмбриональных этапах развития, несколько теряет свое значение как фактор смертности, так как личинки становятся подвижными и обычно могут уходить из участков водоемов с неблагоприятным кислородным режимом. Основные же причины смертности на личиночных этапах (включая этап смешанного питания) — это хищники и недостаточная обеспеченность пищей. Естественно, что так же, как и в эмбриональный период, у разных рыб значение этих причин может быть весьма различным. У видов рыб с бо́льшим запасом энергетических ресурсов в желтке и в теле гибель от голода в личиночный период может быть только в экстремальных условиях, а в обычных для вида условиях она не происходит. Это свойственно, например, осетровым, лососям и, видимо, некоторым другим группам рыб.

То же самое относится и к воздействию хищников. Если, например, на личиночных этапах у акул гибель от хищников ничтожна, то у сельдевых и карповых она очень велика.

Период неполовозрелого организма, подразделяющийся на подпериоды мальковый и полового созревания, характеризуется дальнейшим ослаблением напряженности отношений хищник — жертва и снижением интенсивности естественной смертности. Правда, у многих видов на определенных этапах этого периода смертность может опять сильно возрастать, как это наблюдается, например, на этапе ската у многих проходных и полупроходных рыб.

На этапах следующего периода — половозрелого организма — основные противоречия идут по линии обеспечения воспроизводства себе подобных. Естественная смертность, как правило, снижается и оказывается обычно наиболее интенсивной в посленерестовое время. У рыб с однократным размножением период половой зрелости является последним периодом онтогенеза, и последнего периода — старости, как такового, обычно не существует. У рыб с повторным икрометанием отчетливо выделяется и период старости, характеризующийся постепенным затуханием функции половых желез и резким возрастанием интенсивности естественной смертности.

Каждый естественный период жизни рыбы, как и любого другого организма, распадается на ряд этапов. Следуя В. В Васнецову (1948, 1953) и С. Г Крыжановскому (Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953), под этапом развития я понимаю такой отрезок развития, на котором изменения носят и количественный, и качественный характер. Однако качественные изменения не меняют основного качества, характерного для данного этапа развития Изменения, происходящие на каждом этапе онтогенеза, необратимы, и в течение жизни каждый этап развития не может повториться дважды. В пределах каждого этапа развития сохра-

няется специфичная для него система связей со средой. На каждом этапе развития имеются специфичные для него ведущие отношения. Переход с одного этапа развития на другой осуществляется скачкообразно, за относительно короткий отрезок времени. Окончание предыдущего этапа развития есть одновременно и начало следующего этапа. Момент перехода рыбы с одного этапа развития на другой, являющийся разрешением внутренних противоречий развития, часто, особенно на ранних этапах, связан с массовой гибелью особей. Это хорошо известно у многих видов, искусственно разводимых на рыбоводных заводах. Так, например, массовая гибель часто происходит в момент выхода эмбриона из оболочки (я считаю, что этап выхода из оболочки существует; он различен у разных видов, но нормальный выход из оболочки, как правило, совершается на определенном этапе). Массовая гибель у многих видов происходит также в момент перехода с последнего этапа желточного питания на питание внешним кормом. Вся подготовка, необходимая для перехода на следующий этап развития, осуществляется на предыдущем этапе развития, и последние изменения, обеспечивающие переход на следующий этап развития, могут быть очень незначительны.

Рассмотрим периодичность онтогенеза на примере леща. Ранние этапы онтогенеза у леща, как и у других рыб, проходят быстрее, чем последующие. Так, первые эмбриональные этапы, приходящиеся на подпериод развития в оболочке, сначала длятся всего несколько часов. Например, этап бластулы при температуре около 22° продолжается около двух часов, а все развитие в оболочке длится, меняясь в зависимости от температуры, обычно 2—3 суток (при 20—25°) (Крыжановский, 1949). Продолжительность этапов подпериода свободного эмбриона длится у леща около 5—6 суток (Дмитриева, 1960). Так, в Глубоком озере (Московская область) у леща этап смешанного питания (этап *B*, по Васнецову, 1953) наступает обычно на шестые сутки после выхода из оболочки. У леща Северного Каспия это происходит несколько раньше.

Начиная с этапа смешанного питания каждый этап развития характеризуется своей спецификой пищевых отношений и своим кормовым коэффициентом и коэффициентом продуктивного действия (Карзинкин, 1952). Обычно на более ранних этапах онтогенеза «оплата корма» значительно выше, чем на более поздних. Всего в течение первого лета жизни, до осени, лещ проходит более десяти этапов развития в икринке, два этапа в подпериод свободного эмбриона (предличинки) и шесть или семь личиночных и мальковых этапов (включительно до этапа *H*, по Васнецову). Первая зимовка происходит у донского леща на этапе *G*, когда он достигает от 5 до 11 *см* длины (*l*). Следующий (этап *I*, по Васнецову) этап неполовозрелого организма длится у полупроходного леща около двух лет (у жилого он может продолжаться значительно дольше). В Дону переход на следующий этап — созревания (этап *K*, по Васнецову) — совершается по достижении лещом около 22 *см* (Дмитриева, 1957). На этом этапе происходит и первый нерест.

Следующий этап, половая зрелость (этап *L*, по Бервальду, 1961), характеризуется для леща наших южных водоемов ежегодным нерестом. У леща озер Карелии (Кошелев, 1965) нерест может на этом этапе происходить и через год. У леща Аральского моря этот этап длится 3—4 года (Бервальд, 1961). Последний этап в жизни леща — это этап старости (этап *M*, по Бервальду, 1961). На этот этап лещ в Аральском море переходит, достигнув 37—40 *см* длины и отнерестовав 4—5 раз. Этот этап характеризуется снижением функции половой железы, сначала пропуском нерестовых сезонов, а потом и полной потерей способности к воспроизводству.

В зависимости от разных условий — температуры, обилия корма и других продолжительность этапов развития у разных популяций вида

может меняться (Расс, 1946, 1948), она может несколько различаться и у разных особей в популяции.

Пропусков отдельных этапов развития, свойственных данному виду рыбы в процессе онтогенеза, быть не может.

Циклические изменения в онтогенезе

На фоне этих необратимых изменений, составляющих процесс развития особи, происходят циклические — «сезонные» — изменения, также специфичные для каждого периода онтогенеза. До достижения рыбами половой зрелости сезонная ритмика обычно сводится к чередованию периода нагула и периода зимовки. У половозрелых рыб сезонный цикл усложняется включением в него периода размножения. У старых рыб сезонный цикл обычно опять несколько упрощается вследствие выпадения периода размножения.

Каждый период жизненного цикла связан с определенными морфологическими, физиологическими и экологическими изменениями и характеризуется своей спецификой отношений со средой. Но, в отличие от изменений, связанных с этапностью развития, эти изменения носят в значительной степени обратимый — циклический — характер. Такие звенья сезонного цикла, как нерест, нагул и зимовка, не представляют собой особых этапов развития. Иногда тот или иной этап развития может совпасть с тем или иным звеном сезонного цикла, но это не значит, что существует «нерестовый этап», или «этап зимовки». У каждого вида рыбы, каждой экологической и систематической группы рыб характер этапности развития и сезонного цикла жизни имеет свою приспособительную специфику, теснейшим образом связанную с характером динамики численности и биомассы популяции.

Мы остановились на рассмотрении развития рыб очень кратко, лишь в той мере, в какой это необходимо для понимания основных закономерностей динамики стада рыб. Закономерностям развития рыб посвящена огромная литература, и мало-мальски подробное рассмотрение даже основных закономерностей развития рыб здесь не представляется возможным.

Закономерности роста рыб

Рост — это количественная сторона развития. Рост рыбы, как и любого другого организма,— это увеличение его размеров и массы тела. Рост рыбы — это один из важнейших механизмов, при помощи которого отдельная особь и популяция в целом автоматически реагируют на изменение обеспеченности пищей перестройкой темпа своего размножения и интенсивности потребления кормов (Васнецов, 1947, 1953а).

Рост любого организма, в том числе и рыбы, теснейшим образом связан с обеспеченностью пищей. С изменениями обеспеченности пищей рост может изменяться по ряду причин: в результате изменения кормовой базы популяции, т. е. увеличения или уменьшения численности биомассы или доступности кормовых организмов вследствие удлинения или сокращения сезона нагула, это, например, бывает в годы потепления у относительно тепловодных видов, когда их обеспеченность пищей повышается, и в годы похолодания у относительно холодноводных. Обеспеченность пищей может увеличиваться и рост рыб ускоряться в результате сокращения численности популяций других организмов, включая и другие виды рыб-потребителей тех же кормов.

Наконец, изменение обеспеченности пищей теснейшим образом связано с изменением численности особей данного вида, что приводит к изменению количества корма, приходящегося на одну особь. И

численности особей данного вида отражается на обеспеченности пищей особей тех размеров и возраста, которые питаются сходной пищей. Во всех этих случаях изменение темпа роста приводит к изменению сроков полового созревания (а также количества и качества половых продуктов), вследствие чего меняются структуры половозрелой части популяции и интенсивного ее воспроизводства.

Процесс роста в известных пределах специфичен для разных видов рыб. Он является, как и другие видовые признаки, приспособлением, обеспечивающим единство вида и среды.

Как хорошо известно (Васнецов, 1947, 1953а), быстрый рост и крупные размеры позволяют рыбе меньше подвергаться воздействию хищников, лучше защищают ее от врагов. С другой стороны, крупные размеры позволяют рыбе питаться крупной пищей, т. е. расширяют ее кормовую базу. Но в то же время быстрый рост и достижение крупных размеров связаны с потребностью в значительном количестве кормов, а это в свою очередь ограничивает численность популяции крупных рыб.

Для роста и существования мелких рыб требуется сравнительно небольшое количество корма, их популяция может достигать сравнительно высокой численности при ограниченной кормовой базе. Однако малые размеры делают мелких, медленно растущих рыб более доступными для хищников. Мелких рыб хищники выедают значительно интенсивнее, чем крупных, и это связано с выработкой у них более интенсивного темпа воспроизводства.

Одной из основных характерных черт процесса развития и роста как количественной стороны развития всего живого является то, что индивидуальное, а также историческое развитие организмов — это прерывистая непрерывность. У всех видов живых организмов, как мы видели, процесс развития от зачатия до смерти распадается на отдельные этапы, характеризующиеся своими внутренними противоречиями, своими специфическими связями со средой, своими ведущими отношениями (Васнецов, 1948, 1953; Крыжановский, 1949, 1950). Характер роста специфичен для каждого этапа развития. Переход с этапа на этап происходит у каждого вида рыбы, за сравнительно немногими исключениями, примерно при одном и том же размере (Васнецов, 1953б) Специфичность роста определяется специфичностью тех условий, приспособлением к которым рост является, и специфичностью тех физиологических механизмов, через которые он реализуется.

Представление о росте как только о постепенном процессе и связанные с таким представлением попытки построения единого для всего онтогенеза уравнения роста являются, как мне кажется, бесплодными. Я не могу согласиться с Бевертоном и Хольтом (Beverton a. Holt, 1957), что возможна единая «работающая» формула роста, которая удовлетворительно характеризовала бы рост большинства видов рыб на всех этапах развития. Ни в коей мере не отвечает этим целям и формула Берталанффи (Bertalanffy, 1934, 1938, и др.), которую пытаются использовать Бевертон и Хольт (1957). Попытки вывести единую формулу роста, характеризующую рост всех рыб, а может быть, и вообще всех организмов, в основе которой лежит уравнение, отражающее ход определенных химических реакций, мне представляются и методологически неправильными. Это приводит к забвению специфики живого, к забвению того, что рост — это приспособительный процесс. В конечном итоге это порождает попытки, вроде попытки Рудольфа Карнапа (цит. по М. Корнфорту, 1957), найти единую формулу, характеризующую все физические и биологические процессы. Взгляды Карнапа Берталанффи в значительной мере и развивает. Как отечественные (Шмальгаузен, 1928, 1935; Васнецов, 1934, 1953а), так и зарубежные исследователи (Le Cren, 1958; Ricker, 1958; Parker a. Larkin, 1959, и др.) показали, что кривая роста распадается на

ряд отрезков, подчиняющихся своим специфическим закономерностям. И. И. Шмальгаузен (1935), вычисляя константу роста, установил, что она специфична для отдельных отрезков индивидуального развития. То же установлено и В. В. Васнецовым (1934 и др.) путем анализа изменений характеристики роста [1]. Паркер и Ларкин (1959) пришли к выводу, что процесс роста может быть выражен в общем виде уравнением (в данном случае для весового роста)

$$dw/dt = Kw^x, \qquad (5)$$

где w — вес; t — время; однако коэффициенты K и x специфичны для каждого естественного отрезка онтогенеза, причем K, по мнению этих авторов, отражает специфику экологических отношений, определяющих рост, а x — соответственно специфику физиологических процессов.

Конечно, такое разделение на экологические и физиологические процессы условно; изменения этих коэффициентов происходят за короткий промежуток времени, когда особь достигает определенного размера, специфичного для данного вида и данного этапа. Эти авторы отмечают, что у отдельных видов в некоторых случаях, когда популяция «меняет свою экологическую нишу», установившийся пороговый размер может меняться. В. Л. Брюзгин (1960) правильно отмечает, что законы роста рыб в длину отличаются от математического закона органического роста, подчиняющегося правилу сложных процентов. Ряд его критических замечаний в отношении предложенной И. И. Шмальгаузеном (1935) формулы «удельной скорости роста» и предложенной В. В. Васнецовым (1934) характеристики роста, несомненно, правильны, однако, как мне представляется, характеристика роста вполне применима для выяснения периодики и ряда других вопросов специфики роста (см. например, Сиверцов, 1963).

Естественно, что поскольку рост рыбы — это ее видовое приспособление, то на изменения обеспеченности пищей рыба приспособительно реагирует изменением темпа роста.

Как показано многими исследованиями (Васнецов, 1934; Монастырский, 1940; Alm, 1959, и мн. др.), время наступления половой зрелости у большинства видов рыб обычно связано с достижением определенных размеров, а не возраста, т. е. физиологический возраст далеко не всегда отражает хронологический возраст. У леща, например, обычный размер достижения половой зрелости 27—28 *см* (Васнецов, 1934), у жилых форм плотвы — около 12 *см*. Исключение из этого правила наблюдается лишь в случаях образования карликовых форм в популяции. Но и в пределах карликовой, медленно растущей и рано созревающей популяции, при меньших размерах достижения половой зрелости устанавливается опять связь ее с размерами, а не с возрастом (Лапин и Юровицкий, 1959). То, что время наступления половой зрелости, а тем самым и темп воспроизводства популяции в значительной степени зависят от скорости роста рыб, делает понятным, что у рыб, не достигших половой зрелости, значительная часть поступающих в организм пищевых ресурсов идет на увеличение их размеров. Рост рыб в длину до достижения ими половой зрелости в значительно большей степени зависит непосредственно от обеспеченности пищей в данное время, чем после достижения половой зрелости. Быстрый линейный рост до достижения половой зрелости обеспечивает рыбе, с одной стороны, выход из-под воздействия хищников

[1] Характеристика роста, по В. В. Васнецову (1934), вычисляется по формуле:

$$X = \frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0{,}4343\,(T_2 - T_1)}\ l_1,$$

где l_1 и l_2 — длины, а T — промежуток времени. (В моей «Экологии рыб» ошибочно указано, что T это приросты).

более молодом возрасте, т. е. снижает интенсивность смертности, и, с другой стороны, достижение половой зрелости в более молодом возрасте ускоряет темп воспроизводства популяции. К сожалению, специфика роста на отдельных этапах развития до достижения половой зрелости почти еще не изучена. Можно только отметить, что по мере перехода с этапа на этап у рыб и до достижения половой зрелости снижается интенсивность потребления корма. Ход этого снижения, естественно, различен у разных видов рыб. Так, и у плотвы, и у леща, и у окуня по мере роста интенсивность потребления пищи резко падает (табл. 45)

Таблица 45. **Величина потребления пищи молодью некоторых пресноводных рыб (по Карзинкину, 1952)**

Вид рыбы	Возраст, сутки	Средний сырой вес, *мг*	Среднее суточное потребление сухого вещества пищи, *мг* на 1 рыбу	Среднее суточное потребление сухого вещества, % от веса тела рыбы
Окунь	40	312	10,23	3,27
	57	731	17,77	2,43
	89	2410	34,33	1,42
	110	2984	24,59	0,82
Плотва	18	13,4		74,6
	49	194,2		33,5
	82	468,0		29,6
	103	763,5	—	18,6
Лещ	16,5	7,63		101,9
	32,0	38,70		56,8
	48,5	84,77		35,4

У всех сравниваемых в табл. 45 рыб интенсивность потребления пищи по мере роста быстро падает. Естественно, что при питании разными кормами суточные рационы молоди сильно меняются, как это хорошо показано на большом материале Г. С. Карзинкиным (1952).

По мере роста рыбы кормовой коэффициент у нее становится все выше (Карзинкин, 1952) и очень быстро снижается процент продуцирующего корма, используемого на рост по отношению к поддерживающему корму. Питание одного и того же вида рыбы разными кормами (например, молоди осетра циклопами и малощетинковыми червями) характеризуется разными показателями, но в обоих случаях по мере роста рыбы наблюдается снижение процента азота пищи, используемого на рост (Карзинкин, 1953). Так, у ушастого окуня *Lepomis megalotis* весом 10 *г* на рост используется 33% протеина пищи, а у рыб весом 105 *г* — только 5% потребленного протеина (Gerking, 1952)

Меняются кормовой коэффициент и соотношение поддерживающего и продуцирующего кормов и у взрослой рыбы, т. е. достигшей половой зрелости. У старых рыб относительная величина продуцирующего корма по отношению к поддерживающему становится ничтожной. То, что у рыб, не достигших половой зрелости, основная часть поступающих в организм кормов тратится на линейный рост, связано с большей зависимостью роста на первых годах жизни от обеспеченности пищей и в первую очередь от кормовой базы водоемов. Как показал В. В. Васнецов (1934), линейная характеристика роста оказывается наиболее изменчивой до достижения рыбами половой зрелости. Из приведенных данных о леще хорошо видно, что самые сильные различия в характеристике роста наблюдаются у неполовозрелых рыб. После достижения рыбами половой

зрелости величина линейной характеристики их роста как в малокормных, так и в высококормных водоемах становится более или менее близкой (рис. 17).

В водоемах, где популяция рыб находится в условиях низкой обеспеченности пищей, например популяция леща финских озер, линейная характеристика роста до достижения рыбами половой зрелости оказывается ниже, чем после достижения половой зрелости. У рыб, не достигших половой зрелости, период линейного роста в течение года продолжительнее, чем у половозрелых. Рост неполовозрелых рыб замедляется

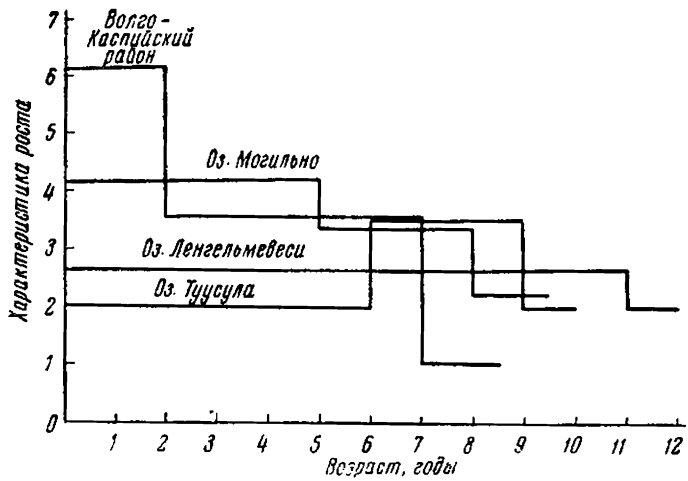


Рис. 17. Характеристика линейного роста леща в различных водоемах (по В. В. Васнецову)

лишь в особо неблагоприятные периоды времени. Так, например, годовики форели быстрее всего растут весною и осенью, но рост продолжается в течение всего года (Swift, 1961) У половозрелых рыб — трехгодовиков — сохраняется такая же ритмика, но, в отличие от молоди, скорость роста резко снижается в июле и августе (Swift,1955) Неполовозрелый аральский лещ интенсивно растет в длину весь период года с температурами воды выше +14,5°, т. е. с апреля по октябрь (Константинова, 1958). Так как резервных веществ в организме неполовозрелой рыбы не накапливается, то неполовозрелый лещ питается круглый год, однако в зимние месяцы он растет очень медленно вследствие того, что резервных веществ в теле неполовозрелых рыб содержится очень мало, и малейшее изменение в обеспеченности пищей у неполовозрелых рыб тотчас сказывается на скорости их роста.

Естественно, что рост рыбы определяется не только теми условиями, в которых живет данная рыба, но и теми условиями, в каких жили ее родители, т. е. ее наследственными свойствами. Как было показано выше, от условий нагула родительского стада во многом зависят запас желтка в икринке, ее жирность и разноразмерность выходящих из оболочки свободных эмбрионов. Потомство от особей разного возраста, полученное в одной и той же обстановке, растет по-разному. Это хорошо видно на примере молоди карпа, полученной от производителей разного возраста (Сиверцов, 1963, 1963а). Разная скорость роста сохраняется и у рыб на втором году жизни. В потомстве одной и той же особи, выращиваемом в сходных условиях, как это показано А. В. Морозовым (1951) на примере потомства, полученного от одной самки осетра, одни мальки росли лучше, другие хуже. Сходные данные получены также Б. С. Матвеевым (1951) и С. В. Емельяновым (1961).

Рост особей и численность популяции

Изменение роста рыб, как это показал еще в серии своих исследований В. В. Васнецов (1934, 1947, 1953а, 1958), теснейшим образом связано с характером динамики стада. Если рассматривать явление в общем виде, то вскрывается такая закономерность: рыбы, защищенные от хищников различным «вооружением» или иными способами, до достижения половой зрелости, как правило, растут медленнее, чем не обладающие «вооружением» (шипы, колючки и т. п.) У разных популяций одного и того же вида в условиях разной интенсивности воздействия хищников рост идет по разному. Так, по наблюдениям В. С. Кирпичникова (1943), линейный рост молоди аральского сазана в случае ухудшения обеспеченности пищей снижается, но за счет этого снижения в ее организме отлагаются резервные вещества, обеспечивающие зимовку. Молодь же амурского сазана продолжает расти в длину, что выводит ее из-под воздействия хищников, так как амурские хищники, особенно принадлежащие к китайскому равнинному комплексу, потребляют в пищу главным образом мелких рыб. Отсутствие же накопления в организме молоди амурского сазана жировых веществ заставляет его питаться и в зимнее время.

Таким образом, уже само по себе замедление темпа роста приводит обычно в результате увеличения доступности для хищников к сокращению той или иной размерной части популяции, а в случае ускорения темпа роста к ослаблению пресса хищников и к увеличению выживания. Примеры изменения сроков полового созревания в результате изменения роста под влиянием изменения обеспеченности пищей, в том числе в результате изменения плотности популяции, известны у очень многих рыб. Много примеров ускорения темпа роста и более раннего наступления половой зрелости наблюдается у видов, акклиматизированных в новых водоемах. В последнем случае это обеспечивает более быстрое увеличение численности популяции и освоение ею нового водоема. После достижения акклиматизированной популяцией определенной численности темп роста рыб замедляется, половая зрелость наступает позднее, темп воспроизводства уменьшается. Интересные данные получены об изменении темпа роста и времени полового созревания рипуса *Coregonus albula morpha wimba* (L.), а также об изменении роста севанской форели *Salmo ishchan* infrsp. *gegarkuni,* акклиматизированной в оз. Иссык-Куль (Лужин, 1956) в Тянь-Шане. И в первом, и во втором случаях темп роста акклиматизированных видов ускорился и время полового созревания изменилось. По-видимому, у большинства видов промысловых рыб изменение численности популяции связано с изменением темпа роста особей и времени полового созревания. Это отмечено у осетровых, сельдевых, лососевых, тресковых, карповых и многих других рыб. Так, по данным Н. Л. Чугунова (1927), в результате запуска рыболовства в годы первой мировой войны рост осетровых замедлился и темп их воспроизводства снизился.

Значительно изменился темп роста стерляди и ряда других рыб Европейской части СССР за последние два тысячелетия, что, несомненно, связано с интенсификацией их вылова (Никольский, 1937; Лебедев, 1960) и тем самым увеличения их обеспеченности пищей (см. ниже, стр. 227 и др.). В отношении сельди южной части Северного моря отмечено (Cushing a. Burd, 1957; Gilis, 1958; Никольский и Беляинна, 1959), что в результате изменения плотности популяции изменились темп роста, время полового созревания, а тем самым структура и воспроизводительная способность популяции. И. Б. Бирман (1953) установил четкую связь численности стада и темпа роста осенней кеты Амура за 1925—1949 гг.

У рыб с коротким жизненным циклом, например у снетка (*Osmerus eperlanus eperlanus morpha, spirinchus* Pall.), изменения в темпе роста

и полового созревания также могут быть весьма значительными и связаны с серьезной перестройкой структуры стада (Лапин, 1960). Развитие снетка в малокормные годы может настолько задерживаться, что в некоторые годы нереста вообще может не наблюдаться. При благоприятных условиях обеспеченности пищей все поколение может созреть в один год, что при успешном ходе развития икры и молоди обеспечивает быстрое увеличение стада.

Изменения темпа роста в связи с изменением численности стада известны у очень многих карповых рыб как жилых (Alm, 1959, и др.), так и полупроходных (Земская, 1958, и др.) Наиболее наглядно это, пожалуй, видно на примере леща Северного Каспия, у которого отмечена очень четкая обратная связь темпа роста и численности стада (рис. 18).

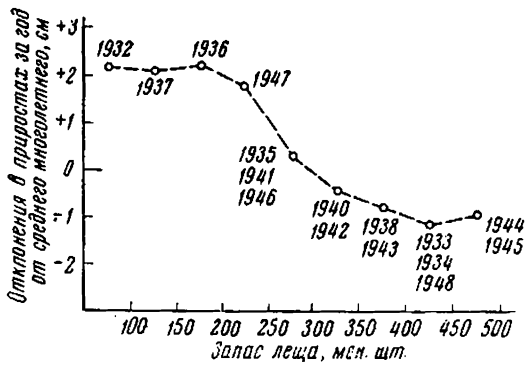


Рис. 18. Рост леща и численность его стада (по Земской, 1958)

Связь темпа роста и численности стада очень четко выражена у арктической трески. Особенно ярка эта связь у рыб младших половозрелых возрастных групп как у самцов, так и у самок (Rollefsen, 1954). Связь численности популяции и темпа роста отмечена также у обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* (L.)

С развитием рыболовства в озерах Англии темп роста окуня значительно ускорился (Le Cren, 1958). Подобных примеров можно привести очень много в отношении других групп рыб, например камбаловых; частично эти данные рассматриваются нами ниже, в связи с анализом влияния рыболовства.

Естественно, что в тех случаях, когда увеличение численности вида рыбы связано с общими климатическими изменениями, часто одновременно возрастают численность и биомасса кормовых организмов, принадлежащих к тому же фаунистическому комплексу, что и рассматриваемая рыба. Конечно, при этом одновременно с увеличением численности может увеличиваться и темп роста особей в популяции. Обратное явление, т. е. одновременное снижение численности популяции и замедление темпа роста особей, ее слагающих, может происходить при изменении климатических условий в сторону, неблагоприятную для популяции. Например, в начале периода потепления в северных широтах, когда создаются благоприятные условия нагула для рыб бореального комплекса (сельдь, треска, пикша и др.), у них увеличиваются как численность, так и темп роста особей в стаде. Однако при достижении определенной численности прямая связь роста и численности меняется на обратную, и дальнейшее увеличение численности уже сопровождается замедлением темпа роста.

Рост особей и прирост биомассы популяции

Рост особей в популяции и общий прирост ее биомассы — это, естественно, взаимосвязанные процессы. Однако индивидуальный весовой рост рыб лишь в определенных пределах ускоряется параллельно с нарастанием общего прироста биомассы популяции. Очень скоро происходит перегиб кривой нарастания биомассы популяции при продолжающемся увеличении индивидуального роста. Максимальная биомасса популяции

Таблица 46. **Индивидуальный вес карпа к концу сезона выращивания и общая рыбопродуктивность прудов учебно-опытного хозяйства Тимирязевской сельскохозяйственной академии***

Крат	Средний штучный в г		Общая рыбопродук ность, кг/га	
Нормальная	502,2	451,3	342	292
Пятикратная	480,0	404,2	1304	910
Десятикратная	353,0	303,0	1878	1602
Пятнадцатикратная	320,0	260,0	2418	1906

Данные любезно сообщены проф. Ф. Г. Мартышевым.

(табл. 46) Это объясняется в первую очередь тем, что при максимальной обеспеченности пищей рыбы усваивают корма менее полно, и хотя индивидуальный рост достигает максимума, но кормовой коэффициент при этом повышается. При низком индивидуальном темпе роста общий прирост биомассы популяции также снижается. Максимальная продуктивность популяции достигается при высоком индивидуальном темпе роста, но далеко не достигающем максимума. По наблюдениям В. Л. Мовчана (1948), у карпа в хозяйстве «Антонина» также наблюдается обратная связь между общей рыбопродуктивностью и индивидуальным ростом особей (рис. 19) Четкая обратная корреляция обнаруживается до плотностей посадки 500 *шт/га*; при более плотных посадках хотя индивидуальный вес снижается, но общая продуктивность почти не увеличивается.

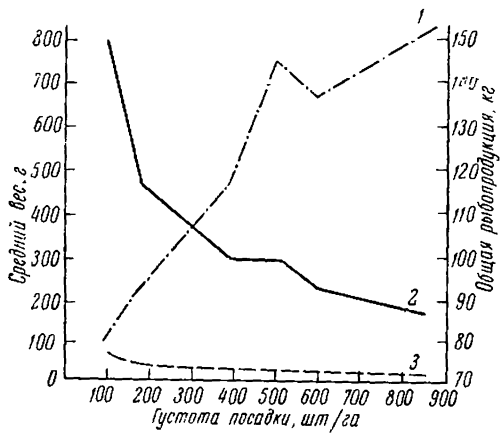


Рис. 19. Зависимость между общей рыбопродуктивностью, индивидуальным ростом особей и густотой посадки карпа (по Мовчану, 1948)

1 — общая рыбопродукция, (в *кг*); *2* — средний вес при облове; *3* — средний вес при посадке (в *г*)

Сходная картина наблюдается в опытном хозяйстве Института пресноводного рыбного хозяйства КНДР (табл. 47).

По данным А. Н. Липина (цит. по В. А. Мовчану, 1948), соотношение индивидуального роста карпа, плотности посадки и общей рыбопродукции таково (табл. 48).

Таблица 47. **Соотношение численности, штучного веса и общего прироста биомассы популяции карпа за сезон при сходной кормовой базе (по данным Института пресноводного рыбного хозяйства КНДР)**

Плотность посадки, *шт/га*	Средний вес особи, *г*	Общий приро биомассы за сезон, *кг/га*
10 000	32	200
20 000	25	265
40 000	10	110

Таблица 48. **Связь плотности посадки, индивидуального прироста и общей продукции популяции карпа (по А. Н. Липину)**

Количество рыб, *шт/га*	Процент рыб, погибающих за время выращивания	Средний индивидуальный прирост, *г*	Продукция, *кг/га*
557	0	472,1	253,0
1333	21	335,0	327,0
1513	14	297,5	382,5
3508	10	142,4	453,3
3675	12	129,1	410,1

По мере увеличения плотностей посадки до определенных величин общая продуктивность нарастает при некотором постепенном снижении индивидуального прироста. Но по достижении определенных плотностей начинает снижаться и выход общей продукции. Интересно, что интенсивность смертности в пределах исследованных плотностей посадки не связана с концентрацией рыб. К сожалению, закономерности, которым подчиняется взаимосвязь индивидуального роста особей и прироста биомассы популяций, особенно у рыб естественных водоемов, изучены еще очень слабо. Между тем, от знания закономерностей, которым эта взаимосвязь подчиняется, во многом зависит как правильная организация эксплуатации стад промысловых рыб, так и ведение прудового рыбоводства.

Соотношение весового и линейного роста

Если темп линейного роста до достижения половой зрелости обеспечивает рыбе быстрый выход из-под воздействия хищников при сравнительно малом расходовании кормов, то после достижения половой зрелости темп линейного роста снижается, но резко возрастает темп весового роста. Так, у леща Волго-Каспийского района линейная характеристика роста после достижения половой зрелости снижается с 6,4 до 3,9, а весовая характеристика роста возрастает с 12,0 до 16,0. У сазана Арала линейная характеристика роста по достижении половой зрелости снижается с 6,6 до 5,2, а весовая возрастает с 27 до 30. У сазана Арала хорошо выделяется и третий период — период старения, когда весовая характеристика роста падает с 43,1 до 25,0. У беломорской корюшки линейная характеристика роста снижается по достижении половой зрелости с 4,7 до 3,4, а весовая возрастает с 15,3 до 25,7. У сельди залива Анива наблюдается сходная картина: темп линейного роста снижается по достижении половой зрелости, а весового роста возрастает. Высокая весовая характеристика роста сохраняется у сельди до возраста 7+ — 8+, когда, видимо, у этой сельди начинается период старения.

У многих рыб линейный рост более интенсивен до достижения половой зрелости, а максимальные абсолютные приросты массы тела наблюдаются у половозрелых рыб. Старение у многих рыб с повторным нерестом, как это отмечено по изменению характеристики роста у сазана, выражается в переломе кривой нарастания веса в сторону снижения. Этот перелом у разных популяций одного вида и в пределах одной популяции в разные по обеспеченности пищей годы может приходиться на разные возрасты и связан с возрастом достижения половой зрелости.

Л. С. Бердичевский (1964), пользуясь формулой

$$R_v = \frac{v_2 - v_1}{\Sigma v_n} \quad 100, \qquad (7)$$

где R_v — рост веса; v_2 и v_1 — годовые приросты веса; Σv_n — сумма годовых приростов, показал, что максимальное нарастание массы тела приходится далеко не всегда на первые половозрелые группы.

Бердичевский (1964) правильно указывает, что расчисление веса в процентах к весу за предыдущий год не дает действительного представления об абсолютной величине нарастания массы тела. Но я не могу согласиться с Бердичевским, что для анализа весового роста рыбы нельзя пользоваться характеристикой роста, введенной В. В. Васнецовым (1934). Я считаю, что расчисление темпа роста по показателям прошлого года может быть использовано для решения ряда как биологических вопросов, так и практических задач. Приведенные выше примеры анализа весового роста говорят о применимости характеристики роста для

рыбы как линейного, так и весового. Бердичевский (1964) упрощает явление, говоря, что между линейным и весовым ростом рыбы существует обратная связь. На самом деле в одни периоды онтогенеза эта связь прямая, в другие — обратная.

Быстрое наращивание массы тела в период половой зрелости есть важное приспособление, обеспечивающее значительное увеличение плодовитости стада, ибо, как известно, плодовитость у рыб коррелирует в большей степени с весом тела рыбы, чем с длиной или возрастом (см., например, Спановская, Григораш и Лягина, 1963).

Рост и изменчивость размеров рыб

Как показал Г. Д. Поляков (1958, 1960, 1961, 1962) на примере сеголетков карпа и молоди других рыб, ухудшение обеспеченности пищей молоди тотчас сказывается не только на замедлении средней скорости роста рыб в популяции, но и на увеличении изменчивости в скорости роста. У большинства исследованных видов рыб, популяция которых находится в относительно неблагоприятных условиях, годовые приросты до достижения половой зрелости изменяются значительно сильнее, чем у рыб, достигших половой зрелости. Наоборот, в хороших условиях обеспеченности пищей изменчивость величины годовых приростов у рыб до достижения половой зрелости уменьшается: все рыбы растут более или менее одинаково. У многих видов рыб удается установить, что плотность популяции оказывает на темп роста молоди на первом, а иногда и на втором годах жизни часто меньшее влияние, чем на последующих. Это наиболее четко отмечено у пресноводных рыб, в частности сига (Svärdson, 1953), окуня *Perca fluviatilis* L. (Alm, 1952, 1959; Le Cren, 1958), судака (Барсуков, 1959), густеры (Беккер, 1958) и других видов. Пока молодь питается планктоном, ее рост обычно менее зависит от плотности популяции. Указанная закономерность, видимо, характерна главным образом для озерных рыб. У ряда морских рыб удается отметить связь роста с численностью и изменчивостью размеров рыб уже на первых этапах внешнего питания. Так, по Л. Н. Лисивненко (1963), коэффициент вариации линейных размеров весенней салаки (Рижского залива) в годы с высокой обеспеченностью пищей (1955, 1957, 1959 и 1961) был много ниже (соответственно 15,3; 13,1; 11,0 и 12,6), чем в годы с низкой обеспеченностью пищей (1956, 1958 и 1960, когда он был соответственно 20,0; 26,3 и 22,7). При этом средняя длина 30—40-дневных личинок в благоприятные по обеспеченности пищей годы была 22,3 *мм*, а в годы неблагоприятные 19,2 *мм*.

У молоди трески, держащейся в открытых частях Баренцева моря (данные Т. К. Сысоевой, А. А. Дегтяревой и И. Я. Пономаренко), также установлена связь обеспеченности пищей с ростом, жирностью и изменчивостью линейных размеров. У проходных и полупроходных рыб изменчивость роста молоди в реке и в полойный период значительно выше, чем у рыб, скатившихся в море. Так, М. Н. Лишев и Е. Я. Римш (1961) показали, что изменчивость как линейного, так и весового роста балтийского лосося наиболее велика в первый год речной жизни и первый год выхода в море (рис. 20). В эти же периоды наименьшей оказывается и относительная скорость роста.

Сходная картина наблюдается при сравнении величины изменчивости размеров молоди воблы и леща в полоях с размерами молоди воблы и леща в морской период жизни. Изменчивость молоди воблы и леща в большинстве полоев много выше, чем на местах нагула в море перед устьями Волги. В рыбхозах дельты Волги у молоди воблы абсолютный и относительный прирост находятся в обратной связи с изменчивостью роста и асимметрией кривой размерного состава (Поляков, 1960).

Сказанное подтверждает изложенные выше данные (см. стр. 41—45) о разнице в обеспеченности пищей разных возрастных категорий у видов рыб, принадлежащих к различным экологическим группам. Расхождение в размерах рыб при ухудшении обеспеченности пищей есть не только приспособление к расширению спектра питания, а тем самым и кормовой базы популяции, но это расхождение приводит к созреванию поколения в разном возрасте; при ухудшении обеспеченности пищей это является благоприятным, так как создает бо́льшую равномерность пополнения.

Расхождение в скорости роста особей в поколении часто связано и с усилением разницы в росте самцов и самок. Так, в наиболее плохих по

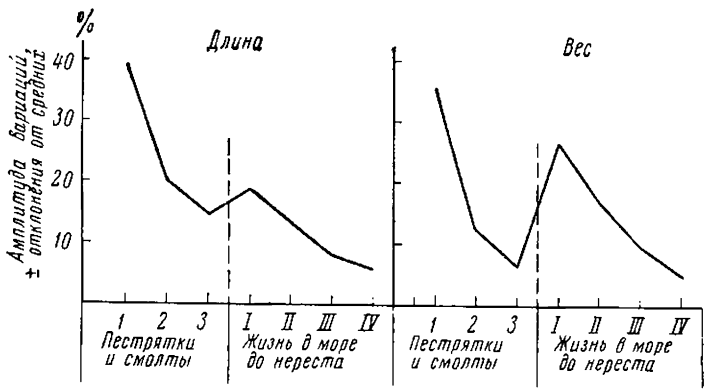


Рис. 20. Амплитуда вариаций длины и веса лососи р. Даугавы по возрастам (величина отклонений, % от соответствующих средних) (по Лищеву и Римшу, 1961)

Показана величина одностороннего отклонения

кормности условиях у обыкновенного карася [*Carassius carassius* (L.)] наблюдается наибольшее расхождение в росте самцов и самок. Самцы гораздо сильнее отстают в росте от самок, чем в обычных средних условиях питания (Беккер, 1959). Наоборот, при улучшении обеспеченности пищей разница в росте самцов и самок сглаживается. Более сильное в плохих условиях питания затормаживание роста самцов, чем самок, позволяет популяции и в ухудшившихся условиях обеспеченности пищей в меньшей степени снизить интенсивность воспроизводства, чем если бы рост обоих полов затормаживался в одинаковой степени.

Каков механизм, приводящий к дивергенции в росте рыб, перешедших к активному питанию, пока еще неизвестно. Есть указания, что при разной плотности популяции и разной обеспеченности пищей меняется поведение рыб в группировке. При недостатке пищи усиливается разница в поведении разных особей, при повышении обеспеченности пищей эта разница в поведении сглаживается (Kawanabe, 1958, и др.).

Взаимовлияние смежных поколений на рост рыб в поколении

Каждое поколение рыб не существует в водоеме изолированно от других поколений; чем быстрее рост рыб в поколениях, чем больше разница в составе пищи у рыб разных размеров, чем больше расходятся места нагула рыб разного возраста, тем меньше одно поколение влияет на рост смежных поколений. Однако у большинства видов рыб имеет место захождение размеров рыб смежных поколений. Естественно

особей того же размера в смежных поколениях. Быстрорастущая группа рыб данного поколения, догоняя в росте отстающую часть рыб предшествующего поколения, в случае ограниченности обеспеченности пищей оказывает на ее рост затормаживающее влияние. Естественно, что и сама эта относительно быстрорастущая часть рассматриваемого поколения начинает расти несколько хуже, вследствие чего ее догоняет в росте модальная по размерам часть поколения. Поскольку же численность данной размерной группы увеличивается за счет особей предыдущего поколения, это весьма сильно отразится на ее росте, что приведет к его затормаживанию и увеличению его изменчивости, а тем самым к усилению влияния на следующее за рассматриваемым поколение. Это взаимовлияние смежных поколений на рост особей, их слагающих, хорошо прослежено у многих рыб (Поляков, 1961, 1962; Барсуков, 1961; Le Cren, 1958, и др.). Как показал Г. Д. Поляков (1962) на материалах американских исследователей Фелина и Филлипса (Felin a. Phillips, 1948), мощное поколение калифорнийской сардины оказывает закономерное влияние на смежные поколения. У сардины, рыбы с коротким жизненным циклом, мощное поколение влияет обычно только на ближайшее предшествующее и последующее поколения, причем это влияние особо сильно начинает сказываться с возраста 2+ (рис. 21). У леща, рыбы с более длительным жизненным циклом и более растянутым, чем у сардины, ростом и возрастным рядом впервые нерестующих особей, влияние мощных поколений сказывается не только на смежных, но и на более далеких по возрасту от мощного поколениях. Так, за исключением младших возрастных групп, где, как у большинства озерных рыб, взаимовлияние смежных поколений на первом году жизни выражено слабо, намечается очень ясная картина влияния смежных, а иногда и не только смежных поколений леща друг на друга (рис. 22). Это хорошо прослеживается у леща как Северного Каспия, так и Рыбинского водохранилища (рис. 22, 23 и 24).

У старших возрастных групп леща (начиная с возраста 5+, 6+) также наблюдается некоторое ослабление влияния одного поколения на рост особей в смежных поколениях.

В отношении судака Рыбинского водохранилища и сига оз. Иджен (Швеция, по материалам Свердсона) В. В. Барсуков (1961) очень отчетливо показал, что высокоурожайное поколение 1946 г. (урожайное и у сига шведских озер, и у многих рыб Рыбинского водохранилища) оказало затормаживающее влияние на рост особей ряда последующих поколений и в меньшей степени сказалось на росте предшествующего ему поколения 1945 г. При этом у сига затормаживающее влияние мощного поколения на рост последующих начинает сказываться примерно, когда рыбы достигнут 18—20 *см* длины, а у судака это влияние становится заметным, когда рыбы достигнут длины около 20—25 *см*. У судака Рыбинского водохранилища тормозящее влияние поколения 1946 г. сказалось на росте во всяком случае минимум четырех поколений (1947—1950 гг.), но оно, несомненно, повлияло, хотя и в меньшей степени, на рост поколения и 1951 г. У сига оз. Иджен поколение 1946 г. оказало влияние как на последующие поколения 1947—1949 гг., так и весьма сильно повлияло на предшествующее поколение 1945 г рождения. Такое отличие от того, что мы наблюдали у судака, объясняется тем, что сиг растет значительно медленнее судака; поэтому, если у судака поколение 1945 г. благодаря быстрому росту в значительной степени успело «уйти» от тормозящего влияния поколения 1946 г., то у сига этого не получилось, и поколение 1946 г. оказало сильное влияние и на темп роста особей поколения 1945 г.

Биологический смысл такого взаимовлияния смежных поколений на рост, а тем самым и на сроки достижения половой зрелости особям

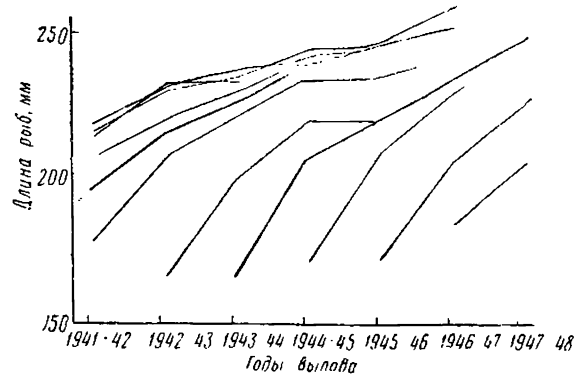


Рис. 21. Линейный рост поколений тихоокеанской сардины с годовалого возраста в районе Монтрей (по Полякову, 1962)

Жирными линиями обозначены высокочисленные поколения

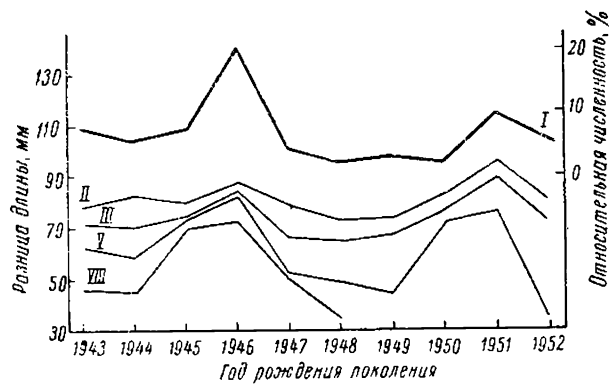


Рис. 22. Разница в длине тела рыб на год старше и на год моложе некоторых возрастных групп, представляющих разные по численности поколения рыбинского леща (по Полякову, 1962)

1 — относительная численность поколений (в %); остальные кривые — разница длины тела на год старше и год моложе двух-, трехгодовиков и т. д. (римские цифры), представляющих поколения, обозначенные на горизонтальной оси графика

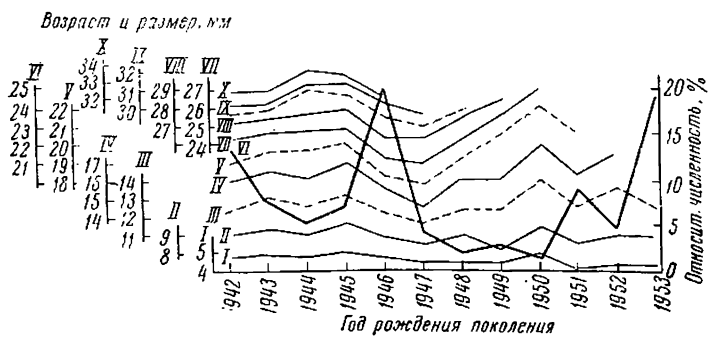


Рис. 23. Численность поколений и размер разных возрастных групп леща из Рыбинского водохранилища (по Полякову, 1962

этих поколений, заключается в том, что мощное поколение, следующее за менее многочисленным, затормаживает темп его воспроизводства и тем самым влияет на дальнейшую обеспеченность пищей популяции.

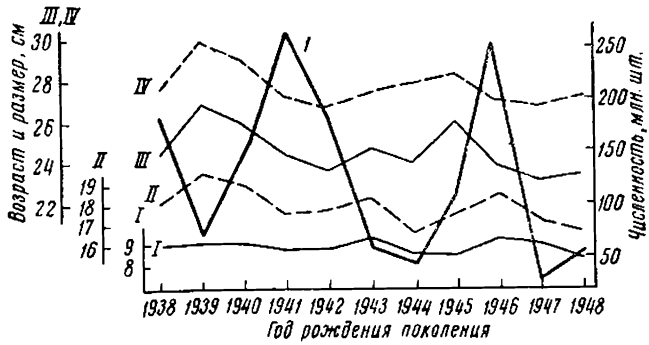


Рис. 24. Численность поколений и размеры разных возрастных групп северокаспийского леща (по данным К. А. Земской, 1958; Полякову, 1962)

Несомненно, что это взаимовлияние поколений на рост особей, их слагающих, является одним из эффективных способов самонастройки популяции на определенный режим воспроизводства.

Приспособительное значение разновозрастности полового созревания

Выше мы уже говорили, что возраст полового созревания у рыб данной популяции связан в первую очередь с достижением определенных размеров. Следовательно, чем быстрее растет рыба, тем раньше она достигнет половой зрелости. У воблы Северного Каспия Г. Н. Монастырский (1940) установил определенную линейную зависимость между средними размерами, которых достигла популяция рыб, и процентом половозрелых особей в популяции. У каспийского пузанка *Caspialosa caspia* (Eich.) более быстро растущие особи становятся половозрелыми в более раннем возрасте, чем рыбы более медленно растущие (рис. 25).

Аналогичная картина имеет место и у самцов *Callionymus lyra* (Chang Hsiao Wei, 1951) и у дальневосточных лососей (Бирман, 1953) кеты, красной и, видимо, у других. Размеры, при которых происходит созревание у рыб разного возраста, оказываются более или менее близкими: у пузанка 16—18 *см*, у *Callionymus lyra* 15—18 *см*, у осенней кеты бассейна Амура обычно 67—70 *см*. Однако во всех рассмотренных случаях как у рыб с однократным нерестом (все производители кеты и самцы *Callionymus lyra* после первого нереста погибают), так и у рыб с повторным нерестом раньше созревающие рыбы становятся половозрелыми при несколько меньших размерах, чем более поздно созревшие (рис. 26).

У рыб, у которых повторный нерест является типичным для большинства особей, достигших половой зрелости (например, плотва и окунь), отмечается еще одна закономерность: рыбы, растущие наиболее медленно, также созревают при несколько меньших размерах, чем рыбы со средней скоростью роста (Alm, 1959). Видимо, эта особенность созревания наиболее медленно растущих особей в популяции в какой-то степени может быть связана и с механизмом образования карликовых скороспелых форм. В известной степени и схематизируя, можно, следуя Альму

(Alm, 1959), изобразить связь скорости роста и времени наступления половой зрелости в виде диаграммы, показанной на рис. 27

Различный рост особей в поколении приводит к тому, что поколение созревает обычно далеко не в одном возрасте. По-видимому, лишь очень

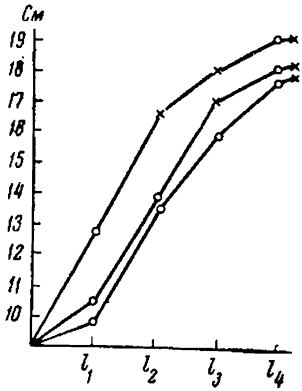


Рис. 25. Рост четырехгодовиков пузанка в зависимости от возраста первого нереста (по Замахаеву, 1949)

Крестиками (×) обозначен нерест

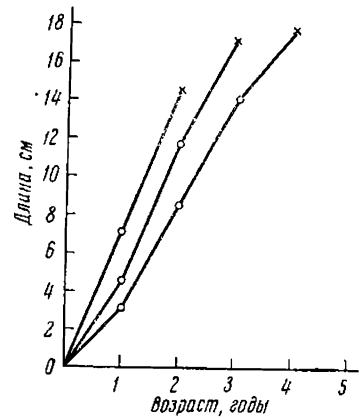


Рис. 26. Рост Callionymus lyra и время первого нереста (по Hsiao Wei Chang, 1951)

Крестиками (×) обозначен нерест

немногие виды рыб созревают все в одном возрасте. К таким рыбам могут быть отнесены некоторые виды бычков *Gobiidae*, некоторые живородящие карпозубые *Poecilidae* и, возможно, некоторые другие. Правда, и эти рыбы в пределах года созревают в разном возрасте в зависимости от обеспеченности пищей, примерно при близких размерах. Как показали Ю. Е. Лапин (1963) и Р. П. Енютина (1954), у считавшейся ранее созревающей в одном возрасте горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при неблагоприятных условиях нагула часть особей созревает в возрасте 2+ причем размеры этих позднее созревших особей оказываются лишь немного бо́льшими, чем у рыб, созревших в возрасте 1+ Чем сильнее у рыбы варьирует размерный ряд поколения, тем более растянутым оказывается ряд возрастного состава впервые созревающих особей. Так, например, у куринской севрюги (Державин, 1922) поколение (оба пола) созревает в возрасте от 7 до 17 лет, у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) Амура — от 2+ до 7+ (Бирман, 1953), у атлантико-скандинавских сельдей *Clupea harengus* L.— от 3 до 7 (Марти, 1956), у воблы Северного Каспия — от 2 до 5 (Монастырский, 1940), у густеры *Blicca bjorkna* L.— от 3 до 10 (Беккер 1959). У большинства рыб самцы созревают несколько раньше самок и становятся половозрелыми обычно при несколько меньших размерах

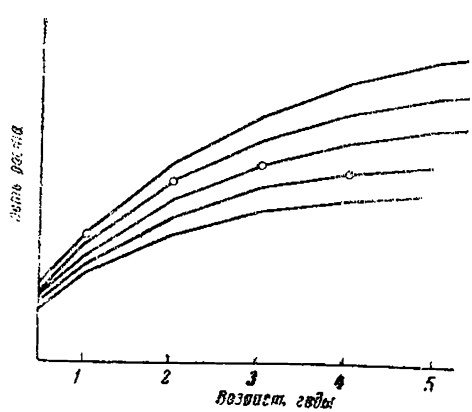


Рис. 27. Связь между скоростью роста и созреванием (по Alm, 1959)

Кружками показано время наступления половой зрелости

Естественно, что возраст, в котором данное поколение входит в нерестовое стадо, зависит от ряда причин, определяющих обеспеченность пищей и рост рыб в поколении. Через изменение темпа роста меняется и возрастной состав пополнения стада. Выше мы рассмотрели, какое влияние на рост данного и смежных поколений оказывают различные поколения северокаспийского леща. У леща Северного Каспия, как показала К. А. Земская (1958), чем больше его численность, тем медленнее темп роста. Эта связь численности поколения и роста отражается и на растянутости ряда впервые созревающих рыб поколений разной численности, и на среднем возрасте созревания рыб разных поколений (табл. 49)

Таблица 49. **Темп созревания поколений разной мощности у леща Северного Каспия (по материалам К. А. Земской)**

Год рождения поколения	Процент рыб, созревших в возрасте					Величина поколения, млн. шт.
1939	30,3	52,4	10,4	6,9		69,6
1940	33,3	41,2	24,9	0,6	—	144,7
1941	18,5	49,7	23,9	5,6	1,3	266,1
1942	3,0	64,0	17,2	16,4	1,5	173,4
1943	12,5	37,5	41,7	8,3		53,2
1944	3,8	57,0	39,2	—		39,5
1945	7,0	70,5	21,1	1,4	—	103,1
1946	7,4	63,2	23,8	5,6	—	—

Наиболее растянутым ряд впервые созревших особей северокаспийского леща был у наиболее многочисленных поколений (поколения 1941 и 1942 гг.) Отчетливо выявляется отмеченное Г. Д. Поляковым (1962) взаимное влияние численности смежных поколений на ход полового созревания у рыб, их слагающих.

У кеты в связи с изменением темпа роста также меняются не только средний возраст полового созревания, но и растянутость возрастного ряда впервые нерестующих рыб. При повышении темпа роста возрастной ряд впервые нерестующих особей становится меньше, при замедлении темпа роста он растягивается, что, естественно, изменяет темп пополнения. Так, у осенней кеты Амура за 1925—1950 гг. в годы с высокой численностью время полового созревания растягивается, а в годы с низкой численностью сокращается одновременно со сдвиганием средней на младшие возрасты (табл. 50). Отметим, что это связано и с повышением плодовитости одноразмерных рыб.

Сходная, но несколько более сложная картина наблюдается у арктической трески; нее в годы высокой численности время полового

Таблица 50. **Соотношение (в %) возрастных групп в нерестовом стаде осенней кеты и величина улова (в %) к многолетнему среднему (по Бирману и Леванидову, 1953)**

Годы	Улов	Возрастная группа					
		2+		4+	5+		7+
1923—1926	84	8,2	65,1	23,7	3,0	—	—
1929—1935	121	4,8	57,1	31,8	5,7	1,0	0,1
1937—1941	118	1,1	61,8	27,8	8,6	0,6	0,1
1946—1950	56	13,7	72,4	13,7	0,2	—	—

созревания также запаздывает и ряд впервые созревающих особей растягивается (Rollefsen, 1954).

Естественно, что рост рыб до достижения половой зрелости и возраст полового созревания определяются в очень большой степени не только численностью поколения и величиной кормовой базы, но продолжительностью и температурными условиями сезона нагула. Так, В. С. Кирпичников (1935) показал, что в годы потеплений корюшка Белого моря растет лучше, чем в более холодные годы. Более южные популяции норвежской сельди растут быстрее и созревают в более раннем возрасте (Бирюков, 1956). Подобная закономерность отмечена у многих как морских, так и пресноводных рыб. Наступление половой зрелости в более раннем возрасте связано с меньшей продолжительностью жизни рыб и с упрощением возрастной структуры более южных популяций одного и того же вида.

Таблица 51. **Жирность разных возрастных групп аральского леща**

Возраст	Количество жира в мышцах, %	Возраст	Количество жира в мышцах, %
0+	1,4	3+	9,6
1+	1,8	4+	8,3
2+	2,0	5+	11,

Естественно, что характер изменений режима сезона нагула у разных видах рыб отражается по-разному. Температура обычно оказывает сходное влияние на рост рыб, принадлежащих к одному и тому же или географически близким фаунистическим комплексам. Так, азовский судак и тарань лучше растут в годы с продолжительной теплой осенью. Наоборот, высокие летние температуры отражаются на росте судака и тарани отрицательно (Бойко, 1955)

Таковы те основные закономерности, которым подчиняется рост рыб до достижения ими половой зрелости. Как видно из изложенного, основные приспособительные особенности роста рыб в этот период заключаются в том, что основные энергетические ресурсы, поступающие в организм, расходуются на увеличение размеров тела; резервных веществ в этот период в организме, как правило, накапливается очень мало (о некоторых исключениях сказано ниже). Так как в организме рыбы в этот период не накапливается резервных веществ, рыбы очень чутко реагируют на изменение обеспеченности пищей изменением темпа линейного роста и возраста полового созревания. В этот период жизни рыбы рост является тем основным механизмом, который контролирует темп вступления пополнения в нерестовое стадо и его выживание.

Следующий короткий период в жизни рыбы, характеризующийся своей спецификой роста,— это период полового созревания. В этот период основная функция организма уже не увеличение размеров тела, а обеспечение формирования половых желез, созревания половых продуктов и накопления резервных веществ в организме для поддержания обмена веществ в период нерестовой миграции и нереста, когда рыба расходует большое количество энергии, а потребление пищи или сильно сокращается или прекращается полностью. В связи с этим в рассматриваемый — второй — период роста нарастание длины тела резко замедляется и начинается интенсивный процесс отложения в организме резервных веществ, в первую очередь жиров. Правда, жирность нарастает и в первый период роста, до начала подготовки к первому нересту. Так, у леща северной части Аральского моря в осенние месяцы жирность в мышцах меняется следующим образом (табл. 51).

Половая зрелость наступает у аральского леща в возрасте 3+, и это связано с резким увеличением количества жира в организме. В то же время период линейного роста сокращается, и если у молоди начало быстрого роста приходится на весну, то у лещей, достигающих половой

зрелости на следующий год, начало линейного роста сдвигается на середину лета и осень, а первая часть сезона нагула идет на накопление жировых резервов, необходимых для обеспечения развития половых продуктов и нереста (Константинова, 1958). У рыб, нерестующих только один раз в жизни, этот второй период роста является и последним. Этот второй период роста рыбы плохо выделяется по характеристике роста, хотя все же можно отметить, что для характеристики роста года созревания характерна очень большая изменчивость. Но по сравнению с предыдущим периодом роста ее изменчивость все же, как правило, снижается. Исключение представляют только те случаи, когда рост до достижения половой зрелости оказывается очень замедленным.

У рыб с повторным нерестом следующий период характеризуется снижением значения линейного роста в обменных процессах организма; основные поступающие в организм ресурсы расходуются на накопление жиров и на построение половых продуктов. Нарастание же длины происходит обычно уже после того, как в организме будет накоплен необходимый запас резервных веществ. В связи с этим у рыб старших возрастных групп закладка годового кольца и начало нового периода прироста чешуи часто приходятся на конец лета и осень, после накопления необходимого запаса резервных веществ. Это отмечено у леща Аральского моря (Константинова, 1958), судака Азовского моря (Чугунова, 1931), голубого окуня озер Северной Индианы (Ricker, 1942).

Этот период роста характеризуется у многих рыб очень значительными сезонными колебаниями веса тела и жирности, тогда как в период достижения половой зрелости сезонная динамика веса и жирности обычно очень незначительна. Характерной особенностью этого третьего периода роста являются очень большие различия в жирности у разных видов рыб. У рыб, у которых имеет место зимовка, связанная с длительным перерывом в питании, или у рыб, совершающих далекие миграции, в теле, как известно, накапливается больше жира и сезонная динамика его более велика, чем у рыб, не совершающих далеких миграций и не зимующих. Этот период в жизни рыбы обычно характеризуется, как это отмечено у карповых и сиговых рыб В. В. Васнецовым (1947, 1953), стабилизацией линейной характеристики роста. У достигших половой зрелости рыб вырабатывается ряд регуляторных приспособлений, связанных с обеспечением нормального развития половых желез и высокого качества потомства в меняющихся условиях обеспеченности пищей.

Как известно, у разных видов рыб жировые депо распределяются по-разному: у акул и тресковых основные запасы жира концентрируются в печени, у карповых и окуневых на внутренностях, у лососевых в мышцах (Шульман, 1960). Несколько могут отличаться жировые депо и у особей разного пола. Так, у самцов трехиглой колюшки в печени содержится относительно много больше жиров, чем у самок (Kilarski, 1960). Однако при концентрации основных масс жира у разных групп рыб в разных участках тела, по-видимому, у всех видов в случае голодания жир срабатывается из организма в определенном порядке и в последнюю очередь происходит потеря жира из гонад (Макарова, 1961). Иногда при голодании раньше сработки жира из гонад начинается сработка белков тела и даже некоторое сокращение длины рыб (Чугунова, Ассман и Макарова, 1961). Накопление жиров в теле достигших половой зрелости особей не только связано с обеспечением воспроизводства потомства, но имеет и некоторые другие формы приспособительного значения (см. ниже стр. 186). К сожалению, приспособительное значение жирового баланса в теле рыбы как механизма, регулирующего темп воспроизводства и выживания популяции, особенно качественная сторона этого процесса, изучены еще недостаточно.

Четвертый период, которым характеризуется рост рыб с повторным размножением,— это период старости. Этот период по-разному выражен у различных видов. У видов с незначительным числом нерестов, например у многих лососей, *Callionymus lyra* и ряда других рыб, этот период не удается отделить от предыдущего периода. Однако у многих видов (у осетровых, карповых, в частности у леща и сазана, щуковых, тресковых, камбаловых и др.) этот период хорошо выделяется. Необходимо оговориться, что под старением мы понимаем такое состояние организма, когда у него нарушается нормальный для предыдущих этапов онтогенеза ход обменных процессов, подавляющая часть кормов идет на поддержание жизни, а не на продукционные процессы, когда кормовой коэффициент достигает максимальной величины. У старых особей снижается качество и количество (абсолютное или обычно в начале относительное) продуцируемого потомства, часто нарушается периодичность размножения. Происходит постепенное затухание функции половых желез. Естественно, что эти процессы, являющиеся признаками старения, связаны с рядом других процессов, протекающих в организме, и в первую очередь с перестройкой хода обмена веществ, функцией которого в значительной степени они являются. В связи с этим у старых особей обычно и линейная, и весовая характеристики роста бывают ниже, чем в предыдущий период, и очень сильно колеблются как у популяций в разных водоемах, так и в различные по обеспеченности пищей годы. В какой-то степени процесс старения начинается с момента рождения особи, но нас интересует та его сторона, которая связана с воспроизводством популяции. Старые особи в популяции представляют собой как бы резерв, который в годы с высокой обеспеченностью пищей может иногда довольно значительно увеличивать воспроизводительную способность популяции. А так как старые особи у большинства видов довольно сильно отличаются по составу пищи, а часто (например, треска, лещ и др.) и по районам нагула от остальной части популяции, то их численность обычно не оказывает особо значительного влияния на обеспеченность пищей остальной части популяции. Возраст начала старения, естественно, различен не только у разных видов рыб, но и у разных популяций одного и того же вида. Так, например, у леща озер Финляндии старение наступает в возрасте 9—12 лет, у леща подмосковных водоемов в возрасте 8—10 лет (Васнецов, 1934), а у аральского леща в возрасте 7—9 лет (Бервальд, 1961). Меняется возраст начала старения и в одной и той же популяции в связи с изменением обеспеченности пищей и возрастом наступления половой зрелости.

Различается возраст старения и у особей одного поколения. Ускорение полового созревания, как правило, связано с сокращением продолжительности жизни и ранним выпадением из состава популяции. Обычно, чем медленнее растет рыба, тем больше раз она участвует в нересте.

Так, по наблюдениям В. Д. Спановской, В. А. Григораш и Т. Н. Лягиной (1965), быстро растущие особи плотвы, созревшие в возрасте 3+, последний раз нерестуют в возрасте 7 лет, а особи, созревшие в возрасте 5+, нерестуют до 12-летнего возраста. Эта закономерность свойственна, по-видимому, всем рыбам с порционным икрометанием. Чем в более молодом возрасте рыба достигает половой зрелости, тем раньше она выбывает из поколения. Это отмечено у многих видов как пресноводных, так и морских рыб (Лукин, 1949; Hile, 1936; St. H. Smith, 1956, и др.). С этим явлением, видимо, во многих случаях связан и «феномен Розы Ли»; более быстро растущие особи в популяции элиминируются в более раннем возрасте, что и дает меньшие расчисленные раз-

меры по первым годовым кольцам у более старых рыб. Подробный обзор взглядов на причины возникновения «феномена Розы Ли» дан В. Л. Брюзгиным (1961), Д. Ф. Замахаевым (1964) и Л. Ф. Шентяковой (1962)

Заключение

Развитие рыбы — это приспособительный процесс, протекающий в единстве внешнего и внутреннего, идущий скачкообразно. Представление о развитии как о процессе развертывания ранее заложенных в организме зачатков вне зависимости от условий, в которых развитие протекает, как повторение пути, ранее пройденного предками, мне представляется неправильным. Развитие — это разрешение внутренних противоречий, вытекающих из взаимодействия организма и среды. Трактовку развития как процесса затухания противоречий я нахожу неправильной. Рост — это количественная сторона развития, это приспособительный процесс, специфичный для каждого вида и для каждого этапа онтогенеза. Противопоставление роста развитию неправильно.

Трактовка роста только как результата одностороннего воздействия среды, не имеющего приспособительного значения и подчиняющегося только физико-химическим закономерностям, не соответствует действительности. Процесс роста, как и весь процесс развития,— это прерывистая непрерывность. Как все развитие, рост — это не эндогенный и не экзогенный процесс, а процесс, вытекающий из противоречивого единства внешнего и внутреннего.

Основные закономерности, характеризующие развитие и рост рыб, могут быть определены следующим образом.

1. Основное внутреннее противоречие развития вытекает из основной биологической закономерности — единства организма и среды. Организм, чтобы жить и развиваться, должен уничтожать элементы своей среды и, чтобы не погибнуть, должен осваивать новую среду, соответственно которой перестраиваются его строение, функции органов и образ жизни.

2. Весь процесс развития рыбы, от зарождения яйцеклетки в организме матери и до смерти достигшего старости организма, состоит из ряда следующих друг за другом периодов и этапов развития, характеризующихся своей морфо-физиологической спецификой и специфическими ведущими отношениями со средой.

3. Ранние этапы онтогенеза протекают обычно за более короткие промежутки времени, чем более поздние. На ранних этапах онтогенеза морфологические, физиологические и экологические изменения, а тем самым и смена среды происходят значительно быстрее, чем на более поздних. Каждый этап развития характеризуется и определенной интенсивностью смертности, естественно, колеблющейся в тех или иных пределах.

4. На фоне необратимых изменений в процессе онтогенеза и в неразрывной связи с ними имеют место циклические, «сезонные» изменения. Эта цикличность различна в разные периоды онтогенеза. Звенья сезонного цикла — нерест, нагул, зимовка, миграции — связаны и с соответствующими морфологическими и физиологическими изменениями, специфическими отношениями со средой, но в отличие от необратимых изменений, происходящих при переходе с этапа на этап, эти изменения обычно в значительной степени обратимы.

5. Рост рыбы — это видовое приспособление, направленное на регуляцию численности и биомассы популяции и темпа ее воспроизводства в связи с изменением обеспеченности пищей.

6. Более быстрый линейный рост неполовозрелых рыб обеспечивает более раннее наступление половой зрелости и меньшее выедание хищ-

никами до достижения половой зрелости. У большинства рыб наступление половой зрелости связано с достижением определенных, специфичных для данного вида размеров, а не возраста. Исключение представляют только карликовые формы. Более интенсивный, чем в предыдущий период жизни, темп наращивания массы тела у половозрелых рыб обеспечивает стаду рыб более быстрый темп наращивания плодовитости стада.

7. До достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы, поступающие в организм рыбы, расходуются на белковый рост и увеличение длины рыбы. После достижения половой зрелости основные энергетические ресурсы расходуются на наращивание массы тела и накопление резервных веществ, расходуемых на созревание гонад, зимовку и нерестовую миграцию.

8. Изменчивость роста рыб в популяции приспособительно меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей. Увеличение изменчивости при ухудшении условий питания приводит к расширению кормовой базы и увеличению возрастного ряда впервые достигающих половой зрелости рыб. При повышении обеспеченности пищей изменчивость размеров одновозрастных рыб уменьшается и возрастной ряд впервые созревающих рыб сокращается.

9. Смежные поколения оказывают взаимное влияние на рост особей, их слагающих. Мощные поколения обычно несколько затормаживают рост как последующего, так и предыдущего поколений. Это является одним из эффективных способов самонастройки популяции на определенный режим воспроизводства в меняющихся условиях жизни.

10. Жиронакопление и сработка жиров у достигающих возраста половой зрелости рыб идет в определенном порядке, и при голодании в последнюю очередь, уже после начала расходования белков, срабатываются жиры из гонад.

11. Период старости характеризуется замедлением или полным прекращением роста и очень сильным снижением отношения продуцирующих кормов к поддерживающим. Старые особи являются резервом, который при благоприятных условиях обеспеченности пищей повышает продуктивность популяции.

Структура популяции и закономерности ее изменений

Структура популяции — это соотношение численности и биомассы возрастных и размерных групп в стаде животных, это характер полового созревания и соотношение половозрелой (нерестовая популяция или нерестовая часть популяции) и неполовозрелой частей стада, это характер старения и соотношение старых особей с остальной частью популяции.

Наконец, структура популяции — это и соотношение полов как общее, так и по отдельным возрастным и размерным группам. Структура популяции — это и морфологическая разнокачественность особей как в одном поколении, так и в популяции в целом.

Структура популяции специфична для вида и его отдельных стад (Северцов, 1941). Она является видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей вида и его отдельных популяций со средой, т. е. структура популяции вида и внутривидовых групп обладает известной стабильностью. В то же время, поскольку вид существует в непрерывно изменяющихся условиях, структура популяции, как и другие видовые свойства, непрерывно изменяется в определенных пределах, приспособительно отвечая на изменения условий жизни.

Предельный и средний возраст разных видов и популяций рыб

Продолжительность жизни рыб, как известно, весьма различна: от нескольких месяцев у некоторых бычков до почти ста лет у некоторых осетровых [1]. Продолжительность жизни и максимальные размеры, достигаемые нашими промысловыми рыбами, колеблются от 10 *см* и возраста 2 года — до размеров более 3 *м* и возраста нескольких десятков лет (табл. 52).

Если мы посмотрим, как распределяются виды рыб современной ихтиофауны по предельным размерам и возрасту, то окажется, что наибольшее число видов рыб имеет предельный возраст 5—15 лет и длину 30—50 *см*. Приводимые в табл. 53 показатели получены по данным Бевертона и Хольта (Beverton a. Holt, 1959), П. А. Дрягина (1934) и нашим. Всего использованы сведения о 177 видах рыб по максимальной длине и о 104 видах рыб по максимальному возрасту.

Конечно, эти данные ориентировочны, так как охватывают менее 5% современной фауны. Они основаны главным образом на видах рыб умеренных широт Северного полушария. В тропических и экваториальных водоемах средняя продолжительность жизни рыб, видимо, несколько меньше. Однако и приведенные данные позволяют сделать некоторые выводы. Около 75% видов рыб имеют продолжительность жизни от 2 до 20 лет, около 60% — от 5 до 20 лет, менее 10% видов живут более

[1] Приводимые иногда в литературе случаи поимки щук с метками, проживших якобы несколько сот лет (щука Фридриха Барбароссы, щука царя Алексея Михайловича) основаны на недоразумении.

Таблица 52. **Обычные предельные размеры и возраст некоторых основных промысловых рыб**

Вид	Водоем	Максимальный размер, *см*	Максимальный возраст, годы
Снеток	Рыбинское водохранилище	10	2—3
Озерная малоротая корюшка	Амур	11	
Шпрот	Балтика	16	3
Хамса	Азовское море	13	3
Вобла	Северный Каспий	35	10
Лещ	Арал	45	15
Серебряный карась	Амур	40	12
Сазан	Амур	90	16
Океаническая сельдь	Норвежское море	37	23
Арктическая треска	Баренцево море	169	25
Сом	Арал	250	35
Севрюга	Кура	214	31
Белуга	Волга	900	>40
Калуга	Амур	450	>55

30 лет и около 5% живут менее двух лет. Правда, последняя цифра, вероятно, несколько занижена, так как литературных данных о возрасте рыб с коротким жизненным циклом несколько меньше, чем о рыбах, достигающих среднего свойственного рыбам возраста. Самые крупные рыбы с наибольшей продолжительностью жизни — это, как правило, крупные хищники, обычно с коротким периодом интенсивного нагула

Таблица 53. **Распределение видов рыб по предельному возрасту и предельным размерам (по Beverton a. Holt, 1959; Дрягину, 1934, и нашим данным)**

Длина, *см*	Рыба данной длины, %	Возраст, годы	Рыба данного возраста, %	Длина, *см*	Рыба данной длины, %	Возраст, годы	Рыба данного возраста, %
1—10	8,5	1—2	5	70—100	7,0	30—40	5
10—20	13,5	2—5	17	100—150	7,5	40—50	1
20—30	12,0	5—10	32	150—200	6,0	Свыше 50	2
30—50	30,0	10—20	27	200—250	1,5		—
50—70	10,0	20—30	11	Свыше 250	4,0		

при высокой обеспеченности пищей в течение небольшого срока. Основное питание обычно осуществляется во время подхода жертв — проходных или полупроходных рыб или концентрации на местах нереста, или перед нерестом. Так питаются белуга, калуга, сом. О крупных морских хищниках мне, к сожалению, надежных данных найти не удалось. Исключение в этой группе представляют крупнейшие планктоноядные акулы *Cetorhinus maximus* Gunner, *Rhineodon typicus* Smith, но и они, видимо, частично питаются и рыбной пищей.

К группе рыб, достигающих средних размеров и возраста (до 1 *м* и немного более и до 30 лет), относятся главным образом бентофаги, частично растительноядные рыбы и хищники-рыбоеды. Планктоноядных рыб среди этой размерно-возрастной группы сравнительно мало. Среди мелких рыб с коротким жизненным циклом преобладают планктофаги и питающиеся мелким бентосом рыбы. Хищников среди мелких рыб с коротким жизненным циклом почти нет[1].

[1] Естественно, мы говорим во всех случаях о питании взрослых рыб, а не мо-

И у разных популяций одного и того же вида предельный возраст и максимальные размеры могут быть весьма различными, отражая приспособленность популяции к тем условиям, в которых она существует (табл. 54—59).

Таблица 54. **Средний и максимальный размеры и возраст различных форм океанической сельди *Clupea harengus* L.**

Форма сельди	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы
Норвежская	28—31	6—7	28—29	4—6	37	23
Исландская	31—33	9—13	27—29	5—6	38	25
Сахалинская	27—31	4—6	26—28	4—5	35	15—17
Сельдь Канала	26—27	3—5	23—24	3—4	31	12
Беломорская						
егорьевская	14—16	2—4	13—14	2—3	20	10
ивановская	24—25	5—6	18—20	4—5	32	13
Балтийская салака (Рижский залив)						
весенняя	14—16	3—4	12—14	2—3	20	10
осенняя	17—19	4—5	13—15	3—5	26	12

Почти такое же разнообразие наблюдается у основного хищника, питающегося сельдью,— у трески (табл. 55).

Таблица 55. **Средний и максимальный размеры и возраст различных форм трески (по Rollefsen, 1954; Ruud, 1939; Hylen, 1964; Маслову, 1960; Моисееву, 1953, и другим авторам)**

Форма трески	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы
Арктo-норвежская						
Мигрирующая	80—100	10—11	70	6—10	180	30
Прибрежная	60—70	7—10	30	3	70	17
Балтийская	40—50	3—5	30—40	3—4	100	9
Беломорская	25—35	3—5	25—30	3—4	60	11
Тихоокеанская						
Охотоморская	60—80	6—7	56—83	5—8	110	10 (?)
Япономорская	50—70	5—7	55—70	4—6	100	12

Как видно из приведенных данных, у разных форм трески, как и у сельди, имеются весьма существенные различия в структуре стада. Существенные различия в структуре стада наблюдаются также у проходных и пресноводных рыб (табл. 56).

Так, у севрюги даже в пределах одного бассейна наблюдаются существенные различия в структуре стад. Столь же существенны различия в структуре стада и у различных форм обыкновенной плотвы *Rutilus rutilus* L. (табл. 57)

Существенные различия наблюдаются не только у рыб с большой и средней продолжительностью жизни, но и у рыб с коротким жизненным циклом. Правда, естественно, что у этих рыб различия оказываются несколько меньше (табл. 58 и 59).

Таблица 56. **Средний и максимальный размеры (до конца средних лучей хвостового плавника) и возраст различных стад севрюги (по материалам Н. И. Чугуновой)**

Форма севрюги	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы	размер, *см*	возраст, годы
Северокаспийская						
самцы	114	9	106	9		
самки	137	16	123	12	170	24
Куринская						
самцы	102	12	90	10		
самки	128	20	118	14	200	31
Донская						
самцы	122	8	112	7		
самки	140	14	129	9	180	18
Кубанская						
самцы	98	6	85	5		
самки	124	12	110		167	16

Таблица 57. **Средний и максимальный размеры и возраст различных форм плотвы**

Форма ил	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер,	возраст, годы	размер, *см*	возраст,	размер, *см*	возраст, годы
Среднеевропейская плотва (Учинское водохранилище; Спановская и др., 1963)	17,5—21,1	4—5	13,5—16,0	3—4	30,0—32,0	10—11
Сибирская плотва (водоемы Томской области и Иртыш; Манадеева, 1953)	11,0—17,0	3+, 4+	10,0	4+	25,0	11
Узбойская плотва (Алиев, 1953)	10,9	5+, 6+	7,0	2+	20,0—21,0	10+
Днепровская тарань (Сухойван, 1956; Амброз, 1956)	19—22	3—4	16,0—20,0	3—5	40,0	11
Северокаспийская вобла	18—20	4—5	18—20	2+, 4+	50,5	10+
Куринская вобла	17,4—24,6	4+	17—25,0	2+, 3+	42,0	8+

Таблица 58. **Средний и максимальный размеры и возраст различных форм шпрота *Sprattus sprattus***

Форма шпрота	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер, *см*	возраст	размер, *см*	возраст	размер, *см*	возраст
Атлантический	11—13	2+, 3+	10	2+	16	6+
Балтийский	11—13	3+, 4+	9—10	2+	16	6+
Черноморский	8—11	2+, 3+	7—8	2+	13	5+

Таблица 59. **Средний и максимальный размеры и возраст различных форм обыкновенного анчоуса-хамсы *Engraulis encrassicholus***

Форм	Средний		Созревание		Максимальный	
	размер, *см*		размер, *см*	возраст	размер, *см*	
Атлантический анчоус (побережье Голландии)	13,6	1+	12—13	1+	18,0	
Юго-западное побережье Франции (залив Гасконь)	12—13	2+	11—12	1+	15,7	3+
Средиземноморский анчоус	11,4	1+	9—11	1+	14,0	?
Черноморская хамса	11,8	2+	9—10	1+	15,0	3+
Азовская хамса	9,8	2+	8,5	1+	12,0	3+

Конечно, приведенные данные в ряде случаев лишь ориентировочны, но все же они позволяют отметить некоторые закономерности. Среди всех морских рыб более южные (в Северном полушарии) популяции оказываются обычно более мелкими, с меньшим предельным и средним возрастом.

Все рассмотренные южные популяции рыб оказываются и раньше созревающими.

Подобные различия в структуре более южных (более раннее созревание, меньшие размеры, меньший средний и предельный возраст) и более северных популяций, несомненно, связаны в первую очередь с разной интенсивностью воздействия хищников и являются приспособительным ответом, обеспечивающим более интенсивное воспроизводство.

Прибрежные не мигрирующие популяции даже в одном и том же водоеме обычно характеризуются более коротким жизненным циклом и меньшими размерами по сравнению с мигрирующими.

В данном случае разница в структуре прибрежных — жилых — и мигрирующих популяций связана в первую очередь с разницей в обеспеченности пищей. О том, что во многих случаях здесь отсутствует разница в прессе хищников, свидетельствует хотя бы сравнение беломорской и арктo-норвежской трески. Несомненно, что степень воздействия хищников на беломорскую треску много меньше, чем на арктo-норвежскую. Разница же в обеспеченности пищей у этих популяций выражена очень резко.

Значительно более сложная картина наблюдается у пресноводных и проходных рыб.

У разных популяций севрюги различия в структуре популяции так же, как, видимо, и у большинства других осетровых, связаны в первую очередь с разницей в обеспеченности пищей. Значительно более сложная картина наблюдается у кумжи *Salmo trutta* L. Речные популяции этой рыбы, отличающиеся коротким жизненным циклом и ранним половым созреванием, а также речные части популяций проходных форм (самцы), характеризуются коротким жизненным циклом и часто (но не всегда) более ранней зрелостью. Интересно, что эти популяции по характеру питания отличаются одна от другой так же, как разные виды рыб с коротким и длинным жизненным циклом. Проходные крупные рыбы, как правило, хищники, а жилые мелкие питаются беспозвоночными.

У плотвы структура популяции у разных форм очень разнообразна. У пресноводных форм, потребляющих в пищу растительность и мелких беспозвоночных, наблюдается то же явление, что и у морских рыб: более южные популяции созревают в более раннем возрасте, иногда более мелких размеров, чем северные, и продолжительность жизни у них меньше. Это различие так же, как и у морских форм, связано с приспо-

собленностью южных форм к более интенсивному воздействию хищников. Полупроходные формы, питающиеся моллюсками, достигают половой зрелости раньше, чем пресноводные формы, но при тех же размерах, что и пресноводные формы тех же широт, как это наблюдается у воблы Штеттинской бухты и у распространенных в этих же широтах пресноводных форм плотвы (Желтенкова, 1949). У южных полупроходных форм плотвы (каспийская и аральская вобла) половое созревание обычно наступает в том же возрасте, что и у пресноводных форм и у прибрежных жилых, так называемых камышовых форм (Гладков, 1936), однако размеры, при которых полупроходные популяции достигают половой зрелости, оказываются значительно крупнее, и обычно возрастная структура стада у полупроходных сложнее, т. е. включает больше возрастных групп.

Такие различия в структуре популяций у северных полупроходных и жилых форм плотвы, несомненно, связаны с приспособленностью к разной обеспеченности пищей. Жилые северные формы живут при более низкой обеспеченности пищей, чем полупроходные. Интенсивность воздействия хищников и на жилые, и на полупроходные северные популяции меньше, чем на южные. Южные жилые популяции достигают половой зрелости при меньших размерах, что связано с приспособлением к высокому прессу хищников при низкой кормовой базе. У южных полупроходных форм размеры, при которых наступает половое созревание, сохраняются близкими к тому, что наблюдается у северных форм. У полупроходных форм, живущих при высокой обеспеченности пищей, частично снижение интенсивности воздействия хищников достигается посредством более быстрого роста. Близкая картина изменчивости структуры популяций к описанной у разных форм плотвы наблюдается и у некоторых других пресноводных рыб, например у леща. У южных стад этого вида также имеет место сдвиг размеров, при которых наступает половое созревание, на меньшие у прибрежных жилых и некоторых пресноводных форм, а полупроходные стада созревают при тех же размерах, что северные формы, но в более раннем возрасте. Приспособительное значение этого явления у леща, несомненно, то же, что и у плотвы.

Впервые в отечественной литературе механизм образования карликовых форм рассмотрен В. В. Васнецовым (1947) на примере тугорослых популяций обыкновенного карася *Carassius carassius* (L.). К этой категории явлений относится образование карликовых озерных и речных форм у многих лососевых родов как *Salmo*, так и *Oncorhynchus* (Koshin a. Protassov, 1959; Моисеев, 1957; Смирнов, 1959, и др.) и образование жилых форм корюшек как рода *Osmerus*, так и рода *Hypomesus*. Среди карповых, кроме упомянутого выше образования тугорослых карликовых форм у карася, плотвы и леща, образуются раносозревающие тугорослые формы у сазана и других видов.

Изменения возрастного состава в пределах одной популяции

Существенные изменения происходят в структуре популяций и в пределах одного и того же стада. Возрастной состав стада есть результат взаимодействия трех процессов: пополнения (урожайности), роста и убыли. От соотношения этих трех взаимосвязанных процессов и зависят изменения возрастной структуры как популяции в целом, так и ее половозрелой части. Большое влияние на возрастную структуру стада оказывает разница в численности (урожайности) отдельных поколений. У разных видов рыб степень урожайности разных поколений колеблется в весьма разных пределах (рис. 28 и 29). У одних видов (треска, сельдь



Рис. 28 Возрастной состав нерестового стада атлантическ -скан-инавских сельдей (по материалам Ю. Ю. Марти)

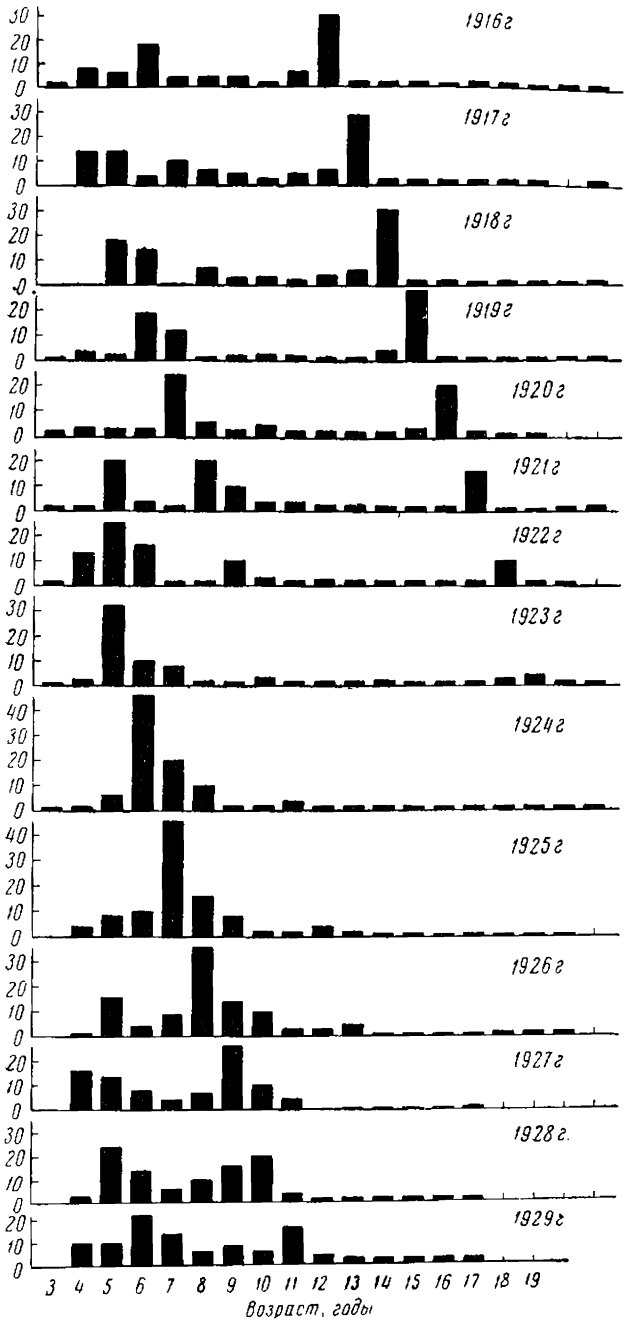


Рис. 28 (продолжение)

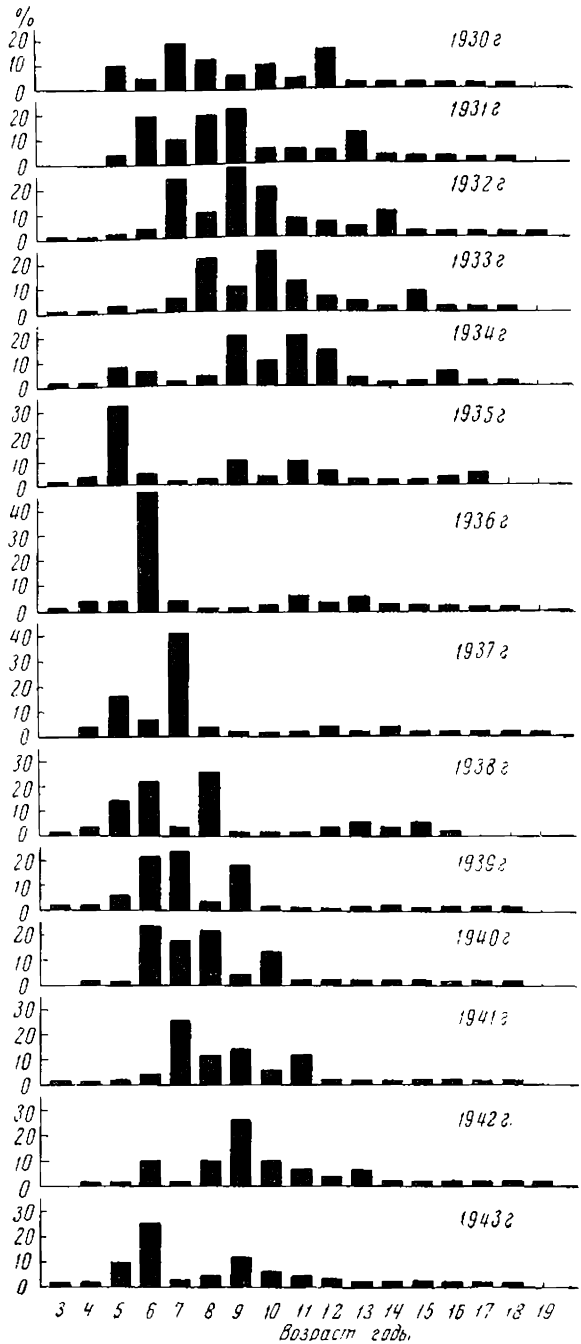


Рис. 28 (продолжение)

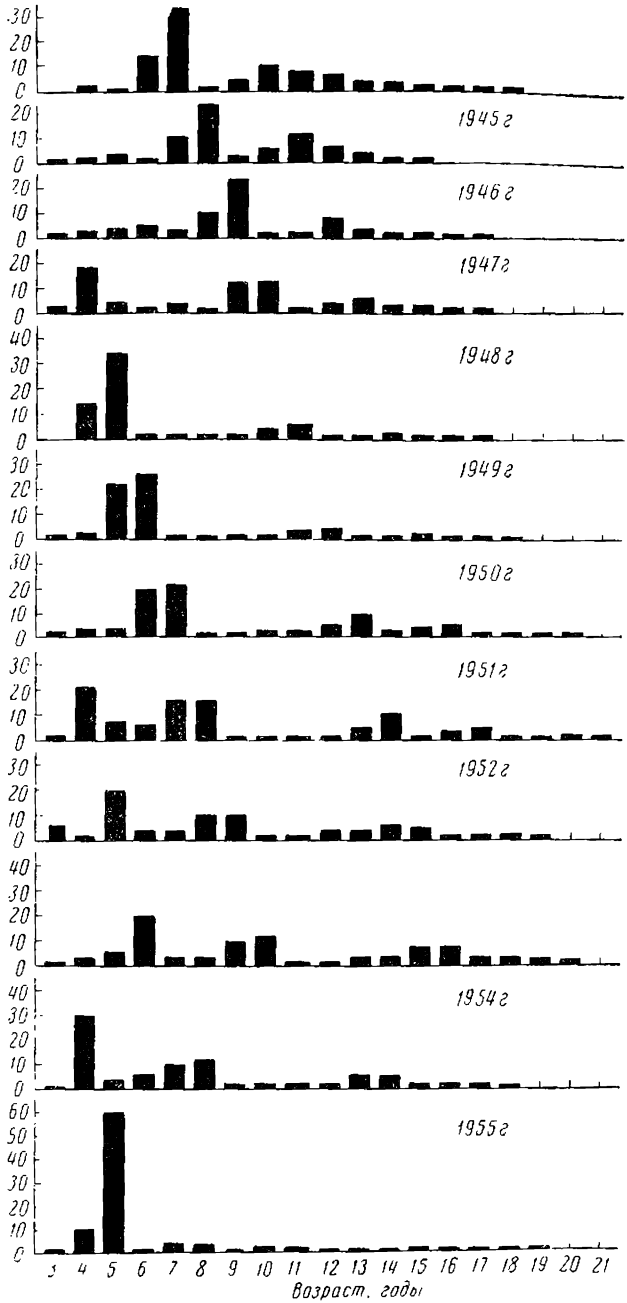


Рис. 28 (продолжение)



Рис. 28 (окончание)

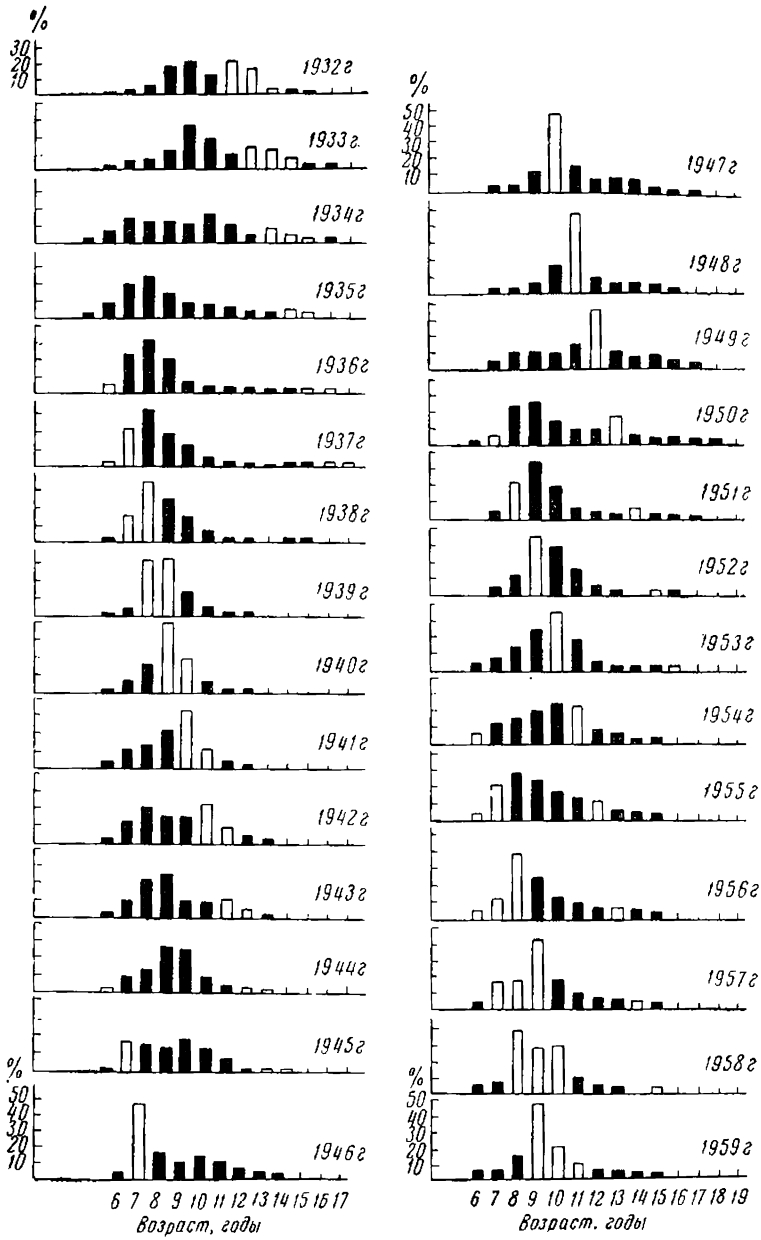


Рис. 29. Возрастной состав лофотенской трески
(по Роллефсену, 1954; Марти, 1961)

и др.) флюктуации, т. е. колебания численности отдельных поколений, выражены весьма сильно, и в некоторых случаях мощное поколение может оказаться больше слабого в 50—90 раз. Такие колебания урожайности в первую очередь и определяют ту изменчивость возрастного состава половозрелой части популяции, какую мы наблюдаем, например, у аркто-норвежской трески и атлантическо-скандинавских сельдей (табл. 60). Конечно, урожайные поколения несколько рассредоточиваются при вступлении в нерестовое стадо вследствие разновременности

Таблица 60. **Изменения основной возрастной группы в нерестовом стаде сельди и трески (по данным Annales Biologiques и изданий Полярного и Тихоокеанского институтов рыбного хозяйства и океанографии)**

Вид	Водсем	Годы наблюдений	Средний возраст, годы	Основная группа в улове, %	Число возрастных групп в нерестовом стаде	Пределы колебаний (во сколько раз)
		Треска				
Gadus morhua typ. L.	Баренцево море	1946—1952	7	17,0	10	6
	Северная Гренландия	1940—1949	6	10,7	19	Около 20
	Южная Гренландия	1941—1949	8	12,3	19	11
	Побережье Норвегии	1950—1953	7	13,0	15	4
G. morhua callarias L.	Балтийское море	1949—1955	4	40,0	9	4,5
		Сельдь				
Clupea harengus L.	Норвегия	1907—1955	6	13,2	17	60
	Северное море	1947—1953	3	44,1	10	8
	Исландия	1929—1950	13	14,7	23	4
Cl. harengus pallasi Val.	Анапка и Уала	1938—1944	7	18,3	14	11
	Западный Сахалин	1924—1940	6	22,6	12	50
Cl. harengus maris-albi Berg	Кандалакшский залив	1931—1941	3	45,2	9	90
Cl. harengus membras L.	Рижский залив	1946—1954	2	40,6	9	6

созревания особей, но все же их влияние на возрастную структуру стада очень велико.

С другой стороны, у ряда видов рыб колебания урожайности по годам очень невелики. Вне воздействия рыболовства, т. е. изменения интенсивности смертности, возрастная структура стада у них почти не меняется (естественно, при условии стабильной обеспеченности пищей) (табл. 61).

Кроме колебаний урожайности, существеннейшее влияние на структуру популяций оказывает изменение обеспеченности пищей и роста рыб в популяции. В случае повышения обеспеченности популяции пищей, которое может быть вызвано увеличением кормовой базы, удлинением сезона нагула или разреживанием популяции, у рыбы ускоряется рост, раньше наступает половая зрелость, иногда меняется соотношение полов и обычно сокращается продолжительность жизни. Так, например, возрастной состав морской камбалы под влиянием интенсификации рыболовства и его снижения в годы первой и второй мировых войн менялся следующим образом: в годы интенсификации рыболовства ускорялся темп роста рыб и происходило омоложение стада; в годы военных запусков рост замедлялся и увеличивались как средний, так и максимальный возраст рыб в нерестовом стаде (рис. 30).

Таблица 61. **Изменения относительной величины основной возрастной группы некоторых видов рыб* (по данным Державина, 1922, 1952; Houston, 1955, и Моисеева, 1953)**

Вид	Водоем	Годы наблюдений	Средний возраст, годы	Основная группа в улове, %	Число возрастных групп в нерестовом стаде	Пределы колебаний (во сколько раз)
Acipenser stellatus Pall.	Кура	1881—1915	13	11,6	19	1,2
Neoplatycephalus macrodon (Ogilby)	Австралия	1946—1954		35,0	8	2,5
Pseudopleuronectes herzensteini (Jord. et Sh.)	Уссурийский залив	1935—1940		30,8	9	2,0
Pleuronectes platessa L.	Северное море	1948—1953	6	47,0	6	3,0
Limanda aspera (Pall.)	Залив Петра Великого	1931—1936	6	31,9	10	3,0
Limanda aspera (Pall.)	Уссурийский залив	1935—1941	4	25,0	9	4,5

* Средний процент основной возрастной группы в улове вычислен как процент (по числу штук) от всей пробы. Возрастная группа все время бралась одна и та же.

Проникновение моллюска *Dreissena* в Учинское водохранилище улучшило условия питания плотвы, значительно ускорило ее рост и вызвало перестройку структуры популяции этого вида. Таким образом, по-видимому, у всех видов рыб существует определенная связь между возрастом и размерами полового созревания, а также предельным возрастом и размерами, которых рыба может достигать.

П. А. Дрягин (1934) показал, что у большинства рыб размеры, достигаемые особью ко времени полового созревания, примерно вдвое меньше максимальных размеров, достигаемых рыбой. Следовательно, если рыба растет быстрее, она скорее достигает возраста половой зрелости и в более молодом возрасте достигает и предельных размеров; при этом, естественно, сократится и продолжительность жизни. Наоборот, замедление роста связано с более поздним достижением половой зрелости и большей продолжительностью жизни. Наконец, на возрастную структуру популяции существенное влияние оказывают характер и интенсивность смертности.

Так же, как возрастной состав, размерный состав и весовая структура популяции специфичны для вида и изменяются соответственно изменениям условий жизни. У тех видов рыб, у которых разница в урожайности отдельных поколений значительна, очень сильно меняется по годам и размерный состав, и структура биомассы популяции. (Под структурой биомассы популяции я понимаю распределение биомассы по размерным или возрастным группам.) Как это хорошо показано многими исследователями, у сельдей Северной Атлантики и северной части Тихого океана размерный состав только нерестовой

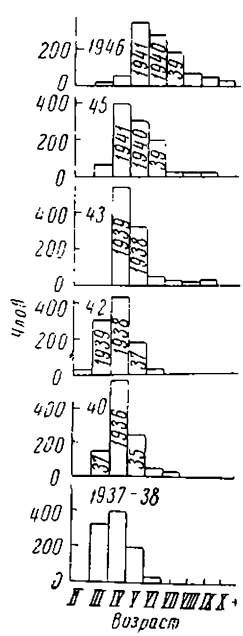


Рис. 30. Возрастной состав морской камбалы в промысловых уловах на Доггер-банке (по Jensen, 1948)

Размеры рыб более 27 см; внутри столбиков указан год рождения поколения

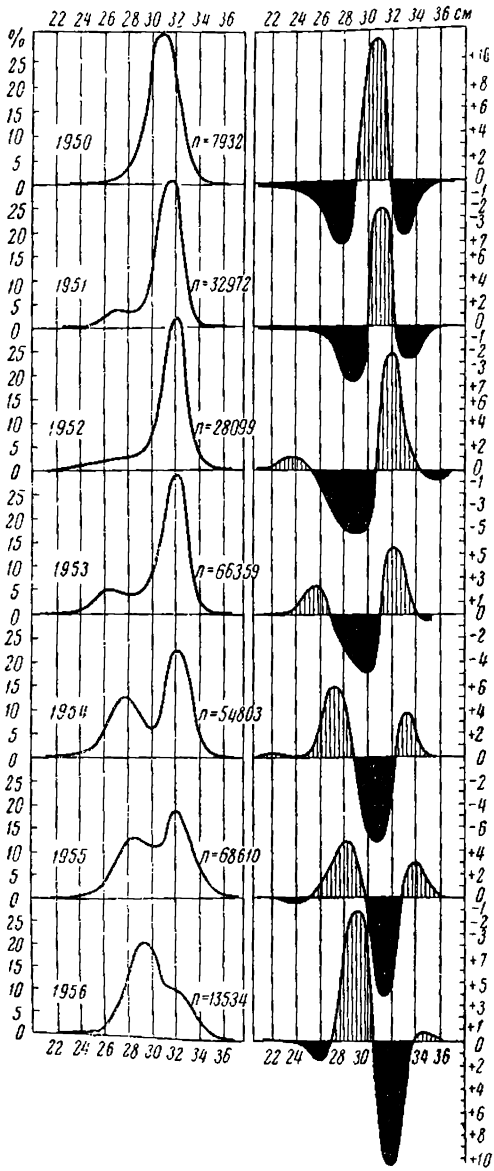


Рис. 31. Размерный состав атлантическо-скандинавских сельдей за 1950—1955 гг. (по Marty, 1958)

Слева — пределы колебаний, справа — отклонения от общей средней амплитуды

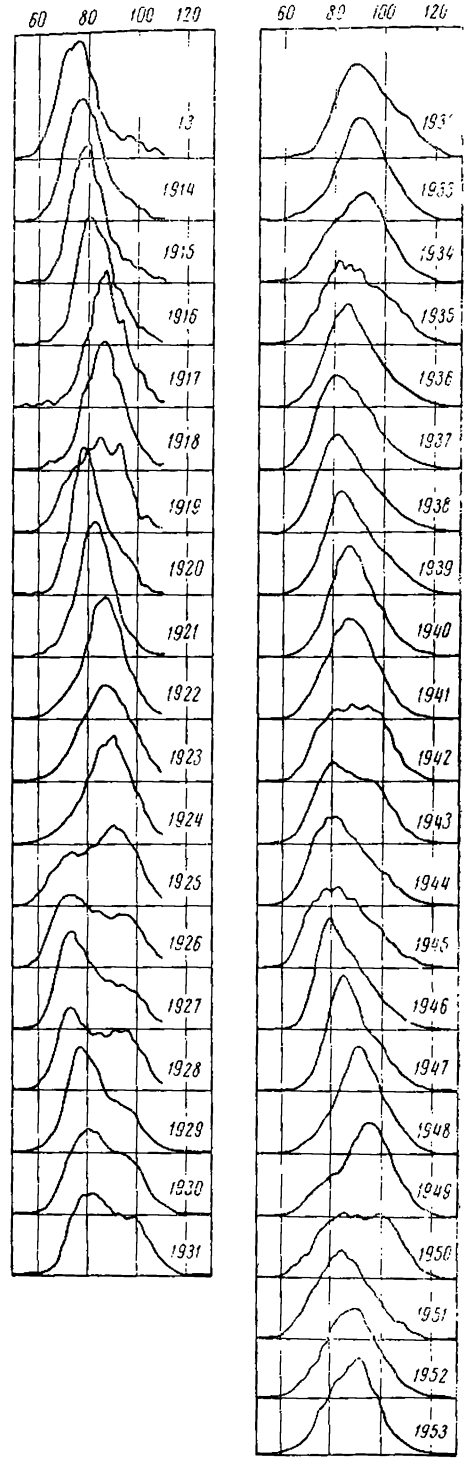


Рис. 32. Размерный состав лофотенской трески (по Роллефсену, 1954)

популяции из года в год изменяется очень сильно. Это особенно отчетливо видно, если проводить анализ, пользуясь методом Оскара Зунда (Sund) или профилями Зунда, как их называет А. В. Морозов (1937). Как видно на рис. 31—34, размерный состав сельди и трески, даже если анализировать материал за относительно короткие отрезки времени, изменяется очень сильно. Меняется также соответственно и весовая структура популяции.

С другой стороны, размерная и весовая структура популяций, живу-

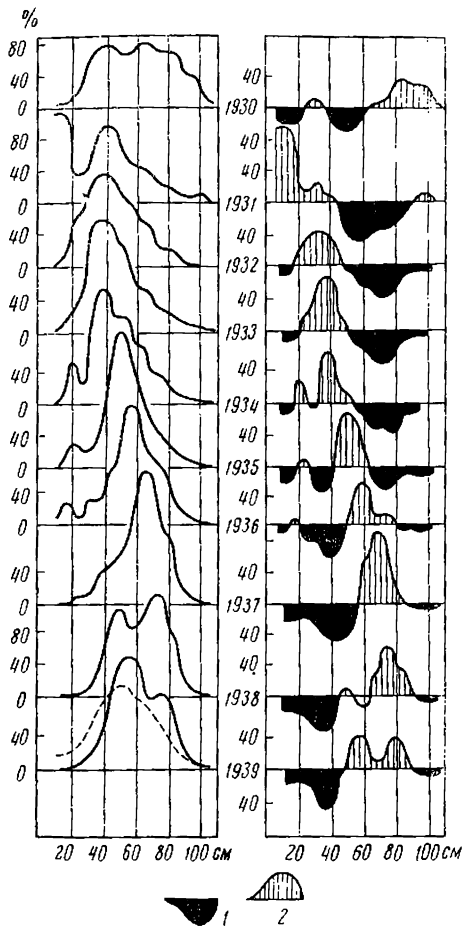


Рис. 33. Размеры трески в южной части Баренцева моря в 1930—1939 гг. (по Маслову, 1957)

Слева — кривые размеров трески за каждый год; справа — отклонения рядов за каждый год от среднего ряда размеров за 1930—1939 гг.; *1* — данные размеры представлены в недостатке; *2* — данные размеры в избытке по сравнению со средним многолетним рядом

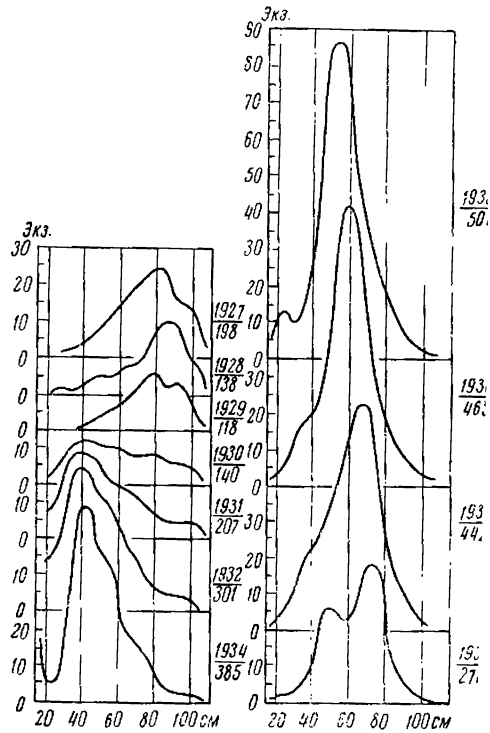


Рис. 34. Взвешенные ряды размеров трески южной части Баренцева моря за 1927—1938 гг. (по Маслову, 1957)

В числителе — год наблюдений; в знаменателе — число рыб в среднем годовом улове за час траления

щих в стабильных условиях обеспеченности пищей и урожайности поко ений, остается почти неизменной из года в год. Так, например, размер ная и весовая структура популяции обыкновенного карася *Carassius ca rassius* (L.) в одном из подмосковных прудов, которая полностью обла ливалась в одни и те же числа четыре года подряд, в течение этого вр чени почти не изменилась (рис. 35).

Изменения размерного и весового состава популяции отражаю изменения условий жизни. Расширение размерного ряда позволяет п пуляции осваивать более широкий спектр кормов и обеспечивать бол стабильное пополнение. Сокращение размерного ряда возможно в усл

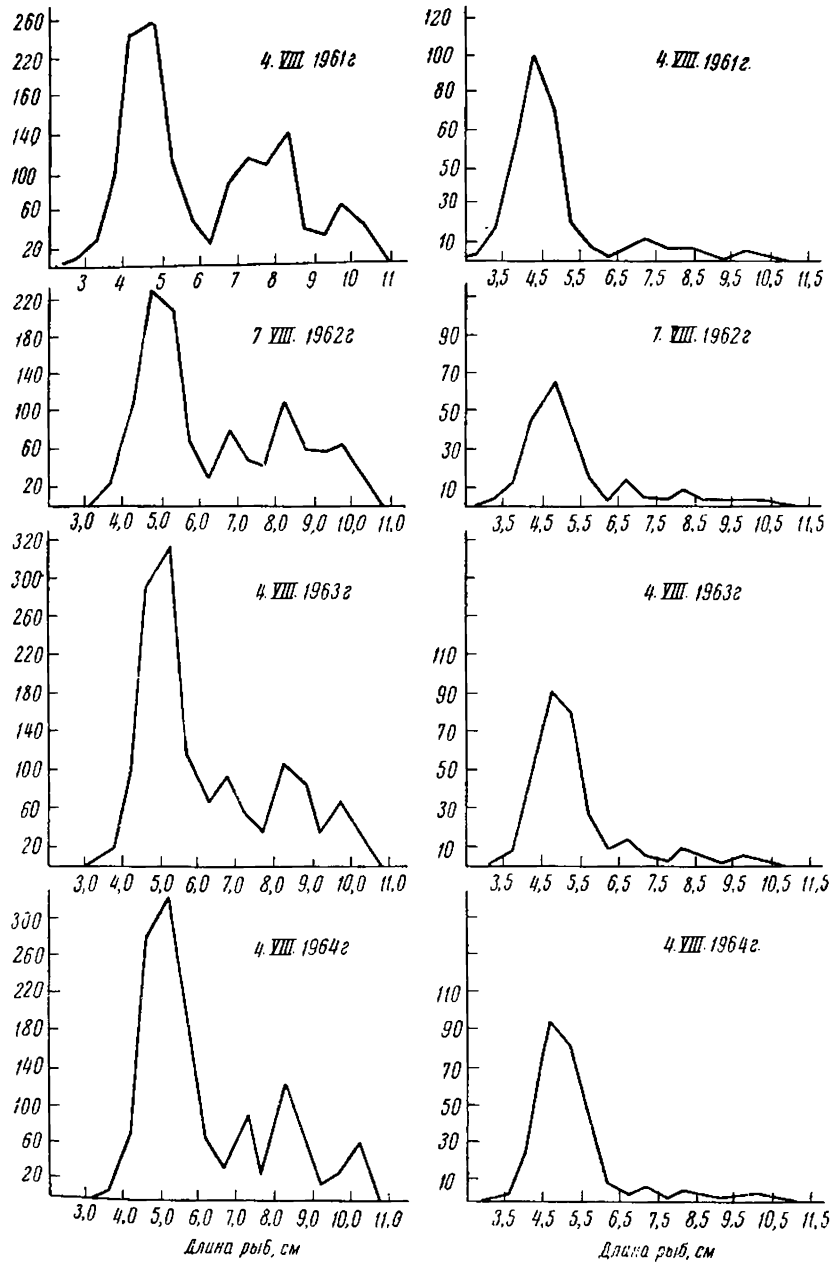


Рис. 35. Биомасса (слева: вес, *г*) и размерный состав (справа, шт.) популяции обыкновенного карася на 4—7 августа 1961—1964 гг.

виях высокой обеспеченности пищей и связано с повышением интенсивности воспроизводства при относительно стабильных условиях размножения.

Математические модели динамики возрастного состава стада

Попытаемся промоделировать те процессы, которые определяют изменения возрастной структуры стада. В основу анализа мною положены модели соотношения пополнения и убыли (Никольский, 1961а, 1963), запрограммированные и проанализированные В. В. Меншуткиным (1964а, 1965). Остановимся на их рассмотрении несколько подробнее.

Возьмем нерестовую популяцию с определенным распределением возрастов и допустим, что смертность ее особей неселективна и осуществляется с интенсивностью 10 и 90% (табл. 62, 63 и рис 36)

Естественно, что разовая неселективная гибель с любой интенсивностью, когда из каждой возрастной группы изымается такой же процент, какой она составляет в стаде, не меняет возрастной структуры стада. В первом примере исключим пополнение. На следующий год обе популяции при изъятии 10 и 90% сдвинутся на одну возрастную группу вправо, т. е. постареют на 1 год. Предельный возраст рыб в популяции — 7 лет. Это мы учитываем путем исключения из возрастного ряда рыб старше семилетнего возраста. При повторном изъятии такой же интенсивности повторится та же картина, и так будет продолжаться до тех пор, пока оставшиеся рыбы не достигнут предельного возраста и не погибнут от старости.

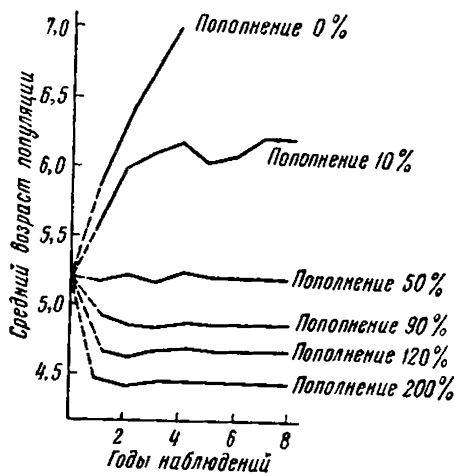


Рис. 36. Изменение среднего возраста популяции в зависимости от интенсивности вылова

Вылов 10 и 90%; смертность рыб старше 7 лет — 100%; пополнение имеет постоянный возрастной состав: 3 года — 20%; 4 года — 60%; 5 лет — 20% (по Никольскому, 1963)

Проанализируем теперь, как будет изменяться возрастная структура нерестовой популяции при различной величине пополнения нерестового стада, причем примем, что возрастной состав пополнения (3-годовики — 20, 4-годовики — 60, 5-годовики — 20%) остается неизменным [1]. Исходная численность в случае изъятия 10 и 90% принята одинаковой, хотя это в данном случае не имеет практического значения. Расчет нами проведен для пополнения 10, 50, 90, 120 и 200% от остатка. Как видно из полученных данных, при одинаковой относительной величине пополнения и при изъятии 10 и 90% изменения возрастной структуры стада и среднего возраста популяции оказываются одинаковыми. До того момента (в наших моделях до пятилетнего возраста), пока в стаде остаются еще рыбы исходного ряда, наблюдаются некоторые колебания среднего возраста. Изменения среднего возраста в первые годы объясняются тем, какая по численности возрастная группа исходного ряда достигает предельного возраста и исключается из нерестового стада. Начиная же с момента, когда все стадо образуется

[1] За помощью в составлении таблиц приношу искреннюю благодарность Т. Н. Бе-

Таблица 62. **Влияние неселективной смертности нерестовой популяции на ее возрастную структуру (смертность — 90%; смертность рыб старше 7 + — 100%; распределение пополнения: 3 + — 20%, 4 + — 60%, 5 + — 20%)[1]**

Год наблюдений	Показатели	Возрастная структура нерестовой популяции						Средний возраст
			4		6		общая численность	
		Пополнение = 0% остатка						
1-й	Число рыб:							
	весной, шт.	1000		3000			10 000	
	осенью, шт.	100		300			1 000	
	» %	10		30			100	
2-й	Число рыб:							
	шт.			20				
	%					25,0	100,0	
3-й	Число рыб:							
	шт.						6	
								6,33
	Чис							
	шт.						3	
	%					66,6	100,0	
	Число рыб:							
	шт.							
						100,0		7,00
		остатка						
	ло рыб:							
		10	148	216		200		
	%	1,8					100,	5,59
2-й	Число рыб:							
	шт.	1,4						
	%	1,8		21,6	28,9		100,0	5,98
	Число рыб:							
	шт.	0,	0,42		1,62		4,95	
	%	1,8	8,3				100,0	6,09
	Число рыб:							
	шт.	0,006	0,027		0,066			
	%	1,8					100,0	6,16
	Число рыб							
	шт.	0,0003	0,0015	0,0030	0,004		0,0161	
		1,8	9,0		29,0		100,0	6,01
6-й								
		0,000019	0,000090	0,000170	0,000300	0,000470	0,001050	
		1,8	8,		28,3		100,0	6,07
	Число рыб:							
	шт.	0,0000011	,0000053	0,0000098	0,00001690	0,0000300	0,0000632	
	%	1,8	8,		26,5	47,	100,0	6,09
8-й	Число рыб:							
	шт.						0,00000409	
		1,8	8,5		27,0	46,5	100,0	6,08
		Пополнение = 5% остатка						
1-й	Число рыб,	6,6	28,4	23,3	25,0	16,	100,0	5,15
2-й	То же	6,6	25,4	29,3	18,7	20,	100,0	5,20
3-й	» »	6,6	25,6	27,8	24,5	15,5	100,0	5,15
4-й	» »	6,6	25,2	26,9	22,0	19,3	100,0	5,22
5-й	» »	6,6	25,6	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
6-й	» »	6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
7-й	» »	6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
8-й	» »	6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19

[1] Ис[illegible]

Таблица 62 (окончание)

Год наблюдений		Возрастная структура нерестовой популяции					общая численность	Средний возраст
		Пополнение			ост			
1-й	Числ	9,4	35,1	22,6	19,7	13,2	100,0	4,92
2-й	То же	9,5	34,3	30,	13,7	12,0	100,0	4,84
3-й	» »	9,6	34,0	29,[illegible]	18,4	8,2	100,0	4,84
4-й		9,	33,8	29,1	17,1	10,5	100,0	4,85
5-й		9,5	33,9	29,	17,2	10,0	100,0	4,84
6-й		9,5	33,9	29,	17,2	10,1	100,0	4,84
7-й		9,4	33,9	29,4	17,2	10,1	100,0	4,84
8-й		9,4	33,9	29,4	17,2	10,1	100,0	4,84
		Пополнение = 120%			остатка			
1-й	Число рыб.	10,9	42,8	26,1	10,1	10,1	100,0	4,66
2-й	То же	10,9	38,2	32,5	13,1	5,3	100,0	4,64
3-й	» »	10,9	38,0	29,[illegible]	15,6	6,3	100,0	4,68
4-й	»	10,9	38,3	29,3	14,3	7,5	100,0	4,70
5-й		10,9	38,0	29,[illegible]	14,4	7,2	100,0	4,69
6-й		10,9	38,0	29,[illegible]	14,4	7,2	100,0	4,69
7-й		10,9	38,0	29,[illegible]	14,4	7,2	100,0	4,69
8-й		10,9	38,0	29,5	14,4	7,2	100,0	4,69
					оста ка			
1-й	Число ры		47,	24,5	7,4	7,4	100,0	4,48
2-й	То же		44,8	30,4	8,8	2,7	100,0	4,43
3-й	» »		44,6	28,6	10,4	3,1	100,0	4,43
4-й			44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
5-й			44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
6-й			44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
7-й			44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
8-й			44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46

уже ранее поступившими пополнениями, устанавливается стабильный средний возраст, одинаковый у популяций при изъятии и 10 и 90% и не зависящий от абсолютной численности стада. Чем больший процент составляет пополнение по отношению к остатку, тем моложе оказывается средний возраст нерестовой популяции (рис. 37)

Мы попытались определить, как будет меняться возрастная структура нерестовой популяции, если ее численность остается стабиль-

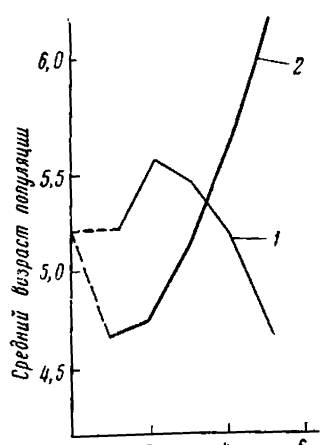


Рис. 37. Изменения возрастного состава промысловой популяции при изъятии 90 и 10% при различной величине пополнения (по Никольскому, 1963)

Возрастной состав пополнения: 3-годовики — 20%; 4-годовики 60%; 5-годовики — 20%

1 — средний возраст популяции при вылове 90 и 10% и распределении пополнения: в первый год — 0%; во второй — 10%; в третий — 50%; в четвертый — 90%; в пятый — 120%; *2* — средний возраст популяции при вылове 90 и 10% и распределении пополнения: в первый год — 120%; во второй — 90%; в третий — 50%; в четвертый — 10%; в пятый — 0%

...смертности нерестовой популяции на их возрастную структуру (смертность — 10%; смертность рыб старше 7 + — 100%; распределение пополнения: 3 г.—20%, 4 г.—60%; 5 г.—20%)

Год наблюдений		Возрастная структура нерестовой популяции						Средний возраст
		3	4		6		общая численность	
Пополнение — 0% от остатка								
1-й	Число рыб:							
	весной, шт.	1000	2000	3000	2000	2000	10 000	
	осенью, шт.	900	1800	2700	1800	1800	9 000	5,20
	%	10,0	20,0	30,0	20,0	20,0	100,0	
2-й	Число рыб:							
	шт.		810	1620	2430	1620	6 480	5,75
	%		12,5	25,0	37,5	25,0	100,0	
3-й	Число рыб:							
	шт.			729	1458	2187	4 374	6,33
	%			16,6	33,4	50,0	100,0	
4-й	Число рыб:							
	шт.				656	1312	1 968	6,66
	%				33,4	66,6	100,0	
5-й	Число рыб:							
	шт.					590,4	590,4	7,0
	%					100,0	100,0	
Пополнение — 10% от остатка								
1-й	Число рыб:							
	шт.	144	1332	1944	2700	1800	920	5,59
	%	1,8	16,8	24,6	34,0	22,8	100,0	
2-й	Число рыб:							
	шт.	110	459	1309	1778	2430	6 086	5,98
	%	1,8	7,5	21,6	28,9	40,2	100,0	
3-й	Число рыб:							
	шт.	65	296	479	1178	1600	3 618	6,09
	%	1,8	8,1	13,4	32,7	44,0	100,0	
4-й	Число рыб:							
	шт.	36	168	302	479	1060	2 045	6,16
	%	1,8	8,3	15,3	21,6	53,0	100,0	
5-й	Число рыб:							
	шт.	16,9	83	168	272	391	930,9	6,01
	%	1,8	9,0	18,0	29,0	42,2	100,0	
6-й	Число рыб:							
	шт.	9,8	44,4	84,4	151,2	245	534,8	6,07
	%	1,8	8,3	16,0	28,3	45,5	100,0	
7-й	Число рыб:							
	шт.		24,5	45	76	136	286,7	6,09
	%	1,8	8,5	15.7	26,5	47,5	100,0	
8-й	Число рыб:							
	шт.	2,7	12,8	24,7	40,5	68,4	149	6,08
	%	1,8	8,5	16.4	27,0			

Таблица 63 (окончание)

Год наблюдений	Показатели	Возрастная структура нерестовой популяции						Средний возраст
		3	4		6		общая численность	
	Пополнение = 50% от остатка							
1-й	Число рыб,	6,6	28,4	23,3	25,0	16,7	100,0	5,15
2-й	То же	6,6	25,4	29,3	18,7	20,0	100,0	5,20
3-й		6,6	25,6	27,8	24,5	15,5	100,0	5,15
4-й		6,6	25,	26,9	22,0	19,3	100,0	5,22
5-й		6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
6-й		6,6	25,	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
7-й		6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
8-й		6,6	25,5	27,5	22,3	18,1	100,0	5,19
	Пополнение = 90% от остатка							
1-й	Число рыб, %	9,4	35,1	22,6	19,7	13,2	100,0	4,92
2-й	То же	9,5	34,3	30,5	13,7	12,0	100,0	4,84
3-й		9,6	34,0	29,8	18,4	8,2	100,0	4,82
4-й		9,5	33,8	29,1	17,1	10,5	100,0	4,85
5-й		9,5	33,9	29,4	17,2	10,0	100,0	4,84
6-й		9,5	33,9	29,3	17,2	10,1	100,0	4,84
7-й		9,4	33,9	29,4	17,2	10,1	100,0	4,84
8-й		9,4	33,9	29,4	17,2	10,1	100,0	4,84
	Пополнение = 120% от остатка							
1-й	Число рыб,	10,9	42,8	26,1	10,1	10,1	100,0	4,66
2-й	То же	10,9	38,2	32,5	13,1	5,3	100,0	4,64
3-й		10,9	38,0	29,2	15,6	6,3	100,0	4,68
4-й		10,9	38,0	29,3	14,3	7,5	100,0	4,70
5-й		10,9	38,0	29,5	14,4	7,2	100,0	4,69
6-й		10,9	38,0	29,5	14,4	7,2	100,0	4,69
7-й		10,9	38,0	29,5	14,4	7,2	100,0	4,69
8-й		10,9	38,0	29,5	14,4	7,2	100,0	4,69
	Пополнение = 200% от остатка							
1-й	Число рыб, %	13,3	47,4	24,5	7,4	7,4	100,0	4,48
2-й	То же	13,3	44,8	30,4	8,8	2,7	100,0	4,43
3-й		13,3	44,6	28,6	10,4	3,1	100,0	4,46
4-й		13,3	44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
5-й		13,3	44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
6-й		13,3	44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
7-й		13,3	44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46
8-й		13,3	44,6	28,6	10,0	3,5	100,0	4,46

ной. Такая стабильность достигается, если смертность составляет немногим более 43%, а пополнение 100%. Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции и в этом случае (табл. 64 и рис. 38) оказывается аналогичным тому, что наблюдается при вылове 10% и пополнении свыше 50%, когда численность популяции увеличивается, и при вылове 90%, когда численность популяции снижается.

Проследим теперь, что произойдет, если интенсивность смертности будет увеличиваться из года в год, но соотношение пополнения и остатка будет оставаться прежним, т. е. пополнение будет составлять 50% от

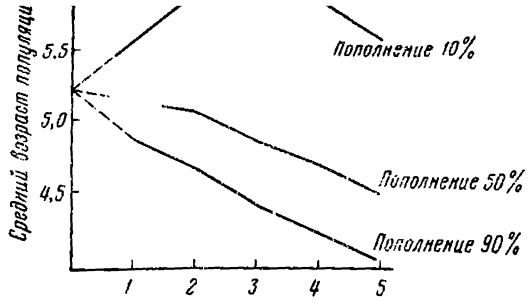


Рис. 38. Изменение среднего возраста промысловых популяций при вылове 90 и 10% и различном возрастном составе пополнения (по Никольскому, 1963)

Возрастной состав пополнения непостоянен. Средний возраст пополнения: первый год — 3,9 года; второй — 3,7 года; третий — 3,4 года; четвертый — 3,2 года; пятый — 3,0 года

Как видно, никакого омоложения возрастного состава популяции не происходит. Средний возраст популяции остается примерно таким же, а небольшие колебания среднего возраста, как и в ранее рассмотренных случаях, связаны с тем, какая по мощности возрастная группа исходного ряда достигла предельного возраста и выбыла из состава стада.

Приведенные модельные примеры наглядно показывают, что неселективная смертность сама по себе не меняет структуры популяции. Изменения в возрастном составе популяции вызываются изменением величины и характера соотношения пополнения и остатка.

Таблица 64. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при смертности 43% и пополнении 100% (возрастной состав пополнения тот же, что и в табл. 62 и 63). Смертность рыб старше 7 лет—100%**

Годы промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общая численность, шт.	Средний возраст
	3	4		6	7		
1-й	15,0	26,3	27,5	18,7	12,2	9 120	4,87
2-й	15,0	28,5	30,0	15,7	10,8	9 097	4,79
3-й	15,0	28,4	31,0	16,8	8,8	9 278	4,76
4-й	15,0	28,2	30,6	17,0	9,1	9 616	4,77
5-й	15,0	28,2	30,5	16,8	9,6	9 955	4,78
6-й	15,0	28,2	30,5	16,8	9,5	10 282	4,78
7-й	15,0	28,2	30,5	16,8	9,5	10 305	4,78

Таблица 65. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при неизменном пополнении (50%) и распределении пополнения во всех случаях: 3-годовики — 20%, 4-годовики — 60%, 5-годовики — 20%**

Смертность, %	Год промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %						Общая численность, шт.	Средний возраст
		3	4	5	6	7	всего		
0	1-й	6,6	28,4	23,3	25,0	16,7	100	12 000	5,17
10	2-й	6,6	25,4	29,3	18,7	20,0	100	13 500	5,20
25	3-й	6,6	25,6	27,8	24,5	15,5	100	12 150	5,17
50	4-й	6,6	25,2	26,9	22,0	19,3	100	7 695	5,21
90	5-й	6,6	25,4	27,6	22,2	18,2	100	931,5	5,19

В табл. 66 и на рис. 37 и 38 показано, что произойдет в случае, если пополнение будет увеличиваться от 0% от остатка в первый год промысла до 120% на пятый год промысла. Как видно из приведенных цифр, в обоих случаях и при вылове в 90%, и при вылове в 10%, и одинаковой возрастной структуре пополнения изменения как возрастной структуры

Таблица 66. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при распределении пополнения: в первый год — 0%, во второй год — 10%, в третий год — 50%, в четвертый год — 90%, в пятый год — 120% и соотношении отдельных возрастов в пополнении: 3-годовики — 20%, 4-годовики — 60%, 5-годовики — 20%**

Год промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общая численность, шт.	Средний возраст
	3	4		6	7		
			Вылов 90%				
1-й	10,0	20,0	30,0	20,0	20,0	100	5,20
2-й	1,8	16 8	24.6	34,0	22,8	88,0	5,59
3-й	8,6	21,6	21,2	21,2	29,4	10,2	5,45
4-й	9,5	33,4	25,5	15,8	15,8	1,368	5,06
5-й	10,9	37,8	28,9	13,8	8,6	0,2532	4,72
			Вылов 10%				
1-й	10,0	20,0	30,0	20,0	20,0	9 000	5,20
2-й	1,8	16,8	24,6	34,0	22,8	7 129	5,59
3-й	6,6	21,6	21,2	21,2	29,4	7 443	5,45
4-й	9,5	33,4	25,8	15,8	15,8	8 987	5,05
5-й	10,9	37 8	28,9	13,8	8,6	14 987	4,72

стада, так и среднего возраста будут сходны; при улучшении условий воспроизводства, т. е увеличении процента пополнения по отношению к остатку, будет наблюдаться, вне зависимости от интенсивности смертности, омоложение стада.

Обратная картина получается при прогрессирующем снижении относительной величины пополнения (табл. 67). При уменьшении пополнения от 120 до 0% и при смертности как 90%, так и 10% наблюдается

Таблица 67. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при распределении пополнения: в первый год — 120%, во второй год — 90%, в третий год — 50%, в четвертый год — 10%, в пятый год—0% и соотношении возрастов в пополнении: 3-годовики — 20%, 4-годовики — 60% и 5-годовики — 20%**

ла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общая численность, шт.	Средний возраст
	3	4	5	6	7		
				Смертность 90%			
1-й	11,0	42,7	26,4	10,1	10,1	1 980	4,66
2-й	9,5	34,9	34,6	15,1	5,9	338,2	4,73
3-й	6,7	26,7	31,4	24,4	10,8	47,715	5,06
4-й	1,8	12,2	29,0	31,2	25,1	4,680	5,66
5-й		2,4	16,2	38,7	42,5	0,3500	6,21
				Смертность 10%			
1-й	11,0	42,7	26,4	10,1	10,1	17 820	4,66
2-й	9,5	34,9	34,6	15,1	5,9	27 396	4,73
3-й	6,7	26,7	31,4	24,4	10,8	35 795	5,06
4-й	1,8	12,2	29,0	31,2	25,1	30 725	5,66
5-й		2,4	16,2	38,7	42,5	20 753	6,21

сходная картина: постепенное увеличение среднего возраста облавливаемой популяции. Разная интенсивность смертности сама по себе и в этом случае не отражается на изменениях возрастной структуры популяции.

Посмотрим теперь, как будет изменяться возрастной состав нерестовой популяции при одной и той же интенсивности смертности (в нашем случае 10%), но при разной структуре пополнения. Как видно из табл. 68, при более старом среднем возрасте пополнения происходит постарение стада, при меньшем среднем возрасте — омоложение.

Таблица 68. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при пополнении 90% и смертности 10%**

Год промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общее	Средний возраст
	3	4	5	6	7		
Распределение пополнения: 3-годовики — 20%; 4-годовики — 60% 5-годовики — 20 средний возраст — 4,0							
1-й	9,4	35,1	22,6	19,7	13,2	13 680	4,92
2-й	9,5	34,3	30,5	13,7	12,2	20 231	4,84
3-й	9,6	34,0	29,8	18,4	8,4	30 508	4,82
Распределение пополнения: 3-годовики — 20%; 4-годовики — 40%; 5-годовики — 40 %; средний возраст — 4,20							
1-й	9,4	16,0	41,6	19,7	13,2	13 680	5,11
2-й	9,5	15,2	38,3	25,3	11,7	20 231	5,15
3-й	9,6	15,1	37,7	22,8	15,0	30 508	5,18

Рассмотрим теперь такой случай, когда в результате ускорения роста особей в популяции происходит прогрессирующее омоложение возрастной структуры пополнения, которое меняется следующим образом (табл. 69)

Таблица 69. **Условно принимаемая возрастная структура пополнения при ускорении роста особей в популяции**

Год промысла	Возрастной состав пополнения, %			Средний возраст
	3	4		
1-й	30	50	20	3,9
2-й	40	50	10	3,7
3-й	60	40	—	3,4
4-й	80	20	—	3,2
5-й	100			3,0

В итоге (убыль при расчете принята равной 10 и 90%), как видно из табл. 68 и 69, в зависимости от интенсивности пополнения средний возраст с большей или меньшей скоростью снижается, т. е. популяция омолаживается. При 10%-ном пополнении этот процесс идет значительно медленнее, чем при пополнении 90%.

Хотя приведенные примеры вычислены искусственно, нетрудно видеть, что для большинства из приведенных схем легко подобрать аналоги в природе. Например, данные табл. 62 и 63 отражают картину, очень напоминающую различные фазы динамики возрастного состава норвежской сельди, а данные табл. 70, 71 — изменения, происходящие в стаде сельди Канала или у многих стад разных видов камбал.

Проведенный анализ позволяет сделать следующие общие выводы. Неселективная смертность любой интенсивности нерестовой популяции сама по себе еще не вызывает изменения возрастной структуры и среднего возраста стада. Омоложение возрастного состава стада может иметь место при: а) относительном увеличении процента пополнения по отношению к остатку и б) омоложении возрастной структуры пополнения. Наоборот, уменьшение процента пополнения по отношению к остатку и прогрессирующее увеличение среднего возраста пополнения приведут к увеличению среднего возраста нерестовой популяции. Таким образом, усиленный вылов молоди — неполовозрелых рыб — вызовет относительное сокращение пополнения и тем самым постарение нересто-

Таблица 70. **Ход изменений возрастного состава и среднего возраста популяции при смертности 10% и непостоянной структуре пополнения**

1-й год наблюдений: 3-годовики — 30%, 4-годовики — 50%, 5-годовики — 20%;
2-й год наблюдений: 3-годовики — 40%, 4-годовики — 50%, 5-годовики — 10%;
3-й год наблюдений: 3-годовики — 60%, 4-годовики — 40%;
4-й год наблюдений: 3-годовики — 80%, 4-годовики — 20%;
5-й год наблюдений: 3-годовики — 100%

Год промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общая численность	Средний возраст
	3	4	5	6	7		
			Пополнение 10%				
1-й	216 2,7	1260 15,9	1944 24,5	2700 34,2	1800 22,7	7920 100%	5,58
2-й	220,32 3,6	469,8 7,7	1189,08 19,5	1749,6 28,8	2430 40,3	6058,8 100%	5,95
3-й	199,995 5,5	328,925 9,1	422,820 11,8	1070,172 29,6	1574,64 44,0	3592,52 100%	5,98
4-й	145,287 7,2	212,682 10,7	296,033 14 7	380,538 19,1	963,153 48,3	1997,701 100%	5,91
5-й	93,110 9,1	130,1758 12,8	181,414 18,7	266,430 25,9	342,484 33,5	1024,235 100%	5,62
			Пополнение 50%				
1-й	1080 10,0	2700 25,0	2520 23,4	2700 25,0	1800 16,6	10800 100%	5,13
2-й	1620 13,4	2997 24,6	2825 23,	2268 18,6	2430 20,0	12150 100%	5,07
3-й	2624,4 20,0	3207,6 24,4	2697,3 20,5	2551,5 19,5	2041,2 15,6	11079,8 100%	4,86
4-й	3988,7 26,6	3359,14 22,4	2886,84 19,3	2427,57 16,2	2296,35 15,5	14957,73 100%	4,71
5-й	5698,422 33,3	589,9 21,0	3024,14 17,7	2597,98 15,2	2184,81 12,8	17095,275 100%	4,52
			Пополнение 90%				
1-й	1944 14,2	4140 30.3	3096 22,5	2700 19,8	1800 13,2	13680 100%	4,88
2-й	3849,12 18,9	6561,0 32,3	4688,28 23,1	2786,4 13,7	2430 12,0	20314,8 100%	4,68
3-й	8792,01 28,5	9258,88 30,3	5904,9 19,2	4219,45 13,8	2507,76 8,2	30583,008 100%	4,43
4-й	18192,76 37,8	12461,0 25,9	8332,99 17,3	5314,41 11,1	3797,51 7,9	42211,17 100%	4,25
5-й	35811,05 47,8	16373,48 21,6	11214,9 14,7	7499,7 9,9	4882,97 6,5	75601,097 100%	4,07

В приведенных выше моделях допущен ряд упрощений по сравнению с процессами, происходящими в естественных популяциях. Как известно, основное свойство популяций всех организмов, позволяющее им существовать многие тысячелетия в состоянии относительной стабильности,— это свойство саморегуляции в соответствии с обеспеченностью пищей.

На изменения соотношения пополнения и остатка популяция автоматически реагирует через изменение темпа роста половозрелых особей и их плодовитости изменением величины и структуры пополнения.

В приведенных выше моделях я искусственно отчленял один процесс от другого, в природе же они взаимосвязаны.

Таблица 71. **Ход изменений возрастной структуры и среднего возраста популяции при смертности 90% и изменяющейся структуре пополнения**

1-й год наблюдений: 3-годовики — 30%, 4-годовики — 50% 5-годовики — 10%;
2-й год наблюдений: 3-годовики — 40%, 4-годовики — 50%, 5-годовики — 10%;
3-й год наблюдений: 3-годовики — 60%, 4-годовики — 40%;
4-й год наблюдений: 3-годовики — 80%, 4-годовики — 20%
5-й год наблюдений: 3-годовики — 100%

Год промысла	Возрастная структура нерестовой популяции, %					Общая численность	
	3	4					
			Пополнение				
Число	24	140	216	300	200	880	
1-й	2,7	15,9	34,2	34,2	22,7	100%	5,58
	2,72	5,8	14,68	21,7	30	74,8	
2-й	3,6	7,7	19,6	28,8	40,3	100%	5.95
	0,26	0,451	0,58	1,47	2,16	4,93	
3-й	5,5	9,1	11,8	29,6	44,0	100%	5,98
	0,222	0,325	0,45	0,58	1,47	3,047	
4-й	7,2	10,7	14,7	19,1	48,3	100%	5,91
	0,01576	0,022	0,0325	0,045	0,058	0,1734	
5-й	9 1	12,8	18,7	25,9	33,	100%	5,62
			Пополнение 50%				
1-й	120	300	280	300	200	1200	
	10,0	25,0	23,4	25,0	16,6	100%	5,13
2-й	20	37	35	28	30	150	
	13,4	24,6	23,4	18,6	20,0	100%	5,07
3-й	3,6	4,4	3,7	3,5	2,8	18	
	20,0	24,4	20,5	19,5	15,6	100%	4,86
4-й	0,61	0,512	0,44	0,37	0,35	2,28	
	26,6	22,4	19,3	16,2	15,5	100%	4,71
5-й	0,096	0,061	0,051	0,044	0,038	0,2895	
	33,3	21,0	17,7	15,2	12,8	100%	4,52
			Пополнение 90%				
1-й	216	460	344	300	200	1520	
	14,2	30,3	22,5	19,8	13,2	100%	4,88
2-й	47,5	81	57,9	34,4	30	250,8	
	18,9	32,3	23,1	13,7	12,0	100%	4,68
3-й	11,94	12,71	8,1	5,79	3,44	42,08	
	28,5	30,3	19,2	13,8	8,2	100%	4,43
4-й	2,775	1,888	1,271	0,81	0,579	7,323	
	37,8	25,9	17,3	11,1	7,9	100%	4,25
5-й	0,607	0,2775	0,1888	0,127	0,0081	1,2814	
	47,3	21,6	14,7	9,9	6,	100%	

Схематически этот процесс в популяциях, у которых не нарушена система регуляторных связей со средой, рисуется в следующем виде: уменьшение численности нерестового стада в условиях стабильной кормовой базы приводит к увеличению относительной численности пополнения, что достигается повышением плодовитости оставшейся части стада вследствие ускорения темпа роста неполовозрелой части стада и более быстрого достижения половой зрелости. Кроме того, ранее созревшие особи раньше достигают предельного возраста и раньше гиб-

нут от старости. Все эти процессы в их взаимодействии можно изобразить в виде математической модели, в основу которой положен тот же принцип, что и в рассмотренных ранее (табл. 72)

Таблица 72. **Модель динамики популяции с регуляторными механизмами (изменение возрастного состава и процента пополнения) и запаздыванием реакции на три года (возраст половой зрелости). Смертность рыб старше 7 лет — 100%**

Год жизни	Возраст					Изъятие, %	Средний возраст	Пополнение, %	Состав пополнения		
	3	4	5	6	7				3-годовики	4-годовики	5-годовики
1-й	10,0	20,0	30,0	20,0	20,0	0	5,20				
2-й	1,8	16,8	24,5	34,1	22,7	10	5,59	10			
3-й	1,8	7,4	21,6	29,1	40,1	50	5,98	10	20		
4-й	1,8	8,1	13,4	32,8	43,9	90	6,09	10			
5-й	6,4	22,4	16,1	16,1	39,1	90	5,59	50	30		
6-й	14,3	29,1	29,0	13,8	13,8	90	4,84	90	40		
7-й	21,9	34,8	20,7	15,3	7,3	90	4,51	120	60		
8-й	40,0	34,6	12,5	7,4	5,5	90	4,04	200	80		
9-й	53,4	27,4	12,2	4,4	2,6	90	3,75	200	100		
10-й	66,7	18,2	9,4	4,2	1,5	90	3,56	200	100		
11-й	66,7	22,5	6,2	3,2	1,4	90	3,50	200	100		
12-й	66,7	22,5	7,6	2,1	1,1	90	3,49	200	100		
13-й	66,7	22,5	7,6	2,5	0,7	90	3,48	200	100		
14-й	66,7	22,5	7,6	2,5	0,7	90	3,48	200	100		

В этой модели (табл. 72) мы имеем случай, когда смертность популяции возрастает, пополнение с опозданием на три года (возраст достижения половой зрелости) тоже возрастает, а также происходит омоложение возрастного ряда пополнения.

Темп этих процессов принят тот же, что и в ранее рассмотренных моделях, а сокращение продолжительности жизни пропорционально сдвигу в возрасте достижения половой зрелости. Мы не включали в модель того, что у раньше созревающих рыб (у части особей, раньше созревающих) несколько уменьшается естественная продолжительность жизни. Этот процесс также очень просто промоделировать, но он очень незначительно изменит ход процесса.

Исходная численность популяции на четвертый квартал первого года 10 000 шт., численное соотношение отдельных возрастных групп в стаде: 3-годовики — 1000; 4-годовики — 2000; 5-годовики — 3000; 6-годовики — 2000; 7-годовики — 2000.

На второй год в первом квартале возраст соответственных возрастных групп увеличивается на 1 год и полностью отмирают 8-летние особи. Численность популяции равняется 10 000 шт., численность 7-годовиков, ставших 8-годовиками, будет 10 000—2000=8000.

К началу второго квартала второго года нерестовая популяция получает пополнение в составе 10% от ее численности (от 8000); возрастной состав пополнения: 3-годовики — 20%, 4-годовики — 60%, 5-годовики — 20%.

Во втором и третьем кварталах второго года происходит изъятие части (10%) нерестовой популяции. Таким образом, численность популяции становится $(8000+10\%\text{ от }8000)\frac{9}{10}=7920$ экз.

На третий год в первом квартале возраст соответственных возрастных групп увеличивается на 1 год и отмирают 8-годовики. В дальнейшем по этому принципу в связи с заданными параметрами меняются численность, возрастной состав и средний возраст нерестовой популяции.

Во второй, третий и четвертый годы при стабильном и малочисленном пополнении (10%) средний возраст рыб в популяции увеличивается, и при постоянно растущем проценте изъятия (от 10 до 90) резко сокращается ее численность. В последующие годы при постоянном проценте изъятия (90) численность нерестовой популяции продолжает уменьшаться.

С пятого по девятый годы наблюдений, когда созревает пополнение годов с повышенным изъятием, увеличивается относительная численность ежегодного пополнения нерестовой популяции (с 10 до 200%) и изменяется его возрастной состав (средний возраст пополнения уменьшается)

Действие этих двух факторов приводит к изменению возрастного состава и среднего возраста популяции. Средний возраст рыб в популяции уменьшается довольно резко — с 6,09 до 3,75.

В последующие 5 лет (10 — 14-й годы наблюдений) изъятие, пополнение и его возрастной состав стабильны. По мере увелнчения возраста и отмирания старших поколений уменьшается (более постепенно) средний возраст популяции, и с 13-го года возрастной состав популяции стабилизируется. Это означает, что поколения, составлявшие нерестовую популяцию до стабилизации исходных параметров, полностью заменились более молодыми. Соотношения численностей этих последующих поколений полностью диктуются исходными параметрами (считая с десятого года наблюдений). Начиная с девятого года наблюдений, популяция доведена до такого состояния, когда ее регуляторные механизмы перестают реагировать на изменения обеспеченности пищей. Мы не приводим здесь модели, в которой процессы идут в обратном направлении, т. е. смертность снижается, темп роста замедляется, и связанная с ним структура пополнения меняется — пополнение происходит в более позднем возрасте.

В этого типа моделях устранен недостаток первых двух типов моделей: в них включен комплекс регуляторных механизмов (естественно, не все), который делает эти модели еще более близкими к действительности. Рассмотренный тип модели был изучен на электронно-вычислительной машине В. В. Меншуткиным (1965).

Как это хорошо показал еще Г Н. Монастырскнй (1940) на примере северокаспийской воблы, мы можем, зная возрастной состав уловов, темп роста, относительную численность пополнения, легко промоделировать процесс перестройки структуры популяции, а тем самым по биологическим показателям, характеризующим популяцию, оценить и изменения ее численности и биомассы.

Типы нерестовых популяций у рыб и их динамика

Как видно из изложенного выше, по возрастной структуре популяции виды рыб весьма разнообразны. Структура популяций не только различна у разных видов, но иногда существенно различается и у разных популяций в пределах вида. Стадо каждого вида рыб слагается из особей, различных по физиологическому состоянию, в частности по половой зрелости. У большинства рыб популяция состоит из: неполовозрелых рыб; рыб, впервые достигших половой зрелости; рыб, повторно нерестующих, и рыб старых, частично или полностью утративших способность воспроизводства. В пределах каждой из этих групп рыбы в свою очередь находятся на разных этапах развития. Однако соотношение этих отдельных групп особей в популяции, структура каждой из этих групп весьма различны, специфичны в определенных пределах для каждого вида и в то же время могут изменяться в связи с измененнем условий жизни. Как

известно, Монастырский (1949, 1953), анализируя структуру нерестовой части популяции, выделяет три «типа нерестовых популяций».

Первый тип — это популяция, у которой отсутствуют повторно нерестующие и старые, потерявшие способность размножения особи. Все половозрелые рыбы после первого размножения погибают. К этому типу относятся дальневосточные лососи, некоторые бычки. В пределах этого типа существенные различия наблюдаются не только в размерах, при которых рыбы достигают половой зрелости, но и в возрастной структуре впервые созревающих рыб. Бычки (*Aphya, Benthophilus*) достигают половой зрелости все в одном возрасте, а поколения дальневосточных лососей созревают в течение нескольких лет. Так, у кеты обычно нерестовое стадо состоит из рыб в возрасте от 2+ до 7+, у красной от 3+ до 6+, у горбуши от 1+ до 2+ и т. д. Такая разница в структуре половозрелой части популяции связана с различной стабильностью условий размножения. Стадо горбуши почти полностью исчезнет, если погибнут два поколения. Для кеты и других дальневосточных лососей необходимо значительно больше неурожайных лет, чтобы стадо перестало существовать. Как было отмечено мною (Никольский, 1952), условия нереста горбуши действительно значительно стабильнее условий нереста кеты. В то же время рыбы, у которых половая зрелость наступает в более раннем возрасте, могут компенсировать большую гибель половозрелой части стада. Так, по данным Ниве (Neave, 1953), стадо горбуши может выдерживать изъятие более 60% половозрелого стада без сокращения численности потомства, а стадо кеты — около 50%.

Второй тип нерестовой популяции, по Монастырскому (1949, 1953), состоит как из пополнения, т. е. впервые нерестующих рыб, так и рыб повторнонерестующих, а иногда и рыб старых, потерявших способность к размножению. Как указывает Г. Н. Монастырский (1953), ссылаясь на А. А. Махмудбекова (1947), в стаде каспийского пузанка попадаются старые особи размером до 34 *см* в возрасте 10 лет, потерявшие способность воспроизводства. Характерной особенностью этого типа нерестовой популяции является, по Монастырскому, то, что в нерестовом стаде относительная величина пополнения больше остатка. К рыбам этого типа нерестовой популяции относятся каспийские сельди, атлантический лосось и ряд других видов рыб. И в пределах этого типа у разных видов также есть существенные различия в структуре стада и времени полового созревания.

Наконец, третий тип нерестовой популяции, по Монастырскому (1953), характеризуется преобладанием остатка над пополнением. У рыб этой группы, как правило, время полового созревания растянуто, структура остатка часто весьма сложна. Остаток состоит как из рыб, нерестующих каждый год, так и из рыб, пропускающих один или несколько нерестовых сезонов. У некоторых видов рыб (например, многие осетровые) все особи нерестуют не ежегодно. Наконец, у рыб с популяцией этого типа часто довольно большой процент составляют старые рыбы.

Однако еще В. Н. Майский (1953) на примере тюльки и хамсы показал, что у одного и того же вида рыбы в разные годы «тип нерестовой популяции» может быть различным: в одни годы пополнение оказывается больше остатка, в другие наоборот. Так, у хамсы Черного моря впервые нерестующие рыбы составляли в разные годы (с 1952 по 1962) от 26 до 97% от нерестового стада (Павловская, 1963).

Подобная же картина наблюдается у воблы (относимой Монастырским к рыбам с популяцией третьего типа) (табл. 73).

Таким образом, в 1934 и 1935 гг. вобла имела нерестовую популяцию третьего типа, а в 1936 и 1937 гг. — второго. Еще более резкие различия по годам наблюдаются у рыб с более значительными, чем у воблы, колебаниями урожайности поколений.

Ю. Е. Лапин (1961) и Л. С. Иванов (1963) правильно отмечают, что структура популяции весьма динамична; она определяется соотношением пополнения и остатка, которое непрерывно меняется, отражая самую динамику численности стада. Г. Н. Монастырский (1949) правильно указал на видовую специфичность структуры нерестовых популяций у рыб, но неверно принял стабильность границ между выделенными им типами. Несомненно, что границы между намеченными Монастырским типами нерестовых популяций условны. Они условны не только между популяциями второго и третьего, но и первого и второго типов. Так, например, у атлантического лосося известны случаи 100%-ной гибели производителей после нереста.

Таблица 73. Соотношение пополнения и остатка в стаде воблы Северного Каспия за разные годы (по Монастырскому, 1949)

Год улова	Пополнение, %	Остаток, %
1934	37,2	62,8
1935	36,8	63,2
1936	57,8	42,2
1937	60,9	39,1

Кроме того, надо иметь в виду, что биологическая специфика популяции едва ли изменится, будет ли остаток равен 1 или 0%. Из математических моделей, приводимых Ю. Е. Лапиным (1961), видно, что изменение величины пополнения в 5 раз может изменить соотношение пополнения и остатка от 1 : 2 к 5 : 2, а выше мы видели, что относительная численность поколения может меняться у некоторых видов во многие десятки раз. Однако, хотя выделенные Монастырским (1949, 1953) типы нерестовых популяций и условны, несомненно, что структура популяции и характер ее динамики отражают специфику взаимосвязей популяции со средой. Каждая популяция слагается из ряда поколений, которые рождаются, растут, созревают, воспроизводят один или несколько раз в жизни себе подобных, стареют и исчезают из популяции. Отдельные поколения в популяции существуют во взаимодействии друг с другом, они воздействуют друг на друга, влияя на рост особей, ход созревания и смертность. Знать судьбу поколений, слагающих популяцию, необходимо как для понимания структуры популяции и ее изменений, так и для понимания динамики численности в целом.

В. Томпсон (Thompson, 1959) схематически изобразил кривую выживания и созревания одиого поколения у трех биологических групп рыб, различающихся по продолжительности жизни и характеру полового

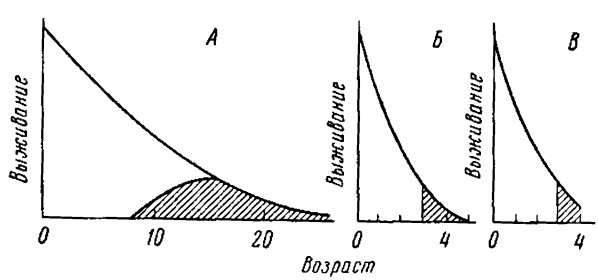


Рис. 39. Кривые выживания длинноцикловых (*А*), короткоцикловых (*Б*) и лососевых (*В*) рыб (по Thompson, 1959)
Штриховкой обозначен период половой зрелости

созревания (рис. 39). Однако в схеме Томпсона выпали такие стороны жизни поколения, как соотношение впервые и повторно нерестующих и старых рыб. На приводимых схемах (рис. 40) «судьбы поколения», составленных в отношении рыбы с длинным жизненным циклом, рыбы с [illegible] повторного [illegible] в л-

но, что в первый период жизни все поколение состоит из неполовозрелых рыб; в следующий период количество неполовозрелых рыб убывает и постепенно или быстро сходит на нет. Поколение далее состоит только из зрелых рыб, к которым к концу жизни поколения все в большем

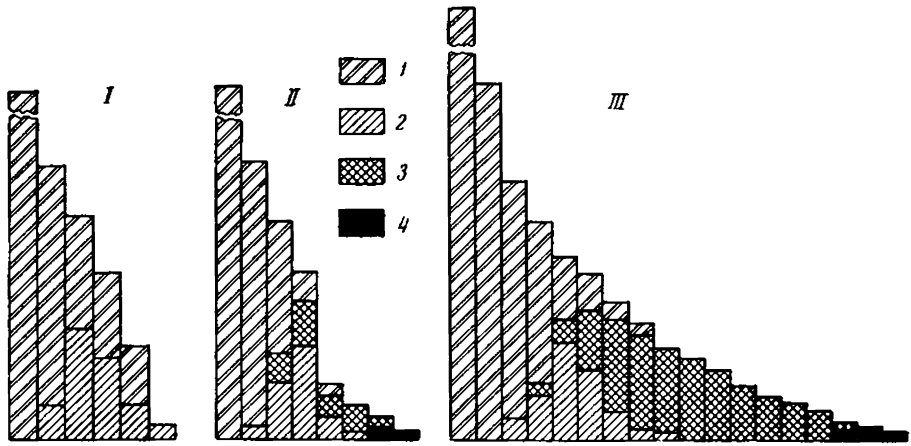


Рис. 40. Судьбы поколений у рыб с разной структурой стада

I — динамика численности и созревания поколения рыб без повторного нереста; *II* — динамика численности, созревания и старения поколения рыбы с повторным нерестом, находящегося при высокой обеспеченности пищей; *III* — динамика численности созревания и старения поколения рыбы с повторным нерестом, находящегося в условиях низкой обеспеченности пищей;

1 — неполовозрелые рыбы; *2* — созревшие; *3* — повторно нерестующие; *4* — старые

количестве у рыб с повторным нерестом примешиваются и старые особи. Одновременно с ростом особей, созреванием поколения и его старением идет и его убыль. Ход кривых на схемах Томпсона отражает этот процесс. Однако судьбы поколений в пределах даже одной и той же популяции могут быть весьма различными. Во взаимодействии с внешними условиями регуляторные механизмы, действующие у популяций рыб, изменяют не только величину пополнения, но и соотношение отдельных групп в пределах половозрелой части стада. В некоторых крайних случаях изображенные на рис. 40 второй и третий случаи «жизни поколения» могут быть свойственны разным поколениям одной и той же популяции.

Схема вторая отражает случай, когда поколение живет при высокой обеспеченности пищей, рано созревает и раньше достигает старости.

Третья схема характеризует поколение, находящееся в менее благоприятных условиях обеспеченности пищей, позднее созревающее, но обладающее большей продолжительностью жизни.

Если численность поколения с момента откладки икры до гибели последней особи непрерывно убывает, то биомасса поколения, как правило, изменяется несколько иначе, и максимальная биомасса приходится на более старшие возрасты, различные у разных видов рыб. Попытаемся на примере салаки, корюшки и судака проследить динамику численности и биомассы отдельных поколений (рис. 41—43).

У салаки *Clupea harengus membras* (L.) Финского залива (рис. 41) наибольшая биомасса приходится на первую возрастную группу (1+).

График динамики численности и биомассы одного поколения корюшки Кандалакшского залива (поколение 1958 г.) показывает, что, если

численность из года в год падает (смертность от третьего к четвертому году 38%, от четвертого к пятому году 98%), то биомасса популяции от третьего к четвертому году увеличивается почти на 25% и только потом резко снижается (рис. 42).

У судака *Lucioperca lucioperca* (L.) оз. Ильмень (Тюрин, 1963) биомасса и численность меняются различно в разные годы в связи с разной

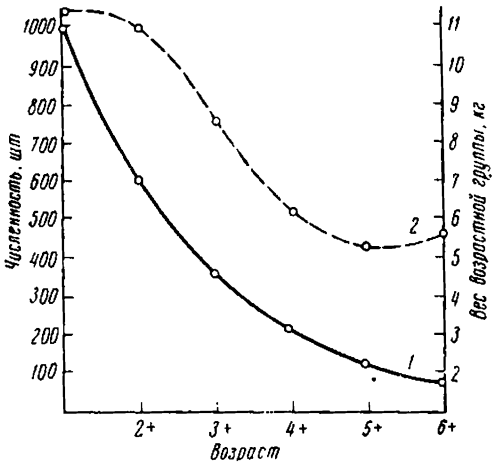


Рис. 41. Численность (*1*) и биомасса (*2*) салаки Финского залива в последовательные годы жизни (по Тюрину, 1963)

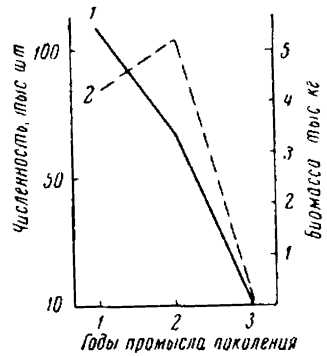


Рис. 42. Численность (*1*) и биомасса (*2*) поколения корюшки 1958 г. рождения в последовательные годы промысла, Кандалакшский залив Белого моря (по материалам Т. Н. Белянинной)

плотностью популяции и темпом роста (рис. 43). В 1936 г., когда промысел был весьма интенсивным и судак рос быстро, максимальная биомасса возрастной группы приходилась на рыб в возрасте 7+. В 1946 г., после частичного запуска в годы войны, темп роста рыб сильно замедлился и максимальная биомасса переместилась на возрастную группу 8+.

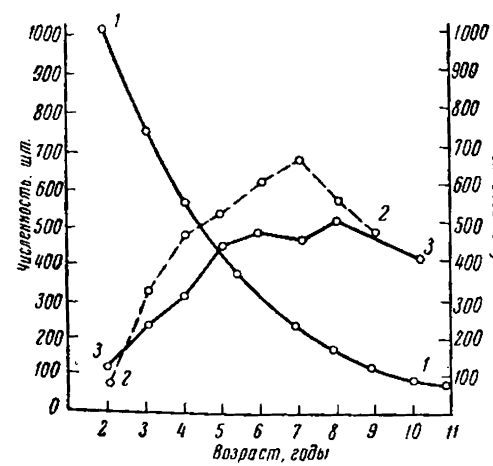


Рис. 43. Численность и биомасса судака оз. Ильмень в последовательные годы жизни (по Тюрину, 1963)
1 — численность; *2* — биомасса за 1936 г. *3* — биомасса за 1946 г.

Мы рассмотрели три типа весовой структуры популяции: 1) салаки Финского залива, у которой максимальная биомасса приходится на первую возрастную группу; 2) корюшки, у которой максимальная биомасса приходится на третий год жизни, и, наконец, 3) судака, у которого максимальная биомасса приходится на рыб в возрасте 7+, 8+. Таким образом, весовая структура популяции, обладая видовой специфичностью, меняется в известных пределах в связи с изменением условий жизни. Структура популяции — это как бы наложенные одно и другое поколения,

число которых равно предельному числу лет, которого достигает рыба. Динамика численности, роста, созревания и старения особей в поколениях и определяет структуру популяции. Структура популяции — это, как мы говорили, видовое приспособительное свойство, отражающее характер взаимодействия популяции и ее среды.

На изменения условий жизни популяция приспособительно реагирует изменением структуры и воспроизводительной способности. При улучшении обеспеченности пищей темп воспроизводства популяции возрастает, при ухудшении замедляется.

Прежде чем перейти к рассмотрению приспособительного механизма саморегуляции структуры популяции, необходимо еще раз рассмотреть, приспособлением к чему она является.

Характер приспособительного значения возрастной структуры популяции

Многовозрастная структура стада обеспечивает виду широкий спектр питания, т. е. более устойчивую кормовую базу; если это связано с малыми колебаниями урожайности по годам, как, например, у осетровых или палтуса, то это указывает на относительную стабильность обеспеченности пищей. Если у вида наблюдаются значительные колебания мощности поколений, как, например, у атлантическо-скандинавских сельдей и арктической трески, то это указывает на лабильность обеспеченности пищей и, в частности, у трески и сельди в первую очередь на лабильность кормового ареала и продолжительности сезона нагула. Нерестовое стадо рыб с длинным жизненным циклом состоит из большого числа возрастных групп, причем многовозрастным является не только остаток — повторнонерестующие особи,— но и пополнение. Достаточно напомнить хотя бы, что у трески пополнение состоит из 7—10 возрастных групп, у каспийского леща из 5—6 и т. д. Это обеспечивает, с одной стороны, сглаживание вступления мощных поколений в нерестовое стадо, а с другой,— то, что ежегодное пополнение составляет относительно небольшой процент от всей популяции и обеспечивает определенную стабильность общей численности стада. Большинство рыб с длинным жизненным циклом обычно достигает половой зрелости относительно поздно — не на первых годах жизни. У многих рыб, например осетровых и некоторых других (аральский усач), размножение и по достижении половой зрелости происходит не каждый год, причем иногда промежутки между последующими нерестами могут быть довольно длительными. У осетровых перерывы между икрометанием бывают от 4 до 7 лет и более. Это отмечено как у европейских, так и у американских видов (Roussow, 1957). Замедленный и относительно мало лабильный темп воспроизводства у популяций с продолжительной жизнью рыб и многовозрастной структурой обычно связан с хорошей защищенностью от врагов у взрослых рыб, а тем самым относительно малой и не лабильной смертностью на старших возрастах. Популяции с большой продолжительностью жизни особей и сложной возрастной структурой выдерживают относительно невысокий процент изъятия от половозрелого стада.

Рыбы с простой структурой популяции, состоящей из небольшого числа возрастных групп, и рано созревающие приспособлены к быстрому изменению своей численности. Виды с подобной структурой популяции существуют обычно в условиях лабильной кормовой базы и воздействия хищников. Численность их популяции может очень сильно меняться из года в год. Она быстро сокращается при неблагоприятных условиях и увеличивается при благоприятных. Если рыбы с коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью приспособлены к высокой и лабиль-

ным условиям размножения, чем рыбы со сложной структурой популяции. Неурожай поколения одного года сразу же резко сказывается на численности популяций рыб с коротким жизненным циклом и значительно слабее влияет на численность популяций рыб с длинным жизненным циклом. Естественно, что и созревание пополнения у рыб с коротким жизненным циклом происходит дружнее, а тем самым и колебания урожайности на величину нерестового стада сказываются сильнее. Как уже говорилось выше, структура популяции может претерпевать иногда весьма существенные изменения. Изменения, происходящие в структуре отдельных популяций вида и темпе их воспроизводства, не есть случайно возникшие в результате внешних влияний отклонения; они являются результатом приспособительного ответа популяции на изменение условий жизни. У рыб, как и у других организмов, вырабатываются приспособления, благодаря которым при повышении обеспеченности пищей численность популяции увеличивается быстрее, а при ухудшении обеспеченности пищей, в том числе и в результате увеличения плотности популяций, темп воспроизводства замедляется или численность популяции сокращается иными путями.

Вырабатывающиеся у рыб механизмы, приводящие к изменениям структуры популяции, весьма разнообразны. Основные из них следующие:

1) изменение скорости роста и времени полового созревания;

2) изменение амплитуды размеров и возрастного состава впервые созревающих особей, т. е. структуры пополнения;

3) изменение продолжительности жизни половозрелых особей;

4) изменение амплитуды вариации размеров откладываемой икры.

Таковы, как нам представляется, основные формы приспособлений возрастной структуры популяции, направленные на обеспечение известной сбалансированности численности и биомассы популяции с обеспеченностью пищей. Характер действия регуляторных механизмов, обеспечивающих изменение темпа воспроизводства, различен, но общим для них является то, что они действуют в большинстве случаев через изменение обмена веществ. Однако само собой понятно, что эти приспособления действуют не по воле организма, а что имеется достаточно хорошо отработанная автоматическая регуляция, механизм которой во многих случаях сейчас достаточно ясен, но в некоторых он подлежит еще дальнейшему изучению. Однако регуляторные механизмы, обеспечивающие перестройку структуры популяции и ее воспроизводительных свойств, «работают» не бесконечно, а в определенных, часто довольно ограниченных пределах. Эти пределы определяются тем, к каким условиям жизни приспособлен вид. Стенобионтные виды, приспособленные к относительно стабильной обеспеченности пищей и малым колебаниям численности стада, обладают малой амплитудой регуляторных приспособлений; у видов же, приспособленных к бо́льшим колебаниям численности популяции и обеспеченности пищей, и амплитуда регуляторных приспособлений соответственно шире.

Обычный случай нарушения действия регуляторных механизмов — это когда изменения численности популяции перестают отражаться на темпе роста и времени полового созревания особей. Популяция оказывается как бы переобеспеченной пищей, и только иногда изменения продолжительности сезона нагула могут повлиять на рост особей. Подобное явление может произойти или в случае, когда резко ухудшаются условия воспроизводства, или когда резко улучшается кормовая база для взрослых особей, а смертность молоди останется на прежнем уровне, или, наконец, когда резко возрастает интенсивность смертности половозрелой части стада. Подобный случай описан нами у норвежской сельди [illegible] состояние, когда темп роста не меняется в связи с из-

менениями численности стада, сложилось у норвежской сельди, видимо, довольно давно, и, возможно, основной причиной этому было резкое улучшение обеспеченности пищей в результате сокращения стада усатых китов, поедавших те же корма, что и взрослая сельдь (Никольский и Белянина, 1959).

Как мы отмечали выше, у осенней кеты Амура до 1950 г. четко действовали регуляторные механизмы, приводившие к изменению структуры популяции в связи с изменением численности стада. Однако в связи с развитием интенсивного морского японского промысла лососей за последние годы такая четкая связь плотности популяции и качественных показателей стада оказалась нарушенной (Крыхтин и Смирнов, 1962). Сходная картина наблюдается, видимо, в стаде нерки Бристольского залива (Матиссен, 1962).

Это же отмечено и у некоторых других рыб, изменения численности которых не отражаются на изменениях темпа роста.

Соотношение полов в популяции

Соотношение полов в нерестовом стаде, характер распределения особей разного пола по размерным и возрастным группам, изменения соотношения полов в процессе размножения различны у разных видов рыб и отражают специфику взаимосвязей популяции данного вида со средой. Половая структура популяции вида — такое же его приспособительное свойство, как и все другие признаки и свойства вида. На изменение условий жизни — обеспеченности пищей в широком понимании популяция закономерно отвечает изменением половой структуры, что вызывает соответствующие изменения в темпе воспроизводства стада и в качестве воспроизводимого потомства (Макеева и Никольский, 1965).

У многих видов соотношение полов в нерестовой популяции близко к равному. Это отмечается у видов рыб, принадлежащих к разным группам, в частности у калуги и осетра Амура (Солдатов, 1915), сига Сямозера (Титова, 1962), воблы Северного Каспия (Монастырский, 1940), воблы и леща Терека (Демин, 1962), язя Снбири (Соловьева, 1960), сибирского ельца (Зыков, 1951), *Mystus gulio* (Ham.) (Pantulu, 1961), сайды Баренцева моря (Миронова, 1961), морских окуней в период спаривания (Freund, 1961) и многих других. Однако соотношения полов у рыб могут быть и самыми разнообразными: у одних видов постоянно преобладают самцы или самки, у других встречаются популяции, представленные только самками, например у серебряного карася и некоторых *Poecilidae*, некоторым видам свойствен гермафродитизм, например многим спаровым.

Соотношение полов различно и у рыб разного размера и возраста в пределах одной нерестовой популяции. Не остается оно постоянным и в различных частях ареала вида.

Часто самки преобладают у рыб с низкой плодовитостью, у которых самцы охраняют икру нескольких самок. Самцы бычка-бубыря, например, крупнее самок, но количество их намного меньше (16 и даже 13%) (Коблицкая, 1961). Самки преобладают у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pall.) (Костюченко, 1961) и у других бычков. У колюшки Белого моря примерно на две самки приходится один самец (Вебель, 1934; Г. Гурвич, 1938; Абдельмалек, 1963). Больше самок наблюдается также у рыб, у которых самцы нерестуют порционно, а самки единовременно, отчего самцы могут участвовать в нересте с несколькими самками, как, например, у малого желтого горбыля (Лю Сяо-шунь, 1962), чукучана (Rog, 1962), у пескаря в Москве-реке (Никольский и Пикулева, 1958) и т. д. Постоянное преобладание самок может быть у морских пелагофильных рыб. Самки таких рыб откладывают икру в воду, насы-

щенную молоками, и икра, всплывая через толщу молок, оплодотворяется. Очевидно, с таким способом оплодотворения икры связаны малое количество самцов и постоянное преобладание самок у черноморского мерланга (Бурдак, 1956; Пробатов и Уральская, 1957), у морского дракона.

Сложная закономерность в динамике соотношения полов наблюдается у серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch). У популяции серебряного карася, населяющего водоемы Китая и Японии, соотношение полов, видимо, обычно близко к 1 : 1. В бассейне Амура по пробам, взятым в разных районах, самцов у карася в среднем было 32,5% и самок 67,5%. В различных пробах из бассейна Амура количество самцов колеблется от 7 до 57%, но бессамцовых популяций в Амуре не обнаружено (Никольский, 1956а). На Урале, в Северном Казахстане и Европейской части СССР серебряный карась существует обычно в виде бессамцовых популяций. Очевидно, бессамцовость здесь служит показателем хорошего состояния популяции серебряного карася, поскольку по мере ухудшения условий жизни у него в популяциях появляются самцы. Так, по данным А. И. Горюновой (1962), в оз. Джаксыкуль в медленнорастущей части популяции серебряного карася появились самцы. Количество их из года в год возрастало: в 1955 г. их было 2%, в 1956 г. уже 7,76%. На нерестилищах количество самцов достигает 15—20%. Аналогичные данные о водах Румынии сообщают Бушница и Кристиан (Bușniță a. Cristian, 1958) быстрорастущая популяция состоит только из самок, у мелкой формы есть и самцы, количество которых колеблется от 4,2 до 26,1%. В водоемах Белоруссии, по Е. П. Леоненко (1960), самцы также имеются у медленно растущей части стада. В бессамцовых популяциях осеменение икры серебряного карася осуществляется обычно самцами других видов, часто не близкородственных.

Приспособительное значение бессамцовых популяций серебряного карася, по мнению К. А. Головинской и Д. Д. Ромашова (1947), заключается в том, что популяция может существовать и в очень неблагоприятных условиях и быстро восстанавливается единичными особями. Однако возможно, что бессамцовость популяции свидетельствует в известной степени о благоприятном состоянии популяции и является приспособлением, обеспечивающим увеличение численности. В плохих условиях, когда возрастает диапазон изменчивости, у серебряного карася возникают быстрорастущие и тугорослые формы и среди последних появляются самцы. Чисто самочьи популяции в природных водоемах, кроме карася, известны у *Mollienesia formosa* (Agassiz), обитающей в водах северо-восточной Мексики и Техаса (Hubbs a. Hubbs, 1932) и у *Poeciliopsis lucida, P occidentalis* (Baird a. Girard), воспроизводящих только самок (Miller a. Schultz, 1959; Schultz, 1961). Эти однополые чисто самочьи популяции, живущие в естественной обстановке, обладают повышенной плодовитостью, что дает им преимущества перед двуполыми видами, вместе с которыми они обитают.

Размерно-половая структура популяции

Если общее соотношение полов в популяции многих видов рыб и близко к 1 : 1, то в разных возрастных и размерных группах оно весьма различно. Самцы обычно преобладают в младших возрастных группах. Это связано с тем, что они созревают раньше самок, раньше вступают в состав нерестового стада и обладают меньшей продолжительностью жизни. Так, например, у камбалы *Platessa platessa* (L.) Северного моря (Hefford, 1903, цит. по Wimpenny, 1953) количество самцов в 2-летнем возрасте достигает 63%, затем оно постепенно уменьшается, составляя у 5—6-летних рыб 50—51%, а у 9-летних только 13%. У речной камба-

лы Южной Балтики (Cieglewicz a. Mulicki, 1938) наблюдается то же: средн рыб 8-летнего возраста самцов только 20,4%, а среди 3-леток их до 83,4%. У речной камбалы восточной части Балтийского моря, по наблюдениям М. И. Шатуновского (1963), в младших возрастных группах преобладают самцы, в старших — самки. Самцы преобладают в младших возрастных группах, а самки в старших также у обыкновенного карася. Среди 3-летних карасей длиной 50—80 *мм* преобладают самцы, а рыбы длиной более 80 *мм* и в возрасте 4—5 лет представлены исключительно самками (Григораш и Спановская, 1962). У большого желтого горбыля *Pseudosciaena crocea* самцов больше среди рыб длиной менее 28 *см*; в группе рыб длиной 28—36 *см* соотношение полов равно 1 1; у рыб крупнее 36 *см* больше самок (Чэнь Жу-феиь и др., 1962). То же отмечено и у многих других рыб.

Однако преобладание мелких самцов в нерестовой популяции свойственно далеко не всем видам рыб. У многих рыб, например сомов (*Silurus* Siluridae, *Glyptosternum* Sisoridae), наоборот, самки мельче самцов и их процент выше среди мелких рыб в нерестовой популяции.

По характеру соотношения полов среди особей разных размеров Д. Ф. Замахаев (1959) выделяет три группы рыб. У первой группы, в качестве примера которой Замахаев приводит океаническую сельдь и арктическую треску, не наблюдается заметной разницы в темпе роста, возрасте полового созревания и продолжительности жизни самцов и самок. Подобный тип соотношения полов при пространственной разобщенности нерестилищ рыб разного размера обеспечивает сохранение необходимого соотношения полов во всех размерных группах и успешное оссменение икры самок всех размеров и возрастов. Второй тип соотношения полов с размерами и возрастом характерен для очень многих видов рыб — осетровых, большинства карповых, многих лососевидных (сиги), окуневых, камбал и др. У рыб с таким типом соотношения полов самцы становятся половозрелыми раньше самок и обычно раньше умирают. В связи с этим среди мелких молодых половозрелых рыб преобладают самцы, а среди крупных — самки (рис. 44 и 45) Преобладание самок среди крупных рыб наблюдается и у рыб в пределах одной возрастной

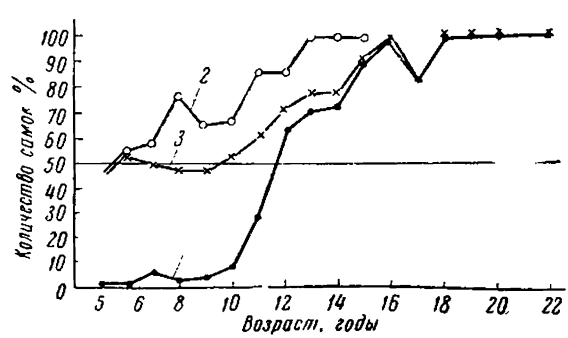


Рис. 44 Соотношение полов по возрастам у баренцевоморской камбалы (Канинская банка, 1935 и 1936 гг.) (по Замахаеву, 1959)

ловозрелые (18% самок); неполовозрелые (62% самок); смешанная популяция (52% самок)

группы. Подобная структура популяции, когда самки оказываются крупнее самцов, обеспечивает большую плодовитость стада, поскольку крупные рыбы откладывают больше икринок. В то же время это обеспечивает вследствие более мелких размеров самцов большую — при одной и той же кормовой базе — численность популяции при сохранении ее воспроизводительной способности. У большинства видов этой группы при нересте с более крупными самками нерестуют несколько более мелких самцов. Исключение в этом отношении представляют проходные сельди. Как показал Замахаев (1959), на нерестилищах черноспинки *Caspia-*

losa kessleri (Grimm), расположенных в русле реки на течении, размерный состав самцов и самок оказывается более или менее сходным. Это, по мнению Замахаева, связано с необходимостью обладать сходными гидродинамическими свойствами (иногда, видимо, самцы, вынужденные дольше держаться на нерестилищах, должны быть сильнее самок).

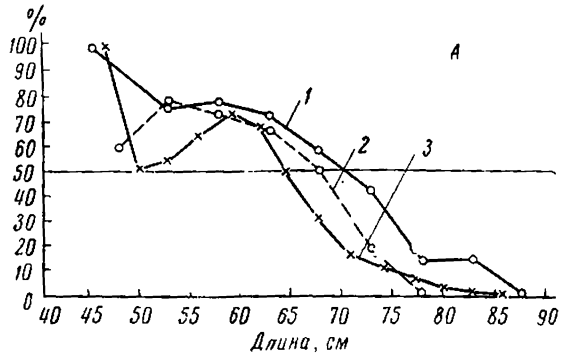


Рис. 45. Размерно-половые соотношения дальневосточных лососей (осенняя кета, р. Амур) (по Замахаеву, 1959)

1 — 2117 экз.; 43% самок, 1907—1908 гг. (по Солдатову, 1915); *2* — 1124 экз., 63,5% самок, 1937 г. (по Солдатову, 1915); *3* — 13 384 экз.; 56% самок, 1940—1942 гг. (по Смирнову, 1947)

Третья группа рыб, выделяемая Замахаевым,— это виды, у которых самцы крупнее самок, и они преобладают среди рыб более крупных размеров. Иногда при этом бывает, что по возрасту соотношение полов оказывается обратным. Это наблюдается, например, у горбуши (*Oncorhynchus nerka* Walb.). Самцы бывают крупнее и старше самок обычно у тех видов рыб, у которых самцы охраняют икру. Это отмечено у сомов, губанов, бычков и некоторых других рыб. У проходных лососей большие размеры самцов, видимо, связаны с необходимостью преодоления ими бо́льших скоростей течения за более длительное время (один самец нерестует с несколькими самками)

Конечно, выделенные Замахаевым (1959) три типа размерно-половых соотношений у рыб связаны между собой всей гаммой переходов. В некоторых случаях, как это отмечает в отношении сельди и сам Замахаев (1959), у одних популяций этого вида соотношение полов первого типа, у других — ближе ко второму. То же самое, видимо, наблюдается и у трески. Однако несомненно, что намеченные Замахаевым типы отражают определенные формы связей популяции со средой.

Роль карликовых самцов

У многих рыб наряду с крупными самцами, иногда по размерам превышающими самок, в популяции есть и так называемые карликовые самцы, например у лососей. Иногда самцы бывают представлены только карликовыми формами, например у глубоководных удильщиков.

У многих проходных рыб в мигрирующей части популяции процент самок бывает много выше процента самцов; это отмечено у многих лососевых, гольцов рода *Salvelinus* и аральского усача *Barbus brachycephalus* Kessl. В ходовых косяках семги очень часто преобладают самки (Берг, 1935; Азбелев и Лагунов, 1958). В некоторые годы количество самок достигает 80%. В Печоре самки составляют в иные годы 76% уловов семги, причем в верхних участках реки проходных самок может быть еще больше. На нерестилищах верховьев Печоры проходных самцов почти не бывает и в осеменении икры крупных проходных самок участвуют главным образом карликовые самцы. На нерестилищах, расположенных ниже по течению, процент проходных самцов становится все выше (Никольский, Громчевская, Морозова и Пикулева, 1947). Преоб-

ладают самки в уловах лосося и в бассейнах оз. Кросс в Канаде (W
ner, 1962)

Соотношение самцов и самок лососей при проходе через счетное оружение на р. Экз (Девоншир) равно 1 1,5 (Allan, Swain a. Bulle 1960). Отмечаемый в литературе избыток самок лососей на нерестил щах — это обычно кажущееся явление и зависит оно от того, что не вс да принимаются во внимание карликовые самцы. Численность карли вых самцов может колебаться в зависимости от различных экологич ских условий размножения в разных реках (Европейцева, 1962). П искусственном выращивании молоди куринского лосося 28—30% мол ди составляют карликовые самцы (Протасов и Козлова, 1957). В пери массового ската молоди балтийского лосося примерно 1/4 часть моло составляют карликовые самцы (Галкин, 1961) У мальмы *Salvelinus alp nus* на Камчатке существует обратная корреляция между численность карликовых и проходных самцов (Савваитова, 1960) У видов лосос как Salmo, так и Oncorhynchus карликовые самцы, постоянно живущ в реках, вполне обеспечивают успешное осеменение икры крупных с мок. На рыбоводных заводах их сперма может заменить сперму пр ходных самцов.

Иногда популяция бывает представлена двумя группами рыб обое пола — карликовыми самцами и самками и крупными проходными са цами и самками. Так, например, у черноморского лосося в р. Черно по данным Г П. Барача (1952), среди проходных рыб 85% самок и 15 самцов, а в жилой популяции 76% самцов и 24% самок. Позднее, именно: в 1955 г среди проходных рыб этой реки самцов было 10% самок 90%, а среди жилых — самцов 95% и самок 5% (Паиов, 1958, Нерест у жилых и проходных рыб происходит совместно, и у молоди речной период жизни соотношение полов близко к 1 1. Проходные сам цы лосося после нереста обычно гибнут, видимо, в большем процент чем карликовые, которые нерестуют не одии раз в жизни.

В случае сокращения численности стада проходного лосося и улуч шения вследствие этого питания молоди в реке процент самок в жило популяции возрастает.

У губанов *Crenilabrus ocellatus* Forsk., *C. quinquemaculatus* Risso кроме крупных самцов, которые осеменяют икру и охраняют после от кладки икры гнездо, есть еще мелкие самцы, которые участвуют в осе менении откладываемой в гнезде икры, но гнездо не охраняют (Soljan 1930). Сильнее всего размеры самцов и самок, как известно, различают ся у глубоководных удильщиков (подотр. Ceratioidei) и у некоторы Stomiatoidei (Берг, 1937)

Гермафродитизм

У многих рыб имеется закономерный гермафродитизм. В настояще время постоянные гермафродиты известны у представителей четыре семейств: Serranidae, Sparidae, Maenidae и Centracanthidae; все мор ские рыбы, главным образом тропических и субтропических широт.

Истинные гермафродиты подразделяются на: а) функциональных или синхронных, и б) нефункциональных. У рыб первой группы в гона дах различается яичниковая и семенниковая части, и в гонадах одно временно могут находиться как зрелые яйца, так и сперма. Самооплодотворения, как правило, у этих рыб не происходит, хотя у некоторы видов оно возможно. Так, Кларк (Clark, 1959) отмечает, что изолиро ванные в аквариуме особи функционального гермафродита *Seranellu subligarius* откладывают оплодотворенную икру. Л. П. Салехова (1962 проводила оплодотворение икры каменного окуня *Serranus scriba* L

мально, хотя лучшая выживаемость бывает при перекрестном оплодотворении. Однако в природных условиях, вероятно, самооплодотворения не происходит, и каждая особь выполняет поочередно то функцию самки, то функцию самца.

К группе синхронных гермафродитов принадлежат многие виды п/сем. Serraninae (сем. Serranidae), как *Hypoplectrus unicolor* (Walb.), *Prionodes phoebe* (Poey), *P. tabacarius* (Cuvier a. Valenc.), *P tigrinus* (Bloch) (Smith, 1959).

У рыб, принадлежащих к группе нефункциональных гермафродитов, в гонаде также различаются яичниковая и семенниковая части, однако, в отличие от функциональных, у нефункциональных гермафродитов обе части одновременно не функционируют. У одних видов рыб в молодом возрасте наибольшего развития достигает яичниковая часть, а семенная остается неактивной. Такие особи функционируют как самки. По прошествии одного или нескольких икрометаний яичник у них подвергается редукции, овоциты резорбируются. семенник развивается. Такое явление смены полов носит название протогинии. Протогиния встречается у рыб. сем. Serranidae, п/сем. Epinephelinae — *Epinephelus guttatus* (L.) *E. striatus* (Bloch), *Mycteroperca bonaci, M. tigris* (Cuvier a. Valenc) (Smith, 1959), сем. Maenidae — *Pagellus erythrinus* (Zei a. Zupanović, 1961), сем. Sparidae — *Diplodus annularis, D. sargus* (L.) и др. (D'Ancona, 1950), *Taius tumifrons* (Aoyama, 1955), у представителя сем. Centracanthidae — *Spicara maena* (Reinboth, 1962)

У других видов наблюдается иная закономерность. В младших возрастах они функционируют как самцы, а в старших как самки. Такая смена полов носит название протандрии. Протандрия наблюдалась у рыб сем. Sparidae — *Diplodus sargus, Pagellus mormyrus* (D'Ancona, 1950), *Diplodus annularis* (Салехова, 1961; Reinboth, 1962)

По данным Л. П. Салеховой (1961), в популяции *Diplodus annularis* есть как раздельнополые особи, так и гермафродиты, причем процент гермафродитных особей уменьшается с возрастом. Так, среди 4-летних рыб самок 60%, самцов 20% и гермафродитов 20%, а среди 6-летних гермафродитов всего 3%.

Третий тип потенциального гермафродитизма известен у рыб сем. Labridae (Bacci a. Razzauti, 1957; Reinboth, 1961, 1962; Okada, 1962; Sordi, 1961, 1962) и у одного представителя отр. Symbranchiformes (Lin, 1944; Liem, 1963) Рыбы этой группы в младших возрастах имеют яичник и функционируют как самки, затем у них происходит реверсия пола, и на старших возрастах рыбы представлены только самцами. Здесь также наблюдается протогиния, но, в отличие от протогинии нефункциональных гермафродитов, у рыб с потенциальным гермафродитизмом в гонаде самки нет выраженной семенниковой части. Средн овоцитов есть лишь недифференцированные половые клетки — гонии, дальнейшее развитие которых и образует семенник взамен яичника.

У *Coris julis* Günth. наблюдаются краткая фаза смены пола и длительные периоды пребывания самками или самцами. Превращение пола у этого вида связано с изменением окраски, отчего молодых рыб *Coris julis*, находившихся в периоде женского развития, принимали раньше за другой вид — *Coris giofredi* Risso. *Monopterus albus* (Zuiev) обитает на рисовых полях юго-восточной Азии и Малайского архипелага. У этого вида молодые особи функционируют как самки, старые как самцы. Общее соотношение полов: 3 самки на 1 самца.

Биологический смысл закономерного гермафродитизма не всегда еще ясен. Протогиния и соотношение полов, сдвинутое в сторону преобладания самок на младших возрастах, видимо, есть приспособление для увеличения скорости воспроизводства в крайне неблагоприятных условиях. Так, *Monopterus albus* обладает коротким периодом размножения,

и он сумел приспособиться крайне нестабильным условиям жизни н рисовых полях. После сухого периода популяция быстро восстанавли вается благодаря тому, что все кормовые ресурсы используются в пер вую очередь для обеспечения жизни особей, функционирующих как сам ки; это приводит к повышению численности популяции. Пережившн неблагоприятный период особи становятся самцами. Эти рыбы крупнее они продуцируют больше спермы и способны нерестовать с несколькими самками.

Таким образом, протогиния — приспособление, обеспечивающее уве личение численности популяции путем использования кормовых ресурсов водоема особями, функционирующими как самки. Протогиния, очевид но, присуща видам, живущим в таких водоемах или частях водоемов, где наблюдаются нестабильные условия и где ограничена кормовая база

Протандрия встречается несколько реже. Она, очевидно, связана тем, что более мелкие особи, функционирующие как самцы, в состоянии обеспечить успешное осеменение икры, а более крупные особи, становя щиеся самками, повышают плодовитость популяции.

В случае синхроинных гермафродитов обеспечивается возможность восстановления популяции даже при сохранении единичных особей.

Строгое распределение гермафродитных видов по указанным груп пам гермафродитов не всегда возможно. Детальное изучение развития гонад в течение нескольких лет на одном поколении морского карася *Diplodus annularis*, проведенное Л. П. Салеховой (1961), показало, что у этого вида встречаются и раздельнополые особи, и функциональные гермафродиты, и наблюдается протандрия. Таким образом, диапазон половых изменений у этого вида гораздо шире, чем указывали ранее другие исследователи. У старых рыб в связи с угасанием половой функции также может наблюдаться реверсия пола, что было отмечено у самок гольяна, карпов, речной камбалы (Анисимова, 1956, 1956а; Bullough, 1940; Микельсаар, 1958; наблюдения А. П. Макеевой).

Изменения соотношения полов во время нагула, нерестового хода и на нерестилищах

Если в половозрелой части стада соотношение полов у большинства рыб обычно близко один к одному, то во время нагула, нерестовой миграции и в процессе нереста это соотношение может сильно меняться. Разная экология питания самцов и самок приводит у ряда рыб в период нагула к обособлению кормящихся косяков самцов от косяков самок. Это отмечено у ряда видов рыб, например, у черноморского катрана *Acanthias acanthias* (L.) (Пробатов, 1957). То же А. Н. Петкевич (1952) отмечает у обского осетра, объясняя это тем, что самцы раньше самок достигают половой зрелости, и перерывы между нерестами у них короче, чем у самок; это позволяет самцам держаться вблизи нерестилищ. Очевидно также, что кормовая база верховьев Оби ограничена и недостаточна для роста и созревания самок, отчего они и вынуждены скатываться в низовья реки.

Преобладание самок над самцами у храмули в Тедженском водохранилище в нагульное время отмечает Ф. Д. Мухамедиева (1962). Очень четкая обособленность самцов от самок в отдельные периоды нагула наблюдается у морских окуней как Северной Атлантики (Сорокин, 1963), так и северной части Тихого океана (Моисеев и Паракецов, 1961).

В процессе нерестового хода соотношение полов у рыб закономерно меняется. Как правило, в начале хода бывает больше самцов, затем соотношение полов может быть близким к 1 1, в конце хода бывает больше самок. Такое соотношение полов во время нерестового хода наблюдается у разных видов рыб.

на нерестилищах половой состав изменяется с течением нереста. Некоторое преобладание самцов на нерестилищах у многих рыб связано с тем, что самцы дольше задерживаются на нерестилищах и нерестуют обычно не с одной самкой (Анухина, 1962; Романычева, 1962, и др.). Это иногда происходит благодаря тому, что самцы отдают зрелую сперму постепенно (Монастырский, 1940; Буцкая, 1955, 1959; Смирнов, 1958; Персов и Сакун, 1962). Самки, как правило, быстрее скатываются с нерестилищ и меньше истощаются. Это также можно рассматривать как приспособление, способствующее сохранению самок и создающее возможность более скорого восстановления их гонад, что в конечном итоге приводит к увеличению численности вида.

Интересные закономерности в соотношении полов на нерестилищах иссыккульского чебачка (*Leuciscus bergi* Kasch.) отметил А. Ф. Турдаков (1962). У чебачка наблюдается большое преобладание самцов над самками (8—24 : 1) Самки чебачка нерестуют единовременно, а самцы порционно, выделяя за один раз небольшое количество жидкой спермы (от 0,01 до 0,21 *см*^{3}). Увеличение количества самцов автор рассматривает как приспособление к компенсации невысокой индивидуальной плодовитости самцов.

В Волге (Замахаев, 1954) сначала идут более крупные особи *Caspialosa kessleri* (Grimm) с относительно бо́льшим количеством самцов в одноразмерных группах. Затем размеры ходовой сельди уменьшаются, но относительное количество самок в одноразмерных группах увеличивается. Самки движутся медленнее самцов и дольше задерживаются в нижних участках реки. В результате такой задержки самок половой состав косяков сельдей почти не изменяется. Биологическую целесообразность такого изменения соотношения полов у сельди в реке Д. Ф. Замахаев видит в более равномерном использовании ареала размножения.

Приспособительное значение изменений соотношений полов и механизмы регуляции половой структуры популяции

Поскольку половая структура популяции имеет очень важное значение в воспроизводстве стада, то естественно, что у рыб, как и у других животных, вырабатываются механизмы регуляции полового состава стада в связи с меняющимися условиями жизни, в первую очередь с изменениями обеспеченности пищей. Так как обеспеченность пищей особей тесно связана с численностью кормящейся популяции, то естественно, что изменения численности должны отражаться определенным образом на соотношении полов в популяции, меняя ее воспроизводительную способность.

В настоящее время накоплен уже большой материал, говорящий о связи изменений соотношения полов и численности популяции у рыб и круглоротых. Так, у ручьевой миноги *Lampetra planeri* (Bloch) в реках Англии, по данным Хардисти (Hardisty, 1954), процент самок в популяции, как видно из приводимых автором цифр, в р. Иео (Jeo, Англия), определяется общей численностью популяции и он тем ниже, чем выше численность популяции. Последующие наблюдения Хардисти (1960) еще с большей четкостью показали, что, чем больше численность популяции ручьевой миноги, тем больше в ней процент самцов. Сходная закономерность отмечена и у пресноводной формы миноги *Petromyzon marinus* бассейна Великих Озер Северной Америки (Applegate, 1950), где в годы с более высокой численностью популяции процент самцов больше процента самок (табл. 74).

Такая же закономерность отмечена у ряда видов рыб, в частности у амурской горбуши. М. Л. Крыхтин и А. Г. Смирнов (1962) указывают,

Таблица 74. Изменение соотношения полов у миноги Англии в связи с изменением численности (по Hardisty, 1954)

	1947 г.	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	
Самки, %	28	45	29	32	37	28
Общая численность (в % к средней многолетней)	65	50	98	142	84	162

что «в малочисленных нерестовых стадах горбуши самки в течение многих лет преобладали над самцами, а в годы сравнительно высокой численности (1948 и 1958), наоборот, самцов было заметно больше, чем самок».

В отношении горбуши Южного Сахалина Г. М. Персов (1964) установил, что в годы, когда молодь горбуши мельче, у нее преобладают самцы (нечетные годы) и, наоборот, в годы, когда молодь крупнее, возрастает процент самок. Об увеличении количества самцов в многочисленных популяциях озерновской красной любезно сообщила нам Т. В. Егорова. Увеличение количества самцов ротана (*Percottus glehni* Dyb) до 60% при ухудшении условий жизни в результате значительного увеличения численности популяции наблюдали В. Д. Спиовская, К. А. Савваитова и Т. Л. Потапова (1964).

Обеспеченность популяции пищей и качество этой пищи являются главными причинами изменения соотношения полов как у рыб, так и у других животных. При лучших условиях откорма соотношение сдвигается в пользу самок, при худших — самцов. По данным Н. С. Олейникова, Л. И. Широковой и Н. Н. Павловой (1957), в оз. Абрау численность рыб по ряду причин заметно снизилась, в связи с чем кормовая база стала недоиспользоваться рыбой. Благодаря улучшению кормовой базы количество самок в популяциях красноперки возросло по сравнению с самцами на 12,9%, а самок у сазана стало в 1,5 раза больше, чем самцов.

Регулярно наблюдается некоторое преобладание самцов у подуста в реках Трансильвании (Szabo, 1958), у обыкновенного карася в некоторых озерах бассейна Печоры (Никольский, Громчевская, Морозова и Пикулева, 1947). В этих случаях увеличение количества самцов связано, по-видимому, с бедной кормовой базой.

Крумхольц (Krumholz, 1963) в течение 16 месяцев изучал популяции гамбузии из мангровых зарослей и солоноватого пруда, где не было хищников. Половая зрелость у рыб из мангровых зарослей наступает при меньших размерах и они плодовитее, чем гамбузии в пруду. Среди рыб мангровых зарослей преобладают самки, в пруду — самцы, есть также старые самки. То, что недостаток пищи, часто являющийся следствием высокой численности популяции, обычно приводит к увеличению количества самцов, подтверждается и экспериментами. Так, закономерное изменение соотношения полов Эберхардт (Eberhardt, 1943) установил на примере бойцовой рыбки *Betta*. Он показал, что ухудшение обеспеченности этой рыбки пищей вызывает изменение соотношения полов по сравнению с типичным 1 : 1 в сторону увеличения процента самцов. Д'Анкона (D'Ancona, 1960) экспериментально показал, что выращивание личинок угря при плотных посадках вызывает преобладание среди них самцов. Д'Анкона приводит аналогичные данные других исследователей — Теша (в Голландии), Гандолеи и Хорнхольда (во Франции), выращивавших личинок угря в разных условиях.

Из приведенных примеров видно, что увеличение плотности популяции, снижая обеспеченность рыб пищей, увеличивает количество самцов в популяции. Но у некоторых видов рыб снижение обеспеченности

появление большого количества мелких самок. Эти самки рано созревают и способны поддерживать высокую численность популяции даже в неблагоприятных условиях. С таким явлением мы встречаемся, в частности, при изучении обыкновенного окуня. Соотношение полов у этого вида варьирует в самых широких пределах. В одних водоемах преобладают самки: в оз. Зайсан (Дианов, 1956), в Малом Море Байкала и оз. Заглинур (Рекстин, 1959; Евтюхова-Рекстин, 1962), в Байкале (Асхаев, 1958), в бассейне р. Печоры (Никольский, Громчевская и др. 1947), в Москва-реке (Григораш и Спановская, 1962), в Онежском озере (Гуляева, 1951), в оз. Вакшти (Соловьева, 1960); в других водоемах преобладают самцы: в оз. Сынтур в Сибири (Пробатов, 1936), в оз. Вильгортском (Соловьева, 1960), в водоемах Ленинградской области (данные, любезно сообщенные нам Л. А. Жаковым); в третьих водоемах соотношение полов почти равное: в бассейне р. Кети (Мирошниченко и Суханова, 1952), в оз. Убинском в Западной Сибири (Никольский, 1953). Количество самок может значительно превосходить количество самцов и достигать 9 самок на 1 самца. Альм (Alm, 1959) предполагает, что в некоторых случаях изменение в соотношении полов у окуня обусловливается селекцией орудий лова. Однако основная причина изменений в соотношении полов у окуня есть результат разной обеспеченности пищей (Dyk, 1938). В условиях плохого питания происходит также выделение двух форм окуня — быстро и медленно растущих, и многочисленные мелкие тугорослые самки служат пищей более крупным самкам.

Интересные данные получены о камбале-глоссе Хаджибейского лимана Черного моря (Замбриборщ, 1956). У этого вида в условиях лимана также значительно преобладают самки. Они рано созревают и очень плодовиты. Автор справедливо рассматривает этот факт как ответ популяции на неблагоприятные условия жизни в лимане. Линдсей (Lindsey, 1962), инкубируя икру трехиглой колюшки, при одинаковой температуре и солености, но при разной плотности посадки, отметил, что при большей плотности посадки возрастает количество самок.

Оказалось, что и в потомстве рыб, живших в переуплотненных популяциях, самки могут превосходить по количеству самцов; это установлено у *Lebistes* (Breder a. Coats, 1932).

В ряде случаев изменение соотношения полов у разных размерных и возрастных групп в популяции также связано с изменением численности поколений и изменениями обеспеченности пищей.

Изменение мощности поколения, вступающего в стадо, может сильно изменить соотношение полов в отдельных размерных группах. Сначала резко возрастает процент самцов среди младших и самых мелких производителей, а затем увеличивается относительное количество позднее созревающих самок. Так, например, в мощных поколениях севрюги, появившихся в результате запуска времен гражданской войны, в первые годы резко возрос процент самцов. Отметим, что у севрюги, несомненно, состав уловов отражает состав нерестового стада (табл. 75).

Таблица 75. **Общий улов и соотношение полов у кубанской севрюги в районе Ачуева (по Чугунову, 1927)**

Показатели	1912—1913 гг.	1923 г.	1924 г.	1925 г.	1926 г.
Общий улов, шт.	Около 2000	Около 8500	Около 16 150	Около 275 900	Около 14 000
Соотношение, %					
самки	50	43	40	21	24
самцы	50	57	60	79	76

Н. Л. Чугунов (1927) считает, что «преобладание самцов севрюги в промысловых уловах 1925 и 1926 гг.— результат непосредственного влияния периода запуска рыболовства, так как эта волна является первым половозрелым поколением самцов приплода 1919—1920 гг.» Однако вполне возможно, что подобного рода изменения в соотношении полов могут произойти и вне воздействия рыболовства, а в результате изменения естественной смертности или изменения обеспеченности пищей вследствие изменения кормовой базы или условий нагула.

Сходную картину у дальневосточных лососей отмечает Матисен (Mathisen, 1955, 1962) самки нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) становятся половозрелыми в более старшем возрасте, чем самцы. То же наблюдается у чавычи *O. tschawytscha* (Walb.)

Когда в половозрелое стадо вступает мощное пополнение, оно изменяет соотношение полов в пользу самцов, поскольку самцы созревают раньше самок. К. И. Мишарин (1958) указывает, что в годы, когда вступает мощное поколение байкальского омуля, количество самцов сильно увеличивается и может составлять более двух самцов на одну самку. Обычное соотношение полов у омуля — 34% самок и 66% самцов — автор считает наиболее благоприятным для естественного размножения. Такое соотношение полов наблюдается в стаде, не нарушенном промыслом. Сходное явление отмечено и у других рыб, в частности у плотвы Можайского водохранилища (Спаиовская, Григораш и Лягина, 1963). В первый год залития Можайского водохранилища улучшились условия откорма рыб и ускорилось развитие их половых желез. На второй год залития в нерестовой популяции плотвы количество самцов, созревающих раньше самок, увеличилось до 59 вместо 23,7%, как было ранее. Более сложная картина наблюдается, если с изменением плотности популяции, в частности мощности поколений, меняется темп полового созревания. Если изменение возраста полового созревания у обоих полов носит сходный характер, соотношение полов в разных размерных и возрастных категориях значительно не отклоняется. Если же есть разница в сдвиге темпа полового созревания у самцов и самок, то это, естественно, отражается на изменении размерноиоловой структуры популяции.

Так, например, у обыкновенного карася *Carassius carassius* (L.), в исключительно благоприятных условиях роста разница во времени созревания самцов и самок сглаживается (в обычных условиях самцы созревают несколько раньше самок), и оба пола созревают в одном возрасте 1+ (Schäperclaus, 1953) При этом относительная численность самцов уменьшается среди младших возрастных групп, но возрастает среди старших.

Соотношение полов в нерестующей части стада может существенно изменяться в результате пропуска самками нереста в неблагоприятные годы.

Так, например, в годы с неблагоприятными условиями нагула или в поколениях высокой численности у беломорской сельди (*Clupea harengus maris-albi* Berg) часть самок нерестует не каждый год, и естественно, что при этом возрастает процент самцов на нерестилищах (Чепракова, 1965). У сигов *Coregonus lavaretus* (L.) (Решетников, 1965), у леща в северной части его ареала (Кошелев, 1963) и некоторых других рыб самки участвуют в нересте не ежегодно, что также, естественно, отражается на соотношении полов на нерестилищах. Сходную картину отметили у чира р. Рыбной (бассейн р. Пясины) В. А. Красикова и С. М. Сесягин (1962) и у чукучана оз. Невольничьего Северной Америки Рог (Rog, 1962) и др.

У млекопитающих установлена закономерная связь возраста родителей и соотношения полов в потомстве (Курбатов, 1954). О рыбах та-

ловой рыбке (табл. 76). У этого вида при скрещивании рыб старшего

Таблица 76. **Изменение соотношения полов в потомстве *Betta splendens* в связи с возрастом родителей (по Eberhardt, 1943)**

Возраст родит		Число		Самки,
		самок	самцов	
12 недель	600	292	308	49±2,0
12—17	297	123	174	41±2,9
21—25 »	210	66	144	31±3,2
Контроль (12-недельные)	445	219	226	49±2,4

Примечание. Разница между процентом самок в возрасте 12 недель и 21—25 недель составляет 18±3,8.

возраста процент самцов в потомстве возрастает, что также, видимо, является одним из регуляторных механизмов популяции.

По данным Тумма (Thumm, 1908), при скрещивании крупных 3-годовалых самок *Cichlasoma nigrofasciatum* Günth. с мелкими годовалыми самцами в потомстве преобладали самцы (750 самцов на 50 самок). При обратном скрещивании — старых самцов с молодыми самками — соотношение полов было обратным (на 100 самцов 300 самок)

Возможно, что в некоторых случаях может иметь место повышенная смертность одного пола до достижения половой зрелости. Это, например, указывается Шумахером (Schoemacher, 1944) в отношении Lebistes, в популяции которой соотношение полов у молоди составляло 1 1, а через год стало 1 : 4 в пользу самок вследствие повышенной гибели самцов. Однако в большинстве рассмотренных случаев изменение в соотношении полов не зависит от повышенной смертности особей одного пола.

Нарушение соотношения полов в нерестовом стаде, видимо, обычно не вызывает изменения соотношения полов в потомстве. Так, Матисен (Mathisen, 1955) указывает, что в нерестовом стаде нерки Бристольского залива в результате отбора жаберными сетями с ячеей $5^1/_2$ дюймов оказывается часто вдвое больше самок, чем самцов. Однако у скатывающихся из реки смолтов — потомства этих производителей с нарушенным соотношением полов — соотношение полов близко к 1 1.

Таким образом, на изменение обеспеченности пищей популяция рыб реагирует изменением соотношения полов и размерно-половой структуры. Эти изменения могут происходить в результате как трансформации пола у рыб, так и разновременности полового созревания самцов и самок или пропуска нерестового сезона обычно самками при ухудшении обеспеченности пищей, либо в результате большей интенсивности гибели одного из полов.

Несомненно, что у рыб механизмы, регулирующие половую структуру популяции, многообразны.

Однако ни разницей в возрасте наступления половой зрелости, ни повышенной смертностью особей одного пола на ранних стадиях развития нельзя объяснить многие случаи изменения соотношения полов. Несомненно, что у рыб соотношение полов регулируется через изменение хода обмена, вызываемого изменением обеспеченности пищей, которое часто происходит в результате изменения плотности популяции. То, что соотношение полов в популяции изменяется в соответствии с изменениями обеспеченности пищей с несомненностью указывает, что соотношение полов в популяции регулируется через изменение хода обме-

Изменение обеспеченности пищей	→ Изменение хода обмена веществ	→ Изменение гормональной деятельности	→ Формирование пола

Морфологическая разнокачественность особей в популяции

Морфологическая разнокачественность особей в популяции является одним из важнейших видовых приспособлений, связанных с динамикой численности и биомассы стада. Морфологические различия особей, находящихся на разных этапах онтогенеза, обеспечивают популяции освоение более широкого разнообразия кормов и выработку специфических приспособлений к защите от хищников. Но разнокачественность особей в популяции, как хорошо известно, не сводится только к возрастным различиям. И в пределах одновозрастной популяции особи оказываются морфологически различными. У многих рыб наблюдаются иногда значительные различия между самцами и самками. Это, как мы видели выше, связано, в частности, и с различиями в характере питания полов. Но и в пределах одного пола между особями в поколении есть закономерные различия, которые, как мы показали ранее (Никольский, 1955а; Никольский и Пикулева, 1958), имеют приспособительное значение и позволяют особям популяции в целом осваивать более широкий ассортимент кормов. В условиях низкой обеспеченности пищей, как показано выше (см. стр. 45) сиги с более короткими и редкими тычинками питаются одними кормами, а особи с более частыми и длинными тычинками — другими. Сходная картина в условиях низкой обеспеченности пищей отмечена нами у короткоусых и длинноусых особей пескарей (Никольский и Пикулева, 1958).

Таким образом, морфологическая разнокачественность особей обеспечивает популяции расширение спектра ее питания. В настоящее время существуют две точки зрения на значение разнокачественности в жизни вида. По одной точке зрения, разнокачественность особей в популяции приводит к тому, что одни особи, оказавшиеся более приспособленными, находятся в более благоприятных условиях жизни и постепенно вытесняют менее приспособленных, которые вымирают. Этой точки зрения придерживался Дарвин.

По другой точке зрения, разнокачественность особей в популяции есть видовое приспособление, обеспечивающее выживание особей и сохранение популяции как относительной морфобиологической стабильности. Если правильна первая точка зрения, то различающиеся по строению особи должны отличаться друг от друга по жирности и степени развития гонад. Если правильна вторая точка зрения, то такой закономерной разницы в жирности и развитии гонад у рыб с разной степенью развития того или иного признака, связанного с питанием, обычно быть не должно.

Чтобы выяснить этот вопрос, мы попытались сопоставить жирность (вес печени в процентах от веса тела) и коэффициент зрелости гонад у самцов и самок беломорской трески с разной относительной длиной усиков. Были взяты как смешанные по возрастному составу пробы, так и отдельно особи в возрасте 4+. Во всех случаях у трески не удалось обнаружить достоверной корреляции между степенью развития усика жирностью и степенью развития гонад (рис. 46). Хотя некоторая разница в питании рыб с разной длиной усика и наблюдается, но она не создает в обычных условиях жизни популяции преимущества для рыб, обладающих той или иной величиной этого признака.

[redacted] возникает еще на стадии икринки. Выше (стр. 67) был рассмотрен механизм возникновения разнокачественности в размерах икринок и количестве в них жира и показано приспособительное значение этого явления. Однако разнокачественность икринок как у одной особи, так и у разных особей в популяции может быть выражена в разных признаках. Так, например, у ряда рыб, нерестующих на гальке (осетровые, литофильные карповые), выметываемая икра даже у одной особи обладает разной клейкостью, что обеспечивает ее различный разнос теченнем и мешает вредной концентрации большого числа икринок в одном месте. У весенненерестующих стад осетра икра оказывается несколько менее клейкой, чем у летненерестующих. У иссыккульского чебачка *Leuciscus bergi* Kaschk. икра у

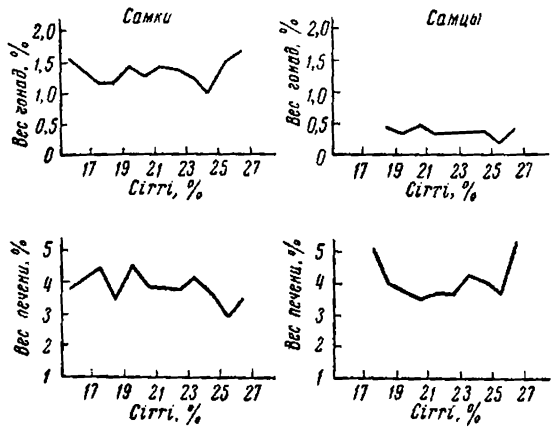


Рис. 46. Соотношение длин усика, веса печени и веса гонад у грески

особей в разные периоды хода также обладает разной клейкостью, что способствует более равномерному распределению икры на нерестовых площадях.

Поскольку, как известно, количество сегментов тела, число позвонков, число чешуй в боковой линии и лучей в непарных плавниках у рыб в известных пределах меняется в зависимости от температуры развития, то естественно, что у особей, развивающихся при более низкой температуре из икринок, отложенных в начале нереста, у весенненерестующих рыб оказывается несколько большее число метамеров тела, позвонков и лучей в плавниках, чем у особей, развивающихся при более высоких температурах. Подобное явление отмечено у очень многих видов рыб: сельдей (Hempel a. Blaxter, 1961), лососей (Täning, 1952), карпозубых (Gabriel, 1944) и многих других. У сельди эта связь выражена очень четко (рис. 47) Меняются в зависимости от температуры количество метамеров тела и связанные с этим величины меристических признаков и у рыб, принадлежащих к разным поколениям. Так, М. И. Шатуновский (1964) на примере речной камбалы Кандалакшского залива Белого моря показал, что существует обратная корреляция между поверхностными температурами воды в мае — июне и средними значениями меристических признаков (рис. 48)

Таким образом, формируется определенная морфологическая разнокачественность в меристических признаках особей в популяции.

Однако разнокачественность особей в популяции возникает не только на стадиях метамеризации тела. По ряду признаков эта разнокачественность формируется позднее. Так, у балтийской салаки количество пилорических придатков устанавливается на четвертом — пятом этапе

формированиия кишечника и связано в некоторой степени с характером потребляемой пищи (Чепурнов, 1961). Еще позднее у некоторых видов рыб, например у калифорнийской сардины, заканчивается формирование числа жаберных тычинок. Таким образом, даже по меристическим признакам разнокачественность популяции формируется и на довольно поздних этапах онтогенеза.

Сводка о связи изменеиий меристнческих признаков и условий жизни сельди сделана Блекстером и Холлидай (Blaxter a. Holliday, 1963). Менее изучены изменения разнокачественности пластических признаков в популяции.

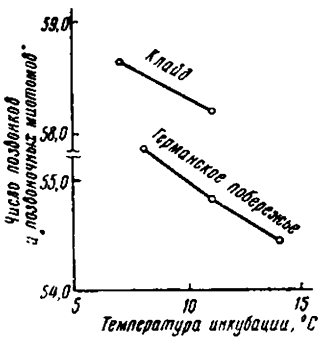


Рис. 47. Влияние температуры инкубации на число позвонков и на число позвоночных миотомов (по Hempel Blaxter, 1961)

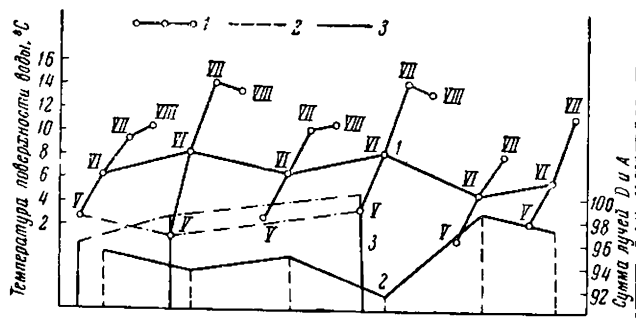


Рис. 48. Зависимость числа позвонков и лучей в спинном и анальном плавниках от температуры поверхностного слоя воды в мае — июле

1 — средняя месячная температура поверхности воды в мае — июле; *2* — суммарное число лучей в спинном и анальном плавниках камбалы; *3* — число позвонков (по Шатуновскому, 1964

У головешки-ротана *Percottus glehni* Dyb. в популяции, акклиматизировавшейся в пруду под Москвой, в результате переуплотнения популяции и перехода на каннибализм изменились пропорции головы, высота тела, длина брюшных и второго спинного плавников. При этом, как указывалось выше, сильно изменился и коэффициент вариации признаков. В разреженной популяции ротана в первый период акклиматизации средний коэффициент вариации был 6,9, а во второй период при замедлении роста и высокой численности популяции он увеличился до 9,7. Интересно, что у исходной амурской популяции из района Болони средний коэффициент вариации пластических признаков равен 7,3. Изменения в высоте тела и плавниках связаны с ростом рыбы (Спаиовская, Савваитова и Потапова, 1964). Интересно, что изменения в пропорциях головы, связанные с переходом на хищное питание, могут быть и в разреженных популяциях, как это отмечено у севанской форели, пересаженной в Иссык-Куль (Лужин, 1956), но в этом случае коэффициент вариации ие увеличивается.

Существеннейшим образом изменилась величиина ряда призиаков у плотвы при образоваиии Можайского водохраиилища. В первые годы образования этого водохраиилища обеспеченность пищей стада плотвы, попавшего сюда из Москвы-реки, резко увеличилась (Лягина, 1965). В результате у плотвы снльно уменьшились относительная величиина головы, высота спинного и анального плавников, длиина грудных плавников (рис. 49). Относительно увеличились иаибольшая высота тела, пектовентральиое расстояние, длина хвостового стебля и ряд других признаков, т. е. в результате измеиения обеспечениости пищей очень сильно изменяется экстерьер рыб (рис. 49). У плотвы это произошло вследствие резкого увеличення обеспечеииости пищей в результате увеличе

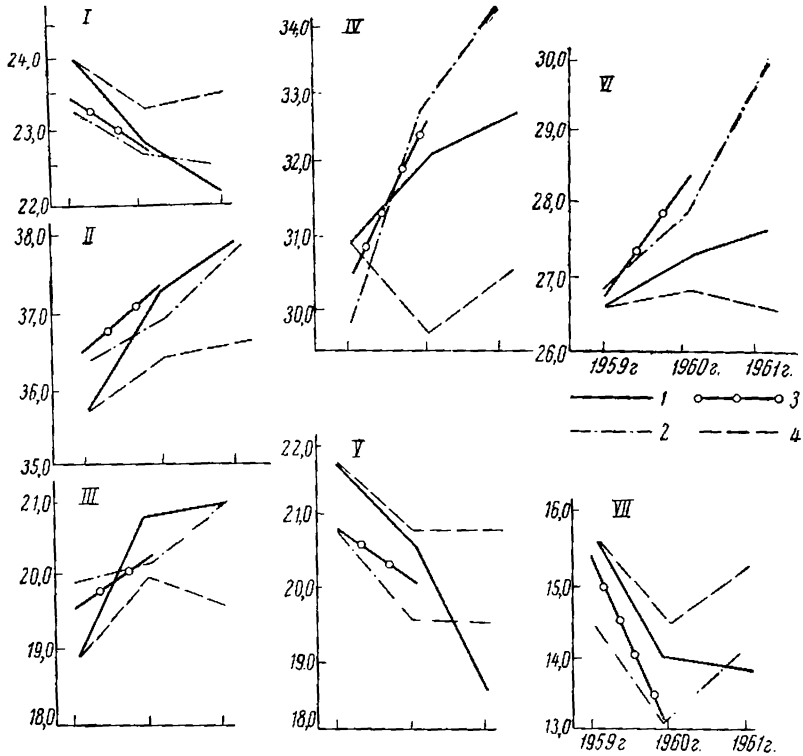


Рис. 49. Изменение морфологических признаков плотвы разного возраста в реке и водохранилище (по материалам Т. Н. Лягиной)

I — длина головы; *II* — постдорсальное расстояние; *III* — длина хвостового стебля; *IV* наибольшая высота тела; *V* — высота спинного плавника; *VI* — расстояние между основаниями *P* и *V*; *VII* — высота анального плавника; *1*—5-летки (река), 6- и 7-летки (водохранилище); *2* — 6-летки (река), 7- и 8-летки (водохранилище); *3*—7-летки (река), 8-летки (водохранилище); *4*—5-, 6- и 7-летки (1959 г., возрастные изменения в реке)

ния кормовой биомассы и нагульных площадей. Строение головешки-ротана изменилось в результате ухудшения обеспеченности пищей, вызванного увеличением численности популяции. В обоих рассмотренных случаях изменения признаков произошли в соответствии с изменившимися условиями и являются приспособлением к этим условиям.

Заключение

Таким образом, структура популяции, как и другие видовые признаки, имеет приспособительное значение, обеспечивая существование популяции в определенных условиях. Структура популяции в известных пределах, специфичных для вида, приспособительно меняется в соответствии с изменениями условий жизни. Разнокачественность особей в популяции — закономерное явление, обеспечивающее существование вида. Однако существует и другая точка зрения, по которой структура популяции, в частности ее возрастной состав, не имеет приспособительного значения, а в значительной степени есть результат случайных внешних воздействий; разнокачественность особей в популяции есть результат случайных внешних воздействий или результат реализации независимых от среды внутренних свойств родительских особей; эта разнокаче-

ственность подчиняется только статистическим закономерностям и не имеет приспособительного значения для жизни вида; она только служит субстратом для непрерывно действующего естественного отбора. Мне эта точка зрения представляется неверной. Основные закономерности, которым подчиняются изменения структуры популяции, следующие.

1. Средний и предельный возраст хищных рыб обычно выше, чем бентофагов и планктофагов. Самая короткая продолжительность жизни и наименьшие размеры свойственны обычно планктоноядным рыбам.

2. Продолжительность жизни видов рыб низких широт в среднем меньше, чем у видов рыб высоких широт. В пределах одного вида более южные популяции (в Северном полушарии) обычно характеризуются более коротким жизненным циклом, чем более северные популяции. У жилых популяций жизненный цикл короче, чем у проходных.

3. Изменения возрастного состава, происходящие в пределах одной популяции, есть результат взаимодействия трех процессов: пополнения, роста и убыли.

4. Стабильность и изменчивость структуры популяции в значительной степени зависят от колебаний урожайности отдельных поколений. У видов со значительными флюктуациями изменчивость возрастного состава популяции много сильнее, чем у видов, у которых урожайность поколений меньше колеблется по годам.

5. Возрастная структура популяции — это видовое приспособление, обеспечивающее популяции существование в конкретных условиях. Многовозрастная структура популяции есть приспособление к относительно стабильной кормовой базе, слабому воздействию хищников на половозрелую часть стада и лабильным условиям воспроизводства. Рыбы с коротким жизненным циклом и простой структурой популяции приспособлены к относительно стабильным условиям воспроизводства, лабильной кормовой базе и изменчивому и интенсивному воздействию хищников.

6. Приспособительная перестройка структуры популяции осуществляется автоматически через регуляцию роста, возраста полового созревания, продолжительности жизни и соотношения пополнения и остатка.

7 Соотношение полов в нерестовом стаде, размерно-половая структура популяции — это видовое приспособление, обеспечивающее необходимую эффективность размножения в связи с меняющимися условиями жизни.

8. В соответствии с изменениями условий жизни, в первую очередь обеспеченности пищей, меняется и половая структура популяции, в связи с чем меняется воспроизводительная способность стада.

9. Изменения половой структуры популяции осуществляются через перестройку обмена веществ и гормональной активности.

10. Морфологическая разнокачественность особей в популяции обеспечивает популяции более широкое освоение условий жизни, в первую очередь повышение обеспеченности пищей.

11 На изменения обеспеченности пищей и других условий жизни популяция приспособительно отвечает изменением амплитуды разнокачественности особей.

12. Изменения обеспеченности пищей связаны с изменениями и средних величин пластических и меристических признаков, которые меняются в связи с изменившимися условиями жизни.

Глава шестая

Общая и естественная смертность

Динамика популяций организмов — это результат взаимодействия трех взаимосвязанных процессов: нарождения, роста и убыли особей. Убыль популяции теснейшим образом связана с размножением и ростом особей в популяции. Размножение компенсирует убыль, рост регулирует как интенсивность убыли, так и интенсивность размножения.

Каждый вид рыбы, как и любого животного и растения, приспособлен к определенной интенсивности смертности, естественно колеблющейся в пределах определенной и различной для разных видов амплитуды. Как указывалось, рыбы с коротким жизненным циклом, рано созревающие, приспособлены к лабильной и интенсивной смертности. Рыбы со значительной продолжительностью жизни и поздним созреванием приспособлены к относительно стабильной величине смертности.

Причины смертности

Каждый вид характеризуется определенным максимальным предельным возрастом, которого могут достигать особи, его слагающие. Эта продолжительность жизни может меняться в известных пределах в связи с тем, в каких условиях живет популяция, и регулируется через физиологическое состояние особей условиями жизни.

Однако от старости умирает лишь очень небольшой процент особей у большинства видов, основная же часть популяции гибнет от других причин. Эта смертность, вызываемая самыми различными причинами, компенсируется плодовитостью особей. Чем выше плодовитость особей вида, тем к более интенсивной смертности вид приспособлен. В известной степени условно все возможные причины смертности рыб можно подразделить на следующие:

1) смерть от старости;
2) смерть под воздействием абиотических условий;
3) смерть от хищников, паразитов и болезней;
4) смерть от нарушения обеспеченности пищей;
5) вылов.

Естественно, что все эти причины взаимосвязаны, и такое подразделение в некоторой степени искусственно.

Обычно многие исследователи (Баранов, 1918, Beverton a. Holt, 1957; Тюрин, 1962, и мн. др.) подразделяют смертность на две большие категории: естественную смертность (наши пункты 1, 2, 3 и 4) и промысловую смертность. П. В. Тюрин (1962) так определяет эти понятия: «общая смертность» — это «суммарная убыль части популяции в результате вылова и естественной смертности». «Естественная смертность — гибель части популяции, вызываемая всеми другими причинами, кроме промысла». «Смертность от промысла — убыль части популяции в результате ее изъятия промыслом».

Иногда естественная смертность подразделяется на зависящую от плотности популяции (density dependent) и независящую от плотности

ловно. Система отношений вида и среды — это взаимосвязанная система, и взаимодействие вида с элемеитами абиотической среды оказывается различным в популяциях разиой численности. Например, в годы мощиых ходов дальневосточных лососей в нерестовые реки при одних и тех же зимних температурах и осадках относительно больше икры гибиет в результате промерзаиия иерестовых бугров, чем в годы, когда иерестовое стадо оказывается меньшим. При одинаковых колебаниях уровия воды у большого нерестового стада гибнет от обсыхания больше икры, чем у незначительного нерестового стада, так как при незначительной численности нерестового стада производителями осваиваются более удобные нерестовые участки, чем в случае, когда в нересте участвует мощное стадо. Однако большее нерестовое стадо интенсивнее перекапывает груит, увеличивая тем самым площадь нерестилищ и несколько улучшая условия инкубации икры.

Для каждого вида специфична не только общая величина смертности, но и ее распределеиие по отдельным возрастиым группам и этапам развития. У одних видов наибольшая гибель приходится на стадию икринки, у других на этапы свободного эмбриона, у третьих на этап смешанного питания или более поздние этапы. Так, у дальневосточиых лососей основная смертность падает на период жизни в буграх на стадии икринки и свободного эмбриона. У многих стад атлантического лосося и форелей наибольшая гибель приходится на первое лето жизни в реке после выхода из иерестовых бугров; у сельдей, анчоусов, трески и многих других рыб — на этап смешанного питания и, наконец, у многих амурских пелагофильиых рыб наибольшая смертность приходится на момент перехода от жизни в толще воды русла реки к жизни в прибрежной зоне.

Различными оказываются и причины, вызывающие массовую гибель рыб на разных этапах онтогенеза. На стадии икринки и свободиого эмбриона ведущие отношения и основные причины, определяющие гибель,— это абиотические условия, в первую очередь условия дыхания, а также воздействие хищников (Крыжановский, 1948, 1949). С переходом на внешнее питаиие и приобретением личинкой способности активного движеиия летальное действие абиотических условий обычно отходит на задний план; на первое место выступает влияние обеспеченности пищей, и большое значеиие как фактор смертности сохраняют хищники. При этом на первых этапах внешнего питания недостаток пищи часто непосредственно может приводить к гибели особей, а на более поздних этапах его действие обычно сказывается косвенно — через затормаживание роста, удлинение периода активности в связи с необходимостью тратить больше времени на поиск пищи, вследствие чего рыба становится более доступной для хищников. Наконец, в связи с деятельностью человека включается такой мощиый фактор смертности, как вылов. У разных видов рыб вылов приходится на разные этапы онтогенеза, но обычно основное воздействие вылова приходится на период жизни рыбы после достижения половой зрелости.

Причины, определяющие процесс динамики популяции, и ведущие связи популяции со средой можно схематически изобразить следующим образом (рис. 50). Как видно на схеме (рис. 50) и как об этом говорилось выше, количество и жизнестойкость пополиения иерестовой популяции в значительной степени определяются количеством и качеством половых продуктов, производимых родительским стадом. Это зависит как от условий нагула родительского стада, так во многих случаях и от соотношения впервые иерестующих, повторно нерестующих и старых рыб, качество производимого потомства у которых далеко не одинаково. На стадиях икриики и свободного эмбриона ведущее значение имеют

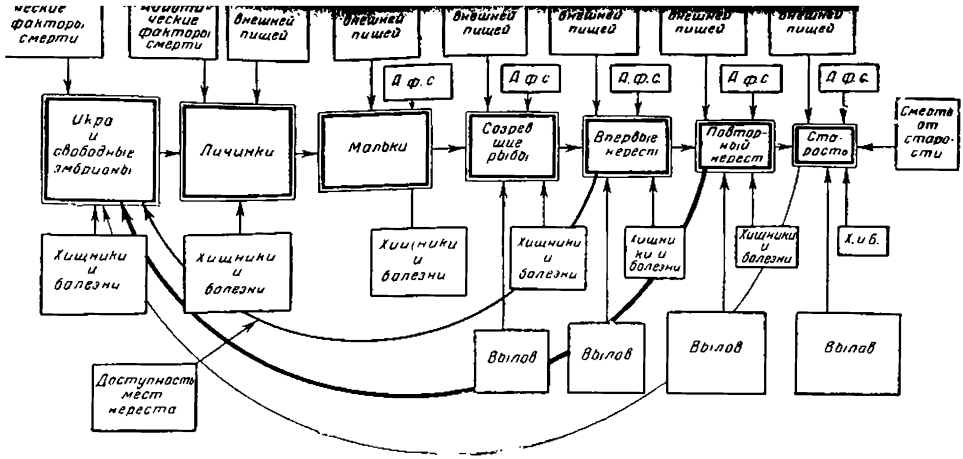


Рис. 50. Схема основных причин, определяющих процесс динамики популяции, и ведущие связи популяции со средой

Относительная величина прямоугольников условно характеризует интенсивность воздействия того или иного фактора или относительную численность популяции. Толщина стрелок, идущих от половозрелой части стада к икре, характеризует относительную роль в воспроизводстве впервые нерестующих, повторно нерестующих и старых рыб

абиотические влияния и хищники; на этапе смешанного питания включается такой мощный фактор, как обеспеченность пищей, который сохраняет свое значение на всех последующих этапах онтогенеза. Роль хищников на последующих этапах становится все меньше, хотя может быть тоже весьма значительной. Но на смену влияния хищников в отношении промысловых рыб включается со все нарастающей силой такой фактор, как вылов.

Я здесь специально не выделяю косвенных форм воздействия человека, очень существенно изменяющих условия жизни рыб и часто крайне сильно влияющих на величину смертности. Однако все косвенные формы воздействия человека сказываются или через изменение абиотических условий, или через изменения обеспеченности пищей, или через изменения действия хищников, паразитов и болезней.

Методика определения общей смертности, к сожалению, еще очень слабо разработана. Прямые определения величины общей смертности осуществимы в довольно редких случаях, когда имеется возможность полного облова водоема из года в года и учета всех изменений, происходящих в популяции. Подобного рода исследование выполнено, например, Альмом (Alm, 1952) на двух популяциях окуня.

В настоящее время для оценки общей смертности обычно применяются две группы методов, а именно: 1) анализ возрастного состава популяции и 2) массовое мечение и учет возврата меток. К сожалению, обе группы методов пока не позволяют точно определить величину общей смертности и дают лишь грубо приблизительные цифры. Однако пока что во многих случаях они являются единственными.

Наиболее точный способ заключается в сопоставлении численности поколения определенного года в уловах неселективными орудиями лова за ряд лет, равных продолжительности жизни поколения. Принимая средний улов поколения на единицу рыболовного усилия за 100% и вычитая из него улов за следующий год этого поколения, выраженный в процентах улова предыдущего года, мы получаем смертность за год.

популяций. Если иметь наблюдения за ряд лет, равные [redacted] иости жизни рыбы, можно получить картину общей смертности. При относительной стабильности интенсивности рыболовства определить общую смертность поколения можно и по общим уловам данной облавливаемой популяции. Однако практическое пользование этим методом в отношении многих рыб довольно сложно, а в отношении некоторых и вообще невозможно и требует в случае рыб с длинным жизненным циклом продолжительного срока. Поэтому во многих случаях исследователи пользуются для определения общей смертности анализом возрастного состава, полагая, что правое «плечо» кривой возрастного состава улова отцеживающими орудиями лова отражает для старших возрастных групп соотношение возрастных групп в популяции. При этом делается допущение, что начальная величина поколений из года в год одинакова. Однако известно, что численность поколений у рыб, особенно тех, у которых выражены флюктуации, может меняться в десятки раз; следовательно, и ошибки в определении общей смертности могут также выражаться цифрами порядка десятков раз. У рыб, у которых флюктуации выражены слабо, и соответственные ошибки будут меньше. Но в отношении рыб со значительными флюктуациями это делает подобного рода расчеты очень неточными. На основании анализа многолетних данных о возрастном составе популяций современного азовского судака и судака из кухонных остатков древнего человека, Е. Г. Бойко (1964а) установил следующую интенсивность естественной смертности непромышляемой популяции (табл. 77). Однако переносить эти данные на современного судака надо с большой осторожностью. Предельный возраст рыб в кухонных остатках древнего человека мог быть иногда выше современного, что связано с более медленным ростом и более поздним наступлением половой зрелости. Если можно для первой ориентировки принять эти цифры, то едва ли можно согласиться с Бойко, что с повышением интенсивности рыболовства эти потери могут не приниматься в расчет. Те потери от естественной смертности, которые приводит Бойко,— это, конечно, не только смерть от старости, но и гибель от многих других причин. Конечно, по мере продвижения к предельному возрасту, процент рыб, умерших от старости, будет все нарастать, но, вероятно, даже у рыб предельного возраста он будет менее 100.

Таблица 77. **Естественная смертность азовского судака, определенная по кухонным остаткам (по Бойко, 1964а)**

Возраст, годы	Коэффициент убыли, %	Возраст, годы	Коэффициент убыли, %
7	12	11	31
8	23	12	39
9	33	13	27
10	32	14	45

Определяя общую смертность по среднему возрастному составу стада, основанному на многолетних данных, мы получаем и средние показатели смертности. В то же время даже по тем незначительным надежным данным, которые имеются, общая смертность так же, как и величина пополнения, может весьма сильно меняться из года в год, причем в отношении многих видов рыб это справедливо и не только для первого года жизни. Поэтому определение общей смертности по возрастному составу стада возможно лишь по средним многолетним данным и лишь для первой ориентировки, главным образом в отношении рыб со слабо выраженными флюктуациями. Более подробно методика оценки общей смертности рассмотрена П. В. Тюриным (1962, 1963).

В работах Тюрина (1962, 1963), представляющих большой теоретический и практический интерес, неправильно, как мне представляется, недоучитывается связь величины предельного возраста, достигаемого особью, с возрастом достижения ею половой зрелости и темпом ее роста (см. выше). Мне думается также, что едва ли целесообразно вычисление общего коэффициента смертности. Коэффициент смертности, понимаемый как процент погибающих особей за данный отрезок времени по отношению ко всем особям популяции, реален для каждой возрастной группы. Средний же коэффициент, по-моему, не характеризует процесса убыли. Он только показывает, насколько велика продолжительность жизни рыб данного вида, а это видно и без него, хода же смертности он не характеризует.

Несомненно, что предельный возраст рыб, определенный по кухонным остаткам древнего человека, был выше, чем у современных рыб, так как темп их роста был обычно медленнее и возраст наступления половой зрелости был, видимо, старше. Ввиду этого при вычислении интенсивности смертности путем сопоставления со смертностью современных рыб приходится вносить определенную поправку.

В некоторых, но далеко не частых случаях величину общей смертности можно определять по возрасту меченых рыб. Принцип определения смертности методом мечения заключается в следующем: принимается, что величина смертности в популяции за определенный отрезок времени соответствует снижению в уловах числа помеченных рыб за этот промежуток времени (Parrish, в кн. Graham, 1956; Ricker, 1958). Однако, учитывая погрешности техники мечения и изменение поведения помеченных особей промысловых рыб, а главное разную смертность рыб с метками и непомеченных (Parker, Black a. Larkin, 1963), пользоваться методом мечения при оценке как общей, так и промысловой смертности можно лишь как подсобным приемом, который контролировался бы другими методами.

Очень важный вопрос — это установление относительной величины разных форм смертности, в первую очередь отчленение естественной смертности от промысловой. К сожалению, до настоящего времени этот вопрос, несмотря на то, что ему посвящена довольно обширная литература, все еще остается почти нерешенным. Лишь в некоторых случаях удается установить относительные величины отдельных форм смертности, как это, например, удалось сделать К. Р. Фортунатовой (1961) в отношении воблы Северного Каспия. К. Р. Фортунатова показала, что в 1953 г. воблы было съедено хищниками в Северном Каспии лишь немногим меньше (447 тыс. *ц*), чем добыто промыслом (580 тыс. *ц*). За 1948—1953 гг. процент воблы, съедаемой хищниками, колебался по отношению к вылову от 72 до 93%.

К сожалению, общего надежного метода определения величины разных форм смертности мы пока не имеем. Сопоставление кривых возрастного состава популяции при разных интенсивностях промысла (Beverton a. Gulland, 1958) или сравнение возрастного состава необлавливаемых и облавливаемых популяций (Бойко, 1964а), по моему убеждению, не дает оснований для вычленения промысловой смертности от естественной.

Смертность рыб от старости

Смерть от старости свойственна всем организмам. Если бы старые, потерявшие способность к размножению особи не погибали, а продолжали существовать, то жизнь вида очень скоро прекратилась бы. Смерть от старости в определенном возрасте — это видовое приспособительное свойство. В пределах популяции предельный возраст может несколько меняться в связи с изменением обеспеченности пищей. Как было показа-

но выше (см. стр. 113 и др.), рыбы, созревшие в более молодом возрасте, обладают и меньшей продолжительностью жизни. Предельный возраст у рыб — это такое же видовое свойство, как и общий ход смертности особей в популяции. Естественно, ход смертности может несколько меняться в пределах определенной амплитуды, но общий ход кривой смертности остается специфичным для вида. Ниже мы подробнее остановимся

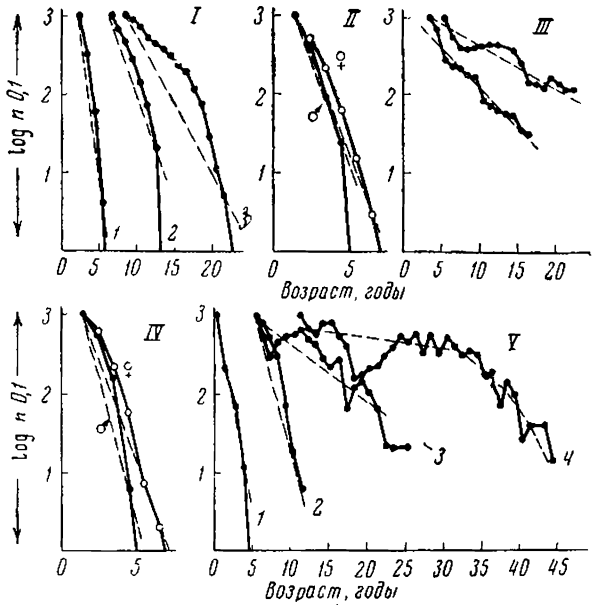


Рис. 51. Некоторые примеры кривых выживания в сравнительно малооблавливаемых популяциях (из Beverton and Holt, 1959)

I—сельдевые: *1—Sprattus sprattus*; *2 — Clupea harengus pallasi*; *3—Clupea harengus harengus*; *II — Cottus gobio*; *III* — разные популяции обыкновенного окуня *Perca fluviatilis*; *IV — Callionymus lyra*; *V* — представители разных отрядов: *1 — Leurestes tenuis*; *2 — Lencichthys kiyi*; *3 — Coregonus clupeiformes*; *4 — Acipenser fulvescens*

на рассмотрении влияния вылова на ход «кривой смертности» и на структуру популяции.

Видовая специфичность характера кривой смертности показана на ри 51. У одних видов рыб особи погибают тотчас после первого нереста, причем гибнут все самцы и самки (дальневосточные лососи рода Oncorhynchus, некоторые бычки Gobiidae). У ряда видов рыб погибают только все самцы, например у *Callionymus lyra*, или самцов гибнет значительно больший процент, чем самок, как это происходит у атлантического лосося. Таким образом, специфичен для вида не только общий характер смертности, но и характер смертности разных полов. Приспособительная сущность смерти старых особей заключается не только в том, что они освобождают «место в природе» последующим поколениям, но часто она имеет и другое значение. Так, меньшая продолжительность жизни самцов, чем самок, важна для повышения продуктивности популяции, так как популяционная плодовитость резко возрастает при увеличении веса самок (поэтому биологически целесообразен повторный нерест). Эффективность же осеменения икры мало зависит,— естественно, до определенных пределов,— от размеров самцов. В то же время количество корма, которое потребовалось бы для обеспечения пищей повторно нерестующих самцов, оказывается весьма значительным, и его расход на поддержание жизни повторно нерестующих самцов сильно снизил бы общую продуктивность популяции.

Наконец, смерть производителей в реках, особенно у лососей, нерестующих в малокормовых речках предгорного типа, — это важнейший источник повышения кормности водоемов. О масштабе этого явления могут дать представление такие цифры. Если общий улов лососевых в Амуре, например, составляет около 300 тыс. *ц*, а пропуск и изъятие относятся как 1 : 1, то это значит, что ежегодно в нерестовые речки бас-

сейна Амура вносится около 300 тыс. ц органических удобрений весьма высокого качества. Часть из этих пищевых ресурсов (вероятно, не более 10%) используется молодью в пищу непосредственно, а основная часть утилизируется кормовыми для молоди беспозвоночными. Принимая кормовой коэффициент трупов для молоди равным 10, можно установить, что трупами родителей непосредственно может прокормиться около 150 млн. шт. двухграммовых мальков, а развивающимися на питании трупами беспозвоночными, если считать, что молодь лососей является третьим звеном пищевой цепи при кормовых коэффициентах на первом звене (труп — беспозвоночное 20 и беспозвоночное — молодь лосося 10) — 67,5 млн. шт. молоди. Итого за счет трупов родителей может прокормиться в нерестовых реках 67,5+150 млн., т. е. около 217,5 млн. мальков. Даже если наши расчеты завышены, то все же видно, какое огромное количество пищевых ресурсов доставляют родительские особи из моря в нерестовые реки для молоди (см. выше, стр. 48).

При усилении роли искусственного разведения в воспроизводстве стад дальневосточных лососей использованию «снёнки», т. е. трупов отнерестовавших особей, в качестве корма для выращиваемой молоди надо уделить больше внимания.

К сожалению, закономерности, которым подчиняются изменения предельного возраста рыб как в пределах одной популяции, так и у разных популяций одного вида и, наконец, у разных видов рыб изучаются далеко не достаточно.

Закономерности воздействия хищников на популяцию

Потребление рыб другими организмами, в том числе рыбами, является одной из важнейших причин смертности. У каждого вида рыбы, особенно на ранних этапах онтогенеза, хищники составляют обычно один из важнейших элементов среды, приспособления к которому бывают весьма разнообразны. Большая плодовитость рыб, охрана потомства, покровительственная окраска, различные защитные приспособления (шипы, колючки, ядовитость и др.), защитные особенности поведения представляют собой различные формы приспособлений, обеспечивающие существование вида в условиях определенного пресса хищников.

В природе нет видов рыб, которые были бы свободны от большего или меньшего, но закономерного воздействия хищников. Одни виды подвержены этому воздействию в большей степени и на всех этапах онтогенеза, например анчоусы, особенно мелкие, сельдевые, бычки и пр. Другие подвергаются этому воздействию в меньшей степени и главным образом на ранних этапах развития. На более поздних этапах развития у некоторых видов воздействие хищников может сильно ослабевать и практически сходить на нет. К этой группе рыб относятся осетровые, крупные сомы, некоторые виды карповых. Наконец третья группа — это виды, у которых смерть от хищников и на ранних этапах онтогенеза очень невелика. К этой группе относятся только некоторые акулы и скаты. Естественно, что границы между этими выделенными нами группами условны. У рыб, приспособленных к значительному прессу хищников, меньший процент умирает от старости в результате старческого нарушения обмена веществ.

Бо́льшая или меньшая защищенность от хищников соответственно связана с выработкой способности компенсировать бо́льшую или меньшую гибель путем изменения темпа воспроизводства популяции. Виды, приспособленные к значительному выеданию хищниками, могут и компенсировать бо́льшие потери. Приспособление к определенному характеру воздействия хищников формируется у рыб, как и у других организ-

мов, в процессе формирования фаунистического комплекса. В процессе видообразования происходит коадаптация хищника и жертвы. Виды-хищники приспосабливаются питаться определенного типа жертвами, а виды-жертвы приспосабливаются теми или иными способами ограничивать воздействие хищников и компенсировать убыль.

Хищниками в широком смысле, включая и паразитизм, по отношению к рыбам являются почти все группы организмов от растений и простейших до млекопитающих. Но основными хищниками рыб являются сами же рыбы и главным образом в отношении ранних этапов онтогенеза некоторые группы беспозвоночных (кишечнополостные, моллюски, преимущественно головоногие, ракообразные и насекомые) Интенсивность воздействия хищников и выработка в связи с этим соответствующих защитных и компенсаторных приспособлений оказываются различными в водоемах разного типа и в водоемах разных широт. Весьма различны и формы защиты, и характер компенсаторных приспособлений у рыб разных широт и в разных биотопах.

Выше мы рассмотрели закономерности изменения плодовитости и, в частности, показали, что популяции одних и тех же видов в низких широтах оказываются плодовитее, чем в высоких. Близкие формы Тихого океана оказываются плодовитее, чем формы Атлантики. Рыбы рек Дальнего Востока плодовитее, чем рыбы рек Европы и Сибири. Эти различия в плодовитости связаны с разным прессом хищников в указанных водоемах. Формы защитных приспособлений от хищников у рыб весьма разнообразны: это — соответствующая покровительственная окраска, образование и распадение стай, развитие защитных шипов и колючек, ядовитость, охрана потомства, использование убежищ, особенности поведения и миграций. Защитные приспособления вырабатываются у рыб применительно к жизни в соответствующих местообитаниях. У рыб пелагиали основные формы защиты — это соответствующая «пелагическая» защитная окраска, быстрота движения и — для защиты от так называемых дневных хищников ориентирующихся при помощи органов зрения,— стаеобразование. Защитное значение стаи, видимо, трояко. С одной стороны, рыбы в стае обнаруживают хищника на более далеком расстоянии и могут от него скрыться (Никольский, 1955) С другой стороны, стая представляет и определенную механическую защиту от хищников (Мантейфель и Радаков, 1960; Радаков, 1961) Наконец, как это отмечено в отношении трески (хищник) и молоди сайды (жертва), множественность жертв дезориентирует хищника и затрудняет ему поимку добычи (Радаков, 1958)

Защитное значение стаи сохраняется у многих видов рыб не на всех этапах онтогенеза. Обычно оно свойственно ранним этапам; у взрослых рыб стайный образ жизни, теряющий защитную функцию, проявляется лишь в отдельные периоды жизни (нерест, миграция) Стая как защитное приспособление свойственна обычно молоди рыб во всех биотопах как в пелагиали, так и в прибрежной зоне морей, как в реках, так и в озерах. Стая служит защитой от дневных хищников, но облегчает отыскание рыб в стае ночным хищникам, ориентирующимся в поиске пищи при помощи других органов чувств. Поэтому у многих рыб, например, у сельдевых, на ночь стая распадается, и особи держатся в одиночку, чтобы с рассветом вновь собраться в стаю.

У прибрежных придонных и донных рыб различны и способы защиты от хищников. Основную роль приобретают различные морфологические защитные приспособления, различные шипы и колючки.

Развитие «вооружений» у рыб против хищников далеко не одинаково в разных фаунах. В фаунах морей и пресных вод низких широт «вооруженность» развита обычно интенсивнее, чем в фаунах более высоких широт (табл. 78). В фаунах низких широт относительное и абсо-

Таблица 78. **Процент рыб с шипами и колючками в разных морских фаунах (без миног и хрящевых)**

Показатели	Карское море	Белое море	Баренцево море	Северное море	Побережье Испании
Всего рыб	33	33	34	34	30
Без древнеглубоководных	33	33	36	42	41

лютое количество рыб, «вооруженных» шипами и колючками, гораздо больше, и «вооружение» у них развито сильнее. В низких широтах и ядовитых рыб больше, чем в высоких широтах. У морских рыб защитные приспособления в одних и тех же широтах развиты больше, чем у рыб пресных вод.

Среди представителей древнеглубоководной фауны процент «вооруженных» рыб несравненно меньше, чем в фаунах континентального шельфа (табл. 78).

В прибрежной зоне «вооруженность» рыб развита гораздо сильнее, чем в открытой части моря. По побережью Африки, в районе Дакара, в прибрежной зоне «вооруженные» виды рыб в траловых уловах составляют 67%, а вдали от берега снижается до 44%. Несколько иная картина наблюдается в районе Гвинейского залива. Здесь в прибрежной зоне процент «вооруженных» видов очень невелик (только сомы Ariidae), а в отдалении от берега он значительно возрастает (Радаков, 1962; Radakov, 1963). Меньший процент «вооруженных» рыб в прибрежной зоне Гвинейского залива связан с высокой мутностью прибрежных вод этого района и невозможностью из-за этого охоты здесь «зрительным хищникам», которые концентрируются в прилегающих участках с прозрачной водой. В зоне же с мутной водой менее многочисленные хищники представлены видами, ориентирующимися на жертву при помощи других органов чувств (см. ниже, стр. 178).

В морях Дальнего Востока аналогичное положение. Так, в Охотском море среди рыб прибрежной зоны процент «вооруженных» рыб больше, чем вдали от берега (Шмидт, 1949) То же наблюдается и по американскому побережью Тихого океана.

Относительное количество «вооруженных» рыб различно также в северной части Атлантического океана и в Тихом океане (Clements a. Wilby, 1961): в северной части Тихого океана процент «вооруженных» рыб много выше, чем в северной Атлантике. Сходная закономерность наблюдается и в пресных водах. Так, в реках бассейна Ледовитого океана «вооруженных» рыб меньше, чем в бассейне Каспия и Аральского моря. Разная «вооруженность» свойственна и рыбам, населяющим разные биотопы. В направлении от верховья к низовью рек относительная численность «вооруженных» рыб обычно увеличивается. Это отмечено в реках разных типов и широт. Например, в среднем и нижнем течениях Аму-Дарьи рыб, имеющих шипы и колючки, около 50, а в верхнем течении — около 30%. В среднем и нижнем течениях Амура «вооруженных» видов более 50, а в верхнем менее 25% (Никольский, 1956а) Правда, из этого правила бывают исключения в реках, текущих с юга на север в Северном полушарии. Так, в р. Оби, например, не удается подметить заметной разницы в «вооруженности» рыб верховья и низовья. В низовье процент «вооруженных» видов становится даже несколько меньше.

Весьма существенно различается и интенсивность или, как сказать, мощность развития «вооружений» в разных зонах. Как показал И. А. Паракецов (1958), близкие виды Северной Атлантики обладают менее развитым «вооружением», чем виды Тихого океана. Это хорошо просле-

То же имеет место и в пределах разных зон Тихого океана. У более северных видов «вооружеиие» развито слабее, чем у их близких родственников, но распространенных южиее (Паракецов, 1962). У видов, распространениых на бо́льших глубинах, спинные шипы развиты слабее, чем у родственных форм, распространенных в прибрежной зоне. Это хорошо показано у Scorpaenidae. Интересио, что в то же время, поскольку на глубинах относительные размеры жертв обычно крупнее

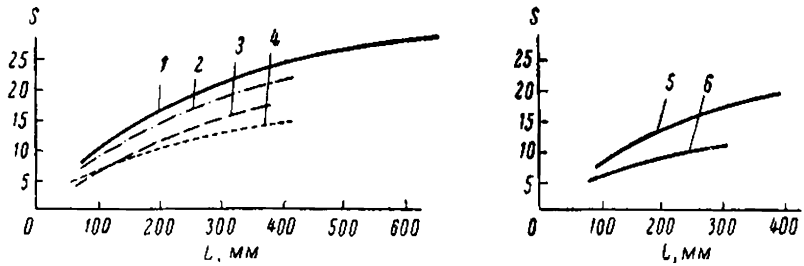


Рис. 52. Рост преоперкулярного шипа (S) с изменением длины тела рыбы (L) у представителей *Myoxocephalus* (слева) и *Gymnacanthus* (справа) (по Паракецову, 1958)

1 — *Myoxocephalus jaok* Cuv. a. Val.; *2* — *M. brandti* Steind.; *3* — *M. scorpius* L.; *4* — *M. quadricornis* L., *5* — *Gymnacanthus herzensteini* Jord. et Starks (Тихий океан); *6* — *G. tricuspis* Rhd (Атлантика)

(и иногда значительно), чем в прибрежной зоне, у глубинных «вооруженных» рыб обычно крупнее голова и сильнее развиты оперкулярные шипы (Phillips, 1961).

Таким образом, выявляется следующая общая закономериость: интенсивность воздействия хищников на популяции и соответственно развитие у рыб-жертв защитных приспособлений возрастают в направлении от высоких широт к низким и от верховий рек к низовьям. В общем, чем стабильнее абиотические условия той или иной зоиы, тем выше обычно в этой зоне пресс хищников. Обратная картина наблюдается в направлении от глубин к прибрежной зоне океана: на глубинах абиотические условия оказываются стабильнее, чем в прибрежной зоне, однако и интенсивность воздействия хищников тоже, видимо, ниже. Соответственно и хищники иизких широт оказываются приспособленными питаться лучше защищеиной добычей, чем более высокоширотные хищники. Поэтому переход хищника более низких широт иа питание более высокоширотиыми жертвами бывает обычно много легче, чем если хищники высоких широт переходят на питание жертвами более южного происхождения (Никольский, 1956а). Это относится также к паразитам. Более южиые по своему происхождению паразиты обычно причиняют больший вред, иападая иа северных жертв, чем северные паразиты, нападая на жертв более низких широт.

Естественно, что развитие шипов и колючек не создает абсолютной защиты от хищников, а лишь снижает интеисивиость воздействия хищника па стадо жертвы. Как показали М. Н. Лишев (1950), И. А. Паракецов (1958), К. Р. Фортуиатова (1959) и другие исследователи, иаличие колючек делает рыб менее доступными для хищников, чем рыб сходного биологического типа и формы, но лишеиных колючек. Наиболее наглядно это показано М. Н. Лишевым (1950) на примере поедания обыкновеиного и колючего горчаков в Амуре. Защита от хищников обеспечивается не только наличием колючек (возможностью наколов), но и увеличением высоты тела, например у колюшки (Фортунатова, 1959), или ширины головы, например у подкаменщиков (Паракецов, 1958). Защитное значение шипов и колючек меняется в завнсимости и

от величины и способа охоты хищника, поедающего «вооруженную» рыбу, а также от поведения жертвы. Так, например, колюшка в дельте Волги оказывается доступной разным хищникам разных размеров. У окуня в пище встречаются самые мелкие рыбы, у щуки — более крупные и у сома — самые крупные (Фортунатова, 1959) (рис. 53) Как показано Фрост (Frost, 1954) на примере щуки, с увеличением размеров хищника возрастает и процент потребления им «вооруженных» рыб.

Интенсивность потребления «вооруженных» рыб в очень большой степени зависит и от того, насколько хищник обеспечен пищей. У голодных рыб при недостаточной кормовой базе интенсивность потребления «вооруженных» рыб возрастает. Это хорошо показано в эксперименте с колюшкой (Hoogland, Morris a. Tinbergen, 1956—1957). Здесь мы имеем частный случай общей закономерности, когда в условиях недостаточной обеспеченности основной, наиболее доступной пищей спектр питания расширяется за счет менее доступных кормов, на добычу и усвоение которых тратится больше энергии.

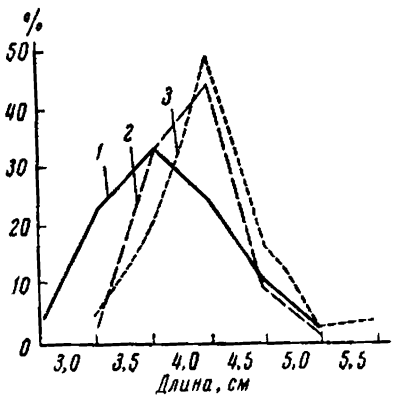


Рис. 53. Размеры половозрелой колюшки в пище окуня (*1*), щуки (*2*) и сома (*3*) (май — июль 1953 г.) (по Фортунатовой, 1959)

Существенное значение для доступности «вооруженных» рыб хищникам так же, как и другой пищи имеет поведение жертв. Как правило, рыбы выедаются хищниками в период их наибольшей активности. Это относится и к «вооруженным» рыбам. Так, например, девятииглая колюшка в дельте Волги доступнее всего хищникам в период размножения, в конце мая, и в период массового появления молоди, в конце июня — начале июля (рис. 54) (Фортунатова, 1959).

Мы рассмотрели только две формы защиты жертвы от хищников: стайное поведение и «вооруженность» жертв. Естественно, что формы защиты могут быть самыми разнообразными: это и использование тех или иных убежищ, например закапывание в грунт, и некоторые особенности поведения, например «крючок» у молоди сайды (Радаков, 1958), и вертикальные миграции (Мантейфель, 1961), и ядовитость мяса и икры, и многие другие способы. Интенсивность воздействия хищника на популяцию жертвы зависит от очень многих причин. Естественно, что каждый хищник приспособлен питаться в определенных условиях и определенными типами жертв. От характера местообитания жертв в очень большой степени зависит и специфика хищников, ими питающихся. В мутных водах рек Средней Азии основной тип хищников — это рыбы, ориентирующиеся на добычу при помощи органов осязания и органов боковой линии. Орган зрения у них в охоте за жертвами не играет существенной роли. Примерами могут служить большой лопатонос *Pseudoscaphyrhynchus kaufmanni* (Bogd.) и обыкновенный сом *Silurus glanis* L. Эти рыбы питаются и днем, и ночью. В реках же с более прозрачной водой сом — типичный ночной хищник. В верхних течениях рек Европейского Севера и Сибири, где вода чистая и прозрачная, хищники (таймень *Hucho taimen* Pall., ленок *Brachymystax lenok* Pall., щука *Esox lucius* L.) ориентируются на добычу главным образом при помощи органа зрения и ведут охоту преимущественно в светлое время суток. В этой зоне только, пожалуй, налим *Lota lota* (L.). ориентирующийся на добычу главным образом при помощи обоняния, осязания и вкуса, кормится в основном в ночное время. То же самое, естественно, наблюдается и в морях. Так, в прибрежных мутных водах Гвинейского залива хищники,

как указывалось, ориентируются в осиовиом при помощи органов осязания и боковой линии. Орган зрения в этом биотопе играет у хищииков подчиненную роль. Дальше от берега, за зоной мутной воды, в Гвинейском заливе в воде высокой прозрачности основное место занимают хищники, ориентирующиеся на добычу при помощи органа зрения, такие, как *Sphyraena*, *Lutianus*, тунцы и др. (Radakov, 1963).

Различны и способы охоты у хищников, добывающих пищу в зарослях и в открытых водах. В первом случае преобладают хищники-засадчики, во втором — ловящие добычу в угон. У многих хищников и в пределах одного местообитания четко выражена смена поедаемого корма

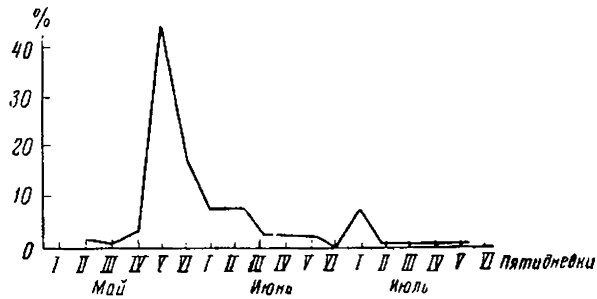


Рис. 54. Процент встречаемости колюшки в пище хищных рыб (май — июль 1953 г.) (по Фортунатовой, 1959)

в разное время суток: так, налим днем поедает малоподвижных беспозвоночных, а ночью охотится за рыбой (Павлов, 1959). Перкарина *Percarina maeotica* Kuzn. в Азовском море в дневное время питается главиым образом веслоногими раками и мизидами, а ночью поедает тюльку *Clupeonella delicatula* Nordm. (Канаева, 1956).

Характер и интенсивность воздействия хищников на популяцию мирной рыбы зависят от многих причин: от абиотических условий, в которых осуществляется охота, от наличия и обилия других видов жертв, которыми питается тот же хищник; от наличия других хищииков, питающихся той же жертвой; от состояния и поведения жертвы.

Резкие изменения абиотических условий могут очень сильно менять доступность жертвы для хищника. Так, например, в водохранилищах, где в результате значительных колебаиий уровня исчезает подводиая растительность, в прибрежной зоие резко ухудшаются условия охоты для хищника-засадчика щуки и, наоборот, создаются благоприятиые условия для хищника более открытых вод — судака.

Каждый хищник приспособлен питаться определеииым типом жертвы и, естественно, что наличие или отсутствие других видов жертв отражается на интенсивности выедаиия жертв. В этом отношении условия питания хищников изменяются особеино сильно, если появляются в массовом количестве жертвы, принадлежащие к другим, более северным фауиистическим комплексам. Так, иапример, в годы урожайные в Амуре на малоротую корюшку *Hypomesus olidus* (Pall.) весной, в период ее массового появления, все хищники переключаются на питание ею и, естественно, резко снижается их воздействие на других рыб (Лишев, 1950). Это иаблюдалось, например, в 1947 г. и иесколько в меньшей степени в 1948 г., а в иеурожайный иа корюшку 1946 г. хищиики перешли на питание другой пищей и спектр питания их расширился.

Сходиая картииа наблюдается и в морях; так, в Баренцевом море в годы, урожайные на мойву, эта рыба весиой составляет осиову пищи трески. В случае же отсутствия или малого количества мойвы треска

переходит на питание другими рыбами, в частности сельдью (Зацепин, и Петрова, 1939).

Уменьшение численности жертвы, например молоди иерки в оз. Култус, приводит к тому, что обычно питающиеся ею хищники того же фаунистического комплекса переходят в значительной степени на питание другой, менее свойственной им добычей, перемещаясь при этом иногда в период нагула в менее обычные для них местообитания, где условия их питания оказываются хуже (Ricker, 1941).

Существенное влияние на интенсивность выедания хищником жертвы оказывает наличие другого хищника, поедающего ту же жертву, или наличие хищника, в отношении которого первый хищник является жертвой.

В случае охоты двух хищников за одним видом жертвы доступность жертвы сильно возрастает. Это показано в эксперименте Д. В. Радаковым (1958), когда несколько хищников (треска) выедали жертв гораздо скорее, чем один хищник при той же плотности жертвы. Особенно повышается интенсивность выедания, если на рыбу одновременно охотятся хищники разных биологических типов. Одним из обычных способов защиты рыбы от хищника является выход в другое местообитание, где жертва оказывается недоступной для хищника, например уход от крупных хищников на мелководье, или прижимание ко дну от пелагических хищников, или, наконец, выпрыгивание в воздух летучих рыб.

Если за жертвой охотятся одновременно хищники разных биологических типов (например, при скате молоди дальневосточных лососей гольцы *Salvelinus* и подкаменщики *Myoxocephalus* в речках, впадающих в лиман Амура), интенсивность выедания резко возрастает, ибо уход от пелагических хищников в придонные слои делает жертву доступнее для донных хищников и, наоборот, уход от дна в толщу воды повышает выедание пелагическими хищниками.

Часто весьма резко может меняться интенсивность выедания жертв хищниками, если они сами находятся под воздействием хищника. Так, например, во время ската молоди горбуши и кеты из притоков Амура в низовьях притоков она в большом количестве выедается чебаком *Leuciscus waleckii* (Dyb.), причем, если здесь же в низовье притока держится щука *Esox reicherti* Dyb., для которой чебак является осиовной пищей, активность чебака как потребителя скатывающейся молоди лососей резко снижается.

Сходная картина наблюдается в Черном море в отношении хамсы, ставриды и пеламиды. При отсутствии пеламиды *Pelamys sarda* (Bloch) ставрида *Trachurus trachurus* (L.) весьма интенсивно питается хамсой *Engraulis encrassicholus* L. В случае же появления пеламиды, для которой ставрида является жертвой, потребление ею хамсы резко снижается.

Естественно, что воздействие хищника на популяцию жертвы осуществляется не с одинаковой интенсивностью в течение года. Обычно интенсивная гибель от хищников имеет место в течение сравнительно короткого промежутка времени, когда период активного питания хищника совпадает с таким состоянием жертвы, когда она оказывается относительно легко доступной для хищника. Это было выше показано на примере колюшки. У сома *Silurus glanis* L. дельты Волги вобла *Rutilus rutilus caspicus* Jak. играет важную роль в пище весной, с середины апреля до середины мая, когда сом съедает 68% своего годового рациона; летом в июне и июле, осиовную пищу сома составляет молодь сазана *Cyprinus carpio* L., скатывающаяся из полоев в аванделыту, а осенью — опять вобла, подходящая из моря в иизовье Волги на зимовку. Таким образом, вобла в пище сома имеет значение лишь около двух месяцев — во время нерестового хода, нереста и во время миграции осенью на

зимовку; в другое время сом в дельте Волги воблой практически не питается.

Иная картина наблюдается у жереха *Aspius aspius* (L.): он интенсивно поедает молодь воблы летом, когда она скатывается из нерестовых водоемов, главным образом в поверхностных слоях стрежневой части реки и недоступна для сома, но хорошо доступна для жереха. За летние месяцы (июнь-июль) жерех съедает 45% своего годового рациона, причем 83,3% (по числу штук) от всей пищи составляет молодь воблы. В остальное время года жерех воблой почти не питается (Фортуинатова, 1963).

Щука, как и сом, поедает главным образом идущую на нерест воблу в нижней зоне дельты, где держатся более крупные щуки. Скатывающаяся молодь воблы для щуки, как и для сома, оказывается малодоступной (Попова, 1961, 1965).

Очень ограниченный сезон треска, например, питается мойвой. Интенсивное питание трески мойвой продолжается обычно около месяца.

В Амуре малой корюшкой хищники обычно питаются интенсивно в два приема: весной, во время ее нереста, и осенью, во время ее миграции вверх по течению в прибрежной зоне (Вронский, 1960).

Очень сильно меняются условия воздействия хищников на жертвы в разные по гидрологическому режиму годы. В речных водоемах в многоводные годы обычно доступность жертв для хищников сильно снижается, а в годы с низким паводком увеличивается.

Определенное влияние оказывают хищники и на структуру популяции своей жертвы. В зависимости от того, на какую часть популяции воздействует хищник, он и вызывает соответствующую перестройку структуры популяции жертвы. Можно с уверенностью сказать, что большинство хищников осуществляет селективное изъятие особей из популяции. Лишь в некоторых случаях это изъятие не носит селективного характера, а хищник изымает из популяции жертвы добычу в том же размерном соотношении, в каком она содержится в популяции. Так, например, белуха *Delphinapterus leucas*, различные тюлени, калуга *Huso dauricus* (Georgi) и некоторые другие хищники выедают из стада ходовой кеты без отбора рыб определенных размеров. То же наблюдается, видимо, и в отношении скатывающейся молоди дальневосточных лососей — кеты и горбуши. Вероятно, неселективно питание трески нерестовой мойвой. В большинстве же случаев имеет место отбор хищником рыб определенного размера, возраста, а иногда и пола.

Причины избирательного питания хищников в отношении жертв разнообразны. Самая обычная причина — это соответствие относительных размеров и строения хищника размерам и строению, в частности наличию определенных защитных приспособлений, жертвы (шипов, колючек). Существенное значение имеет разная доступность разных полов. Так, например, у бычков, у колюшек во время охраны гнезда в большем количестве выедаются хищниками обычно самцы. Это отмечено, например, у *Gobius paganellus* (L.), что компенсируется бо́льшим процентом самцов у этого вида в потомстве (Miller, 1961). Меньшее выедание крупных рыб в нагульный период по сравнению с выеданием молоди часто может быть связано с их большей осторожностью (Милановский и Рекубратский, 1960). В целом же большинство рыб-хищников питается неполовозрелой частью стада жертвы. Половозрелая часть стада, особенно у крупных рыб, выедается хищниками сравнительно в незначительном количестве. В этом воздействие хищников отличается от воздействия вылова, который, как правило, изымает из популяции главным образом половозрелых особей. Так, из стада воблы хищники (судак, сом, щука) изымают рыб главным образом от 6 до 18 *см* длины, а промысел берет рыб длиной от 12 до 23—25 *см* (рис. 55).

если к этому добавить выедание мальков воблы молодью хищных рыб, то разница получится еще более значительной (Фортунатова, 1961).

Таким образом, воздействие хищников на структуру популяции жертвы обычно сказывается путем выедания молоди, т. е. сокращении величины пополнения, что вызывает повышение среднего возраста половозрелой части популяции. Какую часть всего стада рыбы выедают хищники и какую относительную величину смертности популяция может компенсировать воспроизводством, мы знаем еще очень плохо. По-видимому, эта величина порядка 50—60% от нерестового стада у рыб с коротким жизненным циклом и 20—40% у рыб с длительным жизненным циклом и поздней половой зрелостью.

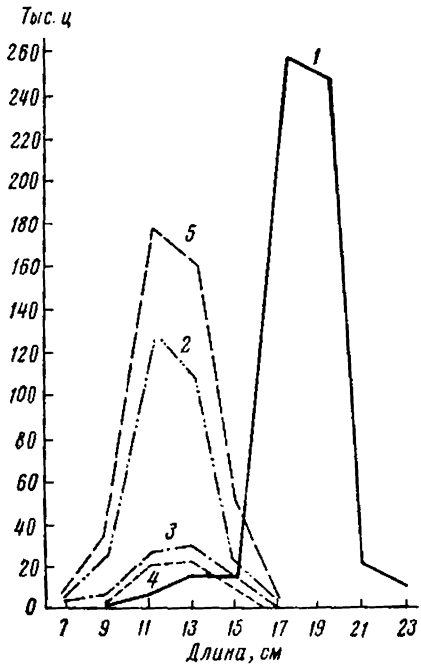


Рис. 55. Размерный состав изымаемой из водоема воблы (по Фортунатовой, 1961)

1 — в уловах; *2* — в питании судака; *3* — в питании щуки; *4* — в питании сома; *5* — в питании сома, щуки и судака (суммарно)

Количественных данных о том, какую часть популяции съели хищники, в литературе очень мало. Это затрудняется тем, что не удается определить общую численность ни популяции жертвы, ни хищника, ею питающегося. Однако в некоторых случаях попытки подобного рода делались. Так, Кроссмен (Crossman, 1959) определил, что радужная форель *Salmo gairdneri* Rich. выедает в оз. Пауль (Paul Lake) от 0,15 до 5% популяции *Richardsonius balteatus* (Rich.)

Иногда удается примерно определить соотношение естественной и промысловой смертности в отношении некоторых видов; так, К. Р Фортунатова (1961) показала, что хищники съедают лишь немного меньше воблы, чем ее вылавливается промыслом (в 1953 г., например, было выловлено 580 тыс. *ц* воблы, а хищники съели 447 тыс. *ц*).

Риккер (Ricker, 1952) выделяет три типа возможных количественных отношений хищника и жертвы:

1) когда хищник поедает определенное количество жертв, а остальная часть избегает поимки;

2) когда хищник выедает определенную часть популяции жертвы;

3) когда хищники поедают всех наличных особей жертвы, за исключением тех, которые могут избежать поимки, спрятавшись в такие местообитания, где хищник не может их добыть, или когда численность жертвы достигает столь малой величины, что хищник должен будет перейти в другую кормовую станцию.

В качестве примера первого случая, когда численность жертвы не ограничивает потребности хищника, Риккер приводит питание хищников нерестовыми скоплениями сельди или скатывающейся молодью лососей. В этом случае количество съеденных рыб определяется продолжительностью контакта с хищниками.

В качестве примера второго типа Риккер приводит поедание рядом хищников в оз. Култус молоди нерки, которой эти хищники питаются в течение всего года: здесь интенсивность выедания зависит как от численности жертвы, так и от численности хищника.

Наконец, третий случай,— когда интенсивность выедания определяется наличием убежищ и не зависит (естественно, в определенных пределах) от численности жертвы и численности хищника. Примером может служить выедание молоди атлантического лосося рыбоядными птицами в нерестовых реках. Как показано Элсоном (Elson, 1950, 1962), вне зависимости от исходной численности популяции жертвы ее может выжить только такое количество, которое обеспечено убежищами, где жертва оказывается недоступной хищнику. Таким образом, количественное воздействие хищника на жертву может быть трояким: 1) когда съедаемое количество определяется продолжительностью контакта жертвы и хищника и численностью и активностью хищника; 2) когда количество съеденных жертв зависит как от численности жертвы, так и хищника и мало связано с временем контакта; 3) количество съеденных жертв определяется наличием необходимых убежищ, т. е. степенью доступности для хищника. Хотя эта классификация в известной степени формальна, но она удобна при разработке системы мер биотической мелиорации.

Воздействие хищника на жертву, его характер и интенсивность, как говорилось, специфичны для каждого этапа развития так же, как специфичны и формы защиты. У личинок китайского окуня основные органы защиты — это шипы на жаберной крышке, а у мальков — колючие лучи плавников в сочетании с высотой тела (Захарова, 1950). У мальков летучих рыб — это уплывание от преследователя и рассредоточивание, а у взрослых выскакивание из воды.

Воздействие большинства хищников обычно продолжается короткий промежуток времени как в течение года, так и суток, и знание этих моментов необходимо для правильной регуляции воздействия хищников на стадо промысловой рыбы.

Влияние абиотических условий на смертность рыб

Роль абиотических условий в динамике численности и биомассы популяции как прямая, так и косвенная может быть весьма велика и разнообразна. Косвенное воздействие сказывается через изменение кормовой базы, условий нагула, условий воздействия хищников и паразитов и т. д.

Прямое летальное воздействие абиотических условий, естественно, особенно сильно сказывается на ранних стадиях развития: на икре, свободных эмбрионах и личинках, которые совсем неподвижны или малоподвижны и при изменении условий жизни в неблагоприятную сторону не могут переместиться и погибают.

Процент икры, погибающей от неблагоприятных условий, у разных видов рыб весьма различен и часто очень сильно меняется по годам. Так, у красной оз. Дальнего, по данным Камчатского отделения ТИНРО, смертность икры на нерестилищах менялась следующим образом (табл. 79).

Таблица 79. **Смертность икры красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в оз. Дальнем, Камчатка (по Крогиус, 1951)**

Год	Погибло икры, % от отложенной	Год	Погибло икры, % от отложенной	Год	Погибло икры, % от отложенной
1938	99,6	1941	41,2	1944	21,0
1939	76,7	1942	28,5	1945	35,0
1940	82,7	1943	21,7	1946	51,0

Основной причиной смертности икры красной, видимо, является нарушение газового режима в буграх.

Для выживания пелагической икры морских рыб, развивающейся в поверхностных слоях воды, большое значение из абиотических факторов имеют волнения. Как установлено в отношении хамсы (Дехник, 1961; Павловская, 1963), волнения более четырех баллов вызывают массовую гибель икры. Особенно чувствительна икра к волнениям на этапе дробления. После шторма в Черном море от 30 до 50% икры хамсы обычно оказывается погибшей.

По данным Т. В. Дехник (1961), смертность эмбрионов хамсы в Евпаторийском районе Черного моря в 1957 г. была 66,2, а в Прибосфорском районе в 1958 г.—49,6%. Каковы непосредственные причины смертности, не установлено.

Смертность икры аральского леща на нерестилищах разного типа весьма различна (табл. 80). Она вызывается в первую очередь ночными

Таблица 80. **Смертность икры леща на нерестилищах разного типа в северной части Аральского моря в 1948 г. (по Бервальду, 1950)**

Показатели	Кара-Чалан		Кара-Терень		Узун-Каир
Тип нерестилища	Наплав	Заросли урути	Напл	Заросли урути	Заросли урути
Насыщенность воды кислородом, %	0—65,5	60—129	20—84	89—95	Более 105
Смертность икры, %	10—66	Менее 10	Около 54	Около 15	Менее 10

кислородными заморами на нерестилищах типа наплавов. Икра, отложенная на урути (*Myriophyllum spicatum*), где кислородный режим благоприятен, погибает в незначительном количестве.

У аральского сазана основная причина гибели икры на аральских нерестилищах — это также кислородные заморы, возникающие главным образом в зоне наплавов и жесткой растительности и близ затопленных купаков тростника. На подобного типа нерестилищах насыщенность кислородом колеблется от 0 до 70, а смертность икры от 40 до 100%. На нерестилищах же других типов, где кислородный режим благоприятен (60—110% насыщения O_2), смертность икры сазана колебалась в 1948 г. от 6 до 20%.

Развитие в неблагоприятных для вида условиях приводит не только к гибели икры и личинок, но и к развитию уродливых особей. Так, по наблюдениям П. М. Коновалова (1950), при изменении солености воды отход икры при инкубации и количество уродливых личинок изменялись следующим образом (табл. 81).

Таблица 81. **Отход икры аральской воблы *Rutilus rutilus aralensis* Berg. и процент уродливых личинок при инкубации при разных соленостях воды (по Коновалову, 1950)**

Показатели	Контроль	Соленость воды, ‰			
		4,3	5,7	7,1	9,4
Отход икры за время инкубации, %	13,2	13,5	16,5	22,6	21,0
Количество уродливых личинок, %	5,5	5,0	6,2	7,3	9,0

Как видно, оптимальной для развития икры аральской воблы является соленость около 4—5‰. В воде выше этой солености отход икры и ко-

личество уродливых личинок возрастают. Однако, как известно, икра аральской воблы развивается и при солености воды 11,6‰.

Таким образом, на стадии икринки и свободного эмбриона абиотические факторы могут вызывать часто массовую гибель икры и личинок. Это бывает в тех случаях, когда абиотические условия выходят за пределы границ, к которым вид оказывается на данном этапе развития приспособленным. В большинстве случаев плотность засева икры на растительность и закладки в гнезда не отражается на интенсивности гибели. Связи процента гибели икры аральского леща и сазана с плотностью засева ни нам в 1935 г., ни Э. А. Бервальду (1950) наблюдать не приходилось, однако это, конечно, не означает отсутствия связи между плотностью засева икры и ее выживанием у всех видов и во всех случаях. Примеры, приводимые И. Г Фридляид (1951) о сахалино-хоккайдской сельди, говорят об обратном. Блекстер и Холлидай (1963), ссылаясь на данные Э. Леа и Рунстрема (Rünnström, 1941), отмечают, что, если икра сельди у морского побережья Норвегии лежит слоем от 0,5 до 2,5 *см*, то смертность икры составляет от 43 до 80%. Однако Парриш с соавторами (Parrish a. oth., 1959) даже в плотных скоплениях икры сельди у берегов Англии не наблюдали увеличения смертности. Блекстер и Холлидай (1963) на основании аквариальных наблюдений указывают, что у сельди есть оптимальные концентрации икры, при которых наблюдается наибольшее выживание. Как разреживание, так и увеличение густоты засева икрой усиливают смертность.

В некоторых случаях, видимо встречающихся в природе довольно редко, массовая гибель икры может происходить в результате переуплотнения. Подробнее на этом вопросе мы остановимся ниже.

Случаи гибели рыб в послеличиночный период вследствие изменения абиотических условий весьма редки и наблюдаются более или менее регулярно только на краю биологического ареала вида. Резкие перепады температуры могут иногда в морях вызывать массовую гибель рыб, для которых данные температуры оказываются смертельными. Естественно, что разные виды рыб по-разному реагируют на подъем или падение температуры: одни гибнут, другие выживают. При такой селективной смертности, особенно в замкнутых водоемах, часто может происходить коренное изменение состава ихтиофауны. Подобное явление описано, например, Бейли (Bailey, 1955) в одном озере штата Мичиган (Bass Lake), где значительная часть видов погибла и лишь немногие выжили. Основной причиной гибели как в этом, так и в большинстве других случаев, однако, является не непосредственно температура, а нарушение условий дыхания. Виды, способные жить длительное время почти в анаэробных условиях, например, обыкновенный карась, или дышать при помощи атмосферного воздуха, могут жить и при высоких температурах, а карась, как известно, может переносить даже длительное высыхание водоемов, зарывшись в ил (Шнитников, 1961). Вместе с тем даже незначительное повышение температуры и снижение насыщенности воды кислородом вызывают гибель ряда видов лососей. Конечно, прогнозируя возможную гибель рыб, нужно учитывать не только возможные температуры, но и состояние, в котором находится рыба.

Существенной причиной смертности рыб под воздействием абиотических условий являются заморы, возникающие в результате развития гнилостных процессов и исчезновения кислорода из воды водоемов. (Мы здесь не касаемся искусственно вызываемых заморов, возникающих в результате сброса сточных вод.) Они распространяются главным образом на лимнофильных рыб, зимующих в озерах, и иногда носят регулярный характер, особенно усиливаясь в суровые зимы. В тропиках известно много случаев гибели рыб в результате дефицита кислорода. Так, в Индии нередко в начале периода дождей в облачную погоду резк

снижается интенсивность фотосинтеза, а первые дожди смывают в сильно пересохшие водоемы много органических веществ, которые, отнимая кислород из воды, вызывают его дефицит, что приводит к массовой гибели рыб (Moitra, 1955). Летние ночные заморы, вызываемые изъятием кислорода растительностью, менее губительны, чем зимние заморы, и отражаются главным образом на икре и молоди рыб. Однако несомненно, что в динамике численности рыб на послеличиночных этапах развития абиотические условия играют гораздо бо́льшую постоянную косвенную роль, меняя — через изменение периода нагула, величины кормового ареала, интенсивности обмена, доступности кормов — обеспеченность популяции пищей. Об этом уже говорилось выше.

Низкая обеспеченность пищей как причина смертности

Формы влияния обеспеченности пищей на выживание популяции весьма разнообразны. Обеспеченность пищей влияет на интенсивность смертности главным образом косвенным путем. Как говорилось выше, более быстрый рост связан с более ранним выходом из-под интенсивного воздействия хищников; хорошая подготовленность к зимовке (высокая упитанность и жирность) ослабляет воздействие паразитов в зимнее время и снижает смертность (например, карпа в прудовых условиях). Лучшая обеспеченность родительского стада пищей приводит к продуцированию им более жизнестойкого потомства. Наконец, в некоторых случаях ухудшение обеспеченности пищей приводит к растягиванию сезона нагула и ставит иногда популяцию в неблагоприятные температурные и другие абиотические условия (например, в неблагоприятные по кормности годы задержка хамсы в Азовском море на местах нагула приводит иногда к массовой гибели). Недостаток пищи может быть непосредственной причиной гибели рыб, как правило, только на ранних этапах развития. Так, при отсутствии подходящей пищи личинки салаки *Clupea harengus membras* L. погибают на четвертые — пятые сутки (Лисивненко, 1960), личинка сельди гибнет после нескольких безрезультатных бросков за пищей (Soleim, 1942).

Таблица 82. **Биомасса летнего планктона в районе Медвежьего острова и урожайность поколения трески (по Corlett, 1958)**

Показатели	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.
Биомасса планктона (сухой вес), *мг/м*³	47	54	15	22	26	46	24	29	34
Численность годового класса	Высокая	Очень высокая	Низкая	Низкая	Средняя	Хорошая	Средняя	Средняя	Выше средней

Примечание. Численность поколений за 1956 1957 гг. оценена по данным ПИНРО.

Отмечается (табл. 82) также прямая связь мощности поколения трески и богатства планктона в летние месяцы года рождения поколения (Corlett, 1958).

Разная обеспеченность пищей в разные периоды нерестового сезона также отражается на состоянии и выживании личинок. Это наглядно показано Шелбурн (Shelbourne, 1957) на примере личинок морской камбалы. При низкой обеспеченности пищей на этапе смешанного питания в уловах преобладают очень худые личинки и совсем нет упитанных; наоборот, при богатом развитии планктона количество упитанных, более жизнестойких личинок сильно возрастает (рис. 56).

Однако было бы неправильным видеть прямолинейную связь между обилием кормовых организмов и выживанием личинок рыб. На графике, заимствованном из работы Р. М. Павловской (1963), мы провели, наряду

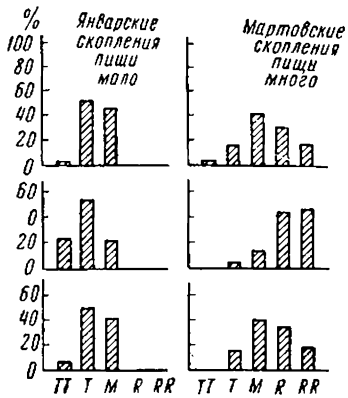


Рис. 56. Упитанность переходных стадий личинок камбалы из обильных и скудных скоплений планктона (Schelbourne, 1957)

TT — очень худые; *T* — худые; *M* средние; *R* — упитанные; *RR* — очень упитанные. Верхние столбики — личинки перед полным рассасыванием желточного мешка: стадия I (*d*); средние столбики — начало постжелточной стадии, 2 (*a*); нижние столбики — общая переходная стадия I (*d*) ÷ 2 (*a*)
Слева — январские скопления (пищи мало); справа — мартовские скопления (пищи много)

с прямой, намеченной автором, действительный ход зависимости величины поколения хамсы от количества корма (рис. 58). Как хорошо видно, в пределах 4—8 тыс. экз. зоопланктеров на 1 $м^2$ корреляции между численностью кормовых объектов и величиной поколения не наблюдается. При численности зооплаиктеров от 8 до 12 тыс. экз. есть почти прямая корреляция между величиной кормовой базы и численностью поколения.

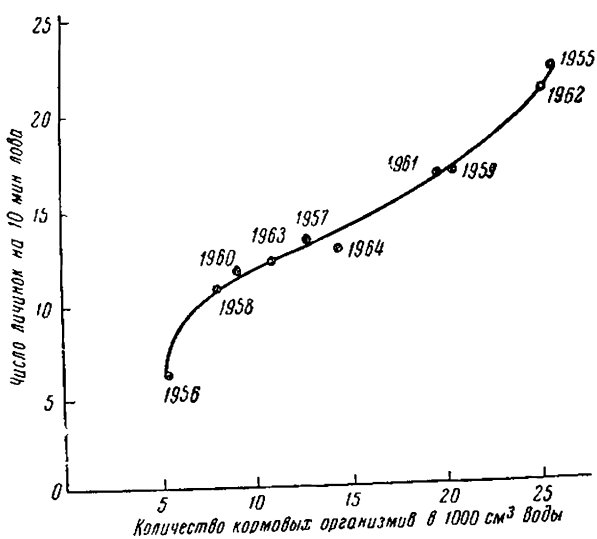


Рис. 57. Зависимость между количеством кормовых организмов в 1000 $см^3$ воды и числом личинок салаки на 10 мин. лова (по Лисивненко, 1961)

Наконец, при численности зоопланктеров от 12 до 16 тыс. экз. корреляции опять почти не наблюдается. Таким образом, имеются определенные как минимальные, так и максимальные пороговые концентрации, при которых численность поколения уже не зависит от обилия корма.

Очень четко выражена связь между численностью личинок салаки и количеством кормовых организмов (Лисивненко, 1961). В годы с богатым развитием планктона численность личинок салаки оказывается более высокой (рис. 57).

У черноморской хамсы также отмечена четкая связь условий нагула личинок на первых этапах внешнего питания и урожайности поколения (Павловская, 1963) (рис. 58).

В выживании личинок на первых этапах активного питания очень большое значение имеет состояние личинок и в первую очередь запас желтка у них (его количество и качество). Это отмечено у многих рыб. Например, у днепровского осетра *Acipenser guldenstädti* Brandt из более крупных икринок выводится более крупная и более жизнестойкая молодь. В условиях эксперимента разница между выживанием личинок, полученных из более крупной и из более мелкой икры, составила 10,6% в пользу первых (Семенов, 1963).

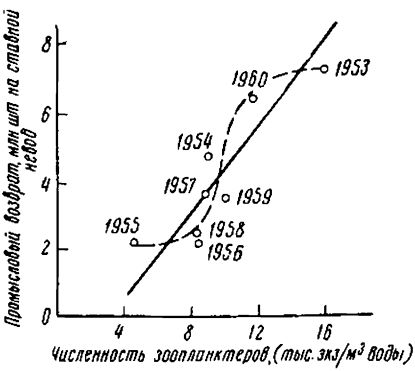


Рис. 58. Величина промыслового возврата поколений и численность кормовых для личинок хамсы организмов в июле (по Павловской, 1963)

Пунктирная линия проведена нами

Блекстер и Хемпел (Blaxter a. Hempel, 1963) показали, что личинки разных форм атлантической сельди *Clupea harengus* L., вышедшие из икринок большего веса и имеющие больший запас желтка, могут дольше переносить голодание и голодные личинки позднее теряют способность захватывать корм (рис. 59). Эти же авторы отмечают, что потомство от впервые нерестующих рыб может менее долго переносить голодание, чем потомство от повторно нерестующих рыб того же стада.

Разная выживаемость при голодании свойственна и разным локальным формам сельди. Обычно более северные формы приспособлены к перенесению более длительного голодания в личиночном состоянии, чем южные. Напомним, что северные формы обычно характеризуются меньшей относительной плодовитостью.

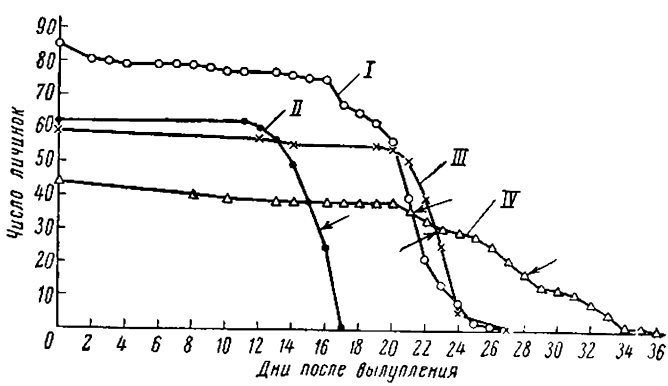


Рис. 59. Смертность личинок в обычных экспериментах по голоданию (по Blaxter a. Hempel, 1963)

I — сельдь Доггер-банка; *II* — сельдь Киля; *III* — Норвежская сельдь; *IV* — сельдь Даунс. Стрелками показана 50%-ная смертность

По данным Г. И. Фролейко (1959), у леща гибель личинок, находившихся без пищи на этапе резорбции желтка (C_1 по Васецову), наступила на 6-е сутки после начала активного питания контрольных личинок, которым давали корм. В первые сутки погибло 32,3% подопытных ли-

поздних этапах гибель от голода начиналась позднее. Так, личинки, лишенные корма на этапе C_2 (по Васнецову), начали гибнуть на 8-е сутки, личинки на этапе D_1 (по Васнецову) погибли после 9-суточного голодания и на этапе E (по Васнецову) прожили более 14 суток. Сходную картину В. С. Ивлев (1955) отметил у молоди воблы: более молодые личинки выдерживают голодание менее длительный срок, чем более старые; в среднем 10-дневные рыбки прожили без пищи в три раза меньший срок, чем 98-дневные.

Однако отсутствие констатации непосредственной гибели в результате голодания еще не говорит о выживании подобного голодавшего поколения.

Как показали опыты Г. Ф. Фроленко (1959) с личинками леща на этапе C_1, личинки, голодавшие одни и двое суток, в развитии почти не отставали от нормально питавшихся. На личинках, голодавших более продолжительное время, голодание сказывалось в зависимости от длительности голодания все бо́льшим замедлением роста. Личинки леща, голодавшие 8 суток, не смогли возобновить питание и погибли.

Как показал еще Йорт (Hjort, 1914) и подтвердили очень многие исследователи, у ряда рыб (сельдь, треска и др.) величина поколения определяется на ранних личиночных этапах, особенно на этапе смешанного питания в период перехода на внешний корм. Условия жизни на этапе смешанного питания фактически решают судьбу поколения у многих рыб.

Нельзя согласиться с Марром (Marr, 1956) и Т. В. Дехник (1961), что высказанные Йортом мысли и сегодня являются только гипотезой. Они подкреплены многими новыми фактами. Можно упомянуть хотя бы работы отечественных исследователей: Н. Л. Гербильского (1957), В. А. Григораш (1961), П. И. Грудинина (1961), Н. Н. Дислера (1953), Т. Ф. Дементьевой (1958), З. В. Красюковой (1958), С. Г. Крыжановского (1956), А. А. Костомаровой (1961), Л. И. Лисивненко (1960), Р. М. Павловской (1955, 1963), Д. А. Панова (1957) и ряд других.

Чем лучше обеспечена рыбка на этом этапе развития как желтком, так и внешней пищей, тем выше выживаемость. Рыбы с бо́льшим запасом кормовых ресурсов в желтке естественно при одной и той же обеспеченности внешней пищей, оказываются в лучших условиях развития и выживают в большем количестве. Наличие большего запаса пищевых ресурсов в желтке на этапе смешанного питания позволяет лучше переносить недостаток пищи. Как установлено В. А. Григораш, на этапе смешанного питания у особей плотвы с большим запасом желтка существует суточная ритмика в питании внешним кормом, а особи с малым запасом желтка вынуждены потреблять пищу круглосуточно, что, естественно, ставит их в худшие условия выживания. Несомненно, что качество родителей в той или иной степени, по-разному в разных условиях влияет на смертность личинок. Это хорошо показано В. И. Владимировым, К. И. Семеновым и В. Н. Жукинским (1965) на примере леща и тарани низовьев Днепра.

Однако нельзя согласиться с В. И. Владимировым (1964), который считает, что у ряда рыб «высокая смертность в период конца рассасывания желтка и начала питания экзогенной пищей объясняется не голоданием, а другими внутренними причинами». Эти «внутренние причины» В. И. Владимиров видит в том, что полноценные производители в нормальных условиях жизни дают тот или иной процент дефектного потомства, которое и погибает на определенных этапах развития. То, что у рыб в определенных условиях жизни может возрастать количество уродов в потомстве,— это факт, но то, что это может быть закономерным явлением, определяющим численность поколения в естественных условиях,— это не соответствует фактам. Развитие — это процесс, протекающий

в единстве внешнего и внутреннего. Интенсивность выживания определяется соответствием условий жизни и состояния организма, а не только какими-то внутренними причинами, переданными родителями потомству.

Поскольку выживание рыбы на этапе смешанного питания зависит, видимо, в значительной степени от обеспеченности желточным питанием (т. е. кормами, полученными от родителей), то возможно, что по количеству и качеству желтка можно в какой-то степени составить представление о жизнестойкости потомства. Хорошим показателем пищевых качеств желтка может служить количество в нем жира и общего азота. Как известно, относительное количество общего азота в желтке икры у разных видов рыб изменяется сравнительно слабо. Так, по данным Нидгема (Needham, 1931), количество белка (в процентах от сырого

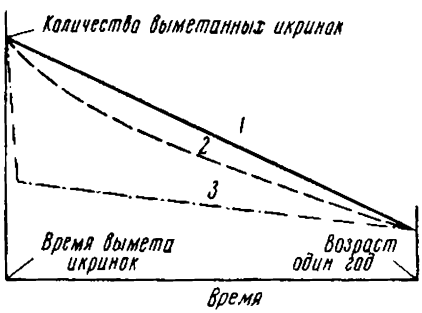


Рис. 60. Гипотетические кривые выживания от икры до годовика (по Магг, 1956)

1 — постоянные показатели выживания; *2* — показатели выживания повышаются с постоянной скоростью; *3* — показатели выживания очень низкие в течение критического периода

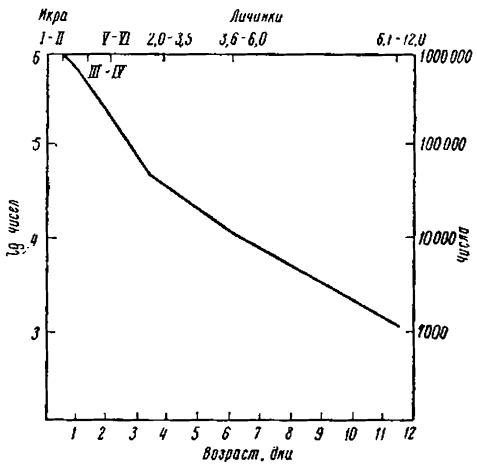


Рис. 61. Выживание икры и личинок черноморской хамсы (по Дехник, 1961)

веса) колеблется у 15 видов рыб, о которых приводятся сведения, от 22,37 до 32,25%, тогда как количество жира колеблется от 1,4 до 22,34%. По данным С. С. Виноградской (1954), у шести исследованных ею видов рыб Черного моря количество общего азота (на сухой вес) колебалось от 6,33 до 14,31%, а жира — от 3,88 до 32,6%. Таким образом, по даиным и Нидгема, и Виноградской, содержание белка (или общего азота) колеблется в полтора-два раза, а относительное количество жира в икре варьирует в 10 раз и более, т. е. жир является гораздо более изменчивым показателем, характеризующим состояние питательных веществ в желтке. И у одного и того же вида изменчивость содержания жира в икре на одной и той же стадии развития значительно больше, чем изменчивость общего азота.

Несомненно, что разное выживание разных видов рыб и разных поколений одного и того же вида на ранних этапах развития в значительной степени связано с обеспеченностью желточным питанием — как количеством, так и качеством желтка.

Мне представляется, что неправа Т. В. Дехник (1961) в своей трактовке данных Сетте (Sette, 1943) и Алстрома (Alstrom, 1954) о роли обеспеченности пищей в выживании атлантической скумбрии и тихоокеанской сардины на этапе смешанного питания. Приводимые Сетте и Алстромом примеры мне кажутся достаточно убедительными. Примеры возрастания смертности на этапе смешанного питания можно дополнить данными о дунайской сельди (Владимиров, 1953), балтийской салаки (Лисивненко, 1960) и многими другими.

Марр (Marr, 1956) выделяет среди морских рыб три типа «кривых выживания» (рис. 60). Первый тип характеризуется резким падением численности в течение короткого отрезка времени. У этих рыб, как говорит Марр, есть «критический период»[1], когда смертность у них сильно возрастает. После этого короткого периода интенсивность смертности стабилизируется. Для характеристики подобного рода рыб Марр приводит данные Алстрома (Alstrom, 1954) о тихоокеанской сардине *Sardinops sagax coerulea* Girard, у которой массовая смертность приходится на 5-дневный возраст при длине личинок около 3,25 *мм*. К этой же группе можно отнести и скумбрию.

Второй тип «кривой выживания» — это постепенное плавное уменьшение коэффициента смертности. Возможно, что такой тип кривой на ранних стадиях развития наблюдается у морской камбалы. Примером подобного типа кривой может служить кривая смертности (рис. 61) на ранних стадиях черноморской хамсы *Engraulis encrassicholus ponticus* P., приводимая Т. В. Дехник (1961). Наконец, третий тип, по Марру,— это когда на первом году жизни есть постоянный коэффициент смертности. Подобный тип кривой смертности, по его мнению, наблюдается у ряда рыб. В дальнейшем удастся установить, конечно, еще несколько «типов» кривых смертности, а вернее всего, что кривые смертности окажутся специфичными для разных видов и в то же время будут варьировать из года в год. Возможно, что в годы образования урожайных поколений кривая из первого типа с наличием «критического периода» будет превращаться в кривую второго типа, т. е. без «критического периода».

Несколько слов необходимо сказать о так называемых критических периодах. На разных этапах онтогенеза организм по-разному реагирует на разные воздействия. Как правило, на ранних этапах онтогенеза организм более стенобионтен, на более поздних — более эврибионтен. Часто наблюдается, например, что на одних этапах организм оказывается чувствительнее к воздействию одних факторов, например к сотрясениям, на других — к другим, например колебаниям температуры. Так, икра дальневосточных лососей очень чувствительна к сотрясениям на стадии замыкания бластопора. В это же время она выдерживает и малые давления. Это и понятно, так как в это время икра развивается в грунте в спокойном состоянии. Усиление прочности оболочек и потеря острой восприимчивости к встряхиваниям возникают у икры примерно в тот период, когда в реке начинаются подвижки льда, и лед часто ложится на грунт при падении уровня воды. Вместе с тем в первые этапы после оплодотворения икры лососи сравнительно легко переносят значительные колебания температуры, так как в природных условиях температура в это время сильно колеблется. К этапу формирования пигмента глаз амплитуда оптимальных температур несколько уменьшается, что связано с характером естественных изменений температуры в природной обстановке. Таким образом, когда рыбоводы говорят о «критических периодах» в развитии рыбы, они имеют в виду узкую приспособленность к определенному градиенту конкретного элемента или конкретных элементов среды, вырабатывающуюся как приспособительная реакция на относительную стабильность данного элемента среды в природной обстановке в период прохождения данного этапа развития. Трактовать «критические периоды» как реализацию каких-то нарушений, полученных по наследству от родителей (Владимиров, 1964), неправильно. «Критические периоды» — это одна из форм проявления единства организма и

[1] Термин «критический период» («La période critique»), насколько мне известно, впервые введен Фабр-Демергом и Биетри (Fabre-Domergue et Bietrix, 1897) для обозначения этапа смешанного питания у морских рыб. К своим выводам они пришли на основе аквариальных наблюдений за выращиваемыми личинками.

среды, а не автогенетический процесс, проходящий вне зависимости от среды.

Известно, что у одних видов рыб колебания урожайности по годам выражены резко, у других слабо. По-видимому, у видов, у которых резко выражены флюктуации, обычно выживание идет по кривой первого типа с наличием «критического периода», т. е. резкого перелома кривой. При этом максимальная смертность приходится обычно на один и тот же этап развития — на этап перехода с желточного питания на внешнее. У рыб, у которых флюктуации выражены слабо, на ранних этапах развития смертность тоже может резко увеличиваться, но коэффициент смертности обычно изменяется плавно. Если же и бывают резкие изменения коэффициента смертности, то они у одного и того же вида в разных водоемах и в разные годы обычно приходятся на разные этапы развития.

Заключение

В трактовке закономерностей убыли популяции существуют три направления.

Первое рассматривает убыль популяции только как результат случайных внешних воздействий, а ответ на эти воздействия трактуется как инадаптивный, пассивный ответ. Взаимоотношения хищника и жертвы рассматриваются как результат случайных столкновений, подчиненных только статистическим закономерностям. Закономерной связи родительского стада и потомства, по этой точке зрения, не существует.

По второй точке зрения, убыль популяции определяется внутренними свойствами особей в популяции и мало зависит от внешних условий. Это представление так же, как и первое, противопоставляет организм среде, разрывает единство организмов и среды и в этом невольно смыкается с предыдущим направлением.

Третье направление в трактовке закономерностей убыли, которое я пытался развивать, исходит из представления о единстве внешнего и внутреннего. Оно рассматривает взаимодействие популяции с абиотическими факторами и хищниками как приспособительную взаимосвязь.

Основные закономерности, которым подчиняется смертность рыб в популяции, нам рисуются следующим образом.

1. Каждый вид рыбы приспособлен к определенной интенсивности смертности. Рыбы с коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью приспособлены к более лабильной смертности, чем рыбы с длинным жизненным циклом и поздним возрастом полового созревания.

2. Предельный возраст, которого могут достигать особи каждого вида рыбы, специфичен для вида. Он может несколько меняться в связи с изменением обеспеченности пищей и возраста полового созревания. Смерть особей от старости в определенном возрасте — это видовое приспособление. Видовым приспособлением является также смерть самцов и самок в разном возрасте.

3. В процессе видообразования происходит взаимное приспособление хищников и их пищевых организмов: у видов-жертв вырабатываются соответствующие способы защиты и определенная интенсивность воспроизводства, а у хищников — определенные способы охоты, а также сезонный и суточный ритм питания, связанный с особенностями поведения жертвы.

4. В фаунах низких широт напряженность отношений хищник — жертва сильнее, чем в фаунах высоких широт. С этим связано большее развитие у видов-жертв в низких широтах различных защитных приспособлений и бо́льшая интенсивность воспроизводства. В связи с большей защищенностью рыб-жертв более низких широт хищники более южного происхождения (в Северном полушарии) легче переходят на питание

жертвами более северного происхождения, чем хищники северного происхождения на питание более южными жертвами.

5. Формы защиты жертвы от хищника у рыб очень разнообразны: это окраска, форма тела, различные шипы и колючки, ядовитость, особенности поведения, включая защитное значение стаи и миграции. Все защитные приспособления относительны и действуют в отношении определенных типов хищников, к которым вид приспособился в процессе своего становления. Меняются защитные приспособления и в процессе онтогенеза.

6. Каждый тип хищника приспособлен питаться жертвами определенного размера и формы. Поэтому хищники изымают из популяции жертвы особей определенного размера, т. е. в большинстве случаев питание хищников носит селективный характер. Преимущественно поедаются особи младших возрастов, что снижает величину пополнения стада.

7. Абиотические условия являются причиной смертности главным образом на ранних этапах онтогенеза, когда особи еще малоподвижны и не могут уйти от летальных доз того или иного фактора среды. Действие абиотических факторов может как вызывать гибель непосредственно, так и создавать более или менее благоприятные условия для выедания хищниками и менять обеспеченность популяции пищей.

8. Формы летального воздействия абиотических условий в природной обстановке разнообразны, но основные — это изменение температуры и насыщения воды кислородом. Для выживания икры морских рыб в ряде районов существенное значение имеют шторма. Однако в динамике популяции абиотические условия действуют гораздо сильнее не прямо, а косвенно — через изменения обеспеченности пищей. Прямое летальное действие абиотических условий сильнее сказывается на границе ареала вида, чем в его биологическом центре.

9. Обеспеченность пищей может непосредственно вызывать гибель части популяции обычно на ранних этапах онтогенеза, особенно на этапе перехода с питания желтком на внешний корм. Существенное значение при этом имеет обеспеченность личинок желточным кормом, что в большей степени зависит от обеспеченности пищей родительского стада в предыдущий нересту сезон.

10. Обеспеченность пищей оказывает большое косвенное влияние на динамику популяции. Изменения темпа роста, определяемые обеспеченностью пищей, связаны с разной интенсивностью выедания хищниками. Истощенные рыбы хуже переносят изменения абиотических условий и легче заражаются паразитами.

Глава седьмая

Промысловая смертность

(Влияние вылова на стадо промысловой рыбы и на ихтиофауиу в целом)

Рыба как весьма ценный пищевой продукт издавна привлекала внимание человека. Виднмо, человек начал потреблять рыбу в пищу минимум около десяти тысячелетий назад. Однако, хотя всякий вылов в какой-то степени отражается на стаде промысловой рыбы, воздействие человека на рыбное население водоемов путем вылова ощутимо стало сказываться значительно позже. По мере развития хозяйства воздействие вылова становилось все сильнее, и в настоящее время вылов превратился в мощнейший фактор, очень сильно отражающийся на условиях жизни популяций многих промысловых рыб. Достаточно указать, что за последние 50 лет общий мировой вылов рыбы увеличился с 9 508 200 *т* в 1918 г. до 44 700 000 *т* в 1962 г., т. е. возрос более чем в три раза. Даже в послевоенные годы (с 1948 по 1962) улов возрос болес чем в два раза. Однако уловы разных групп рыб нарастают далеко не одинаковыми темпами. Как видно из табл. 83, основное значение в мировом улове имеют две группы рыб: сельдевидные (сельдь, сардины, анчоусы) и тресковые (треска, пикша, сайда, хэк и др.) (Моисеев, 1964).

Уловы как сельдей, так и тресковых дали за период 1955—1960 гг. прирост ниже среднего прироста всего улова. Улов и сельдевидных, и тресковых возрос по сравнению с уловом 1948 г. менее чем на 50%. У сельдевнднных он составил 147, а у тресковых 128%. Однако в самые последние годы вследствие исключительно быстрого развития морского рыболовства Перу, уловы которого достигли почтн 7 млн. *т*, уловы сельдевидных очень сильно возросли. Известно, что основным объектом рыболовства Перу является анчоус *Engraulis ringens* 7. Как видно из табл. 83, улов этих рыб, на что указывал еще Йорт (Hjort, 1914) на основании исследований арктической трески и сельди, подвержен наибольшим колебаниям в результате колебания урожайности поколений отдельных годов.

Столь значительное увеличение общих уловов было достигнуто под действием ряда факторов, из которых два первых в некоторой степени взаимосвязаны. Я имею в виду совершенствование техники и организации разведки и поиска рыбы, а также совершенствование техники лова, т. е. повышение уловистости орудий и эффективности способов рыболовства. Немаловажное значение для увеличения добычн рыбы в морских водоемах имело совершенствование рыбопромыслового флота.

Тоннаж и автономность промыслового флота сильно возросли. Это позволило значительно расширить районы рыболовства, сократить относительную затрату времени на переходы по сравнению с затратой времени на лов. Уловы сильно возросли в результате увеличения численности, тоннажа и мощности рыболовного флота, который претерпел существенные и количественные, и качественные изменения. Так, количество самоходных рыболовных судов в СССР возросло в 1956 г. по сравнению с 1938 г. на 454%, а в США на 188,2%. Средний тоннаж, например, моториых рыболовных судов США увеличился примерно с 20 *т* в 1938 г. до 22 *т* в 1955 г. (FAO Yearbook, 1962; Шпарлинский, 1959). Это

позволнло расширить как днапазон опромышляемых глубин, так и районы рыболовства путем освоения более удаленных от рыбных портов участков Мнрового океана. Достаточно указать, что если в 1930—1935 гг. нашн тральщнки получалн промысловые уловы обычно с глубнн до 200—300 *м*, то в настоящее время отечественные тральщики успешно ведут промысел до глубин 700—800 *м* и более.

В предвоенные годы в Северной Атлантике наш траловый флот не выходил за пределы Баренцева моря, и автономность плавания тральщика не превышала обычно месяца, в настоящее же время наш траловый флот работает и в Северо-Западной Атлантике, и у побережья Западной Африкн. Автономность плавания современных рыболовных тральщиков возросла до двух месяцев и более. В наших дальневосточных водах до второй мировой войны траловое рыболовство почти не велось. В настоящее же время наш траловый флот промышляет в отдаленных районах Берингова моря вплоть до Бристольского залива на восток.

Не менее важный источник роста мировой добычи рыбы — это повышенне уловистости орудий и эффективности способов лова. Под уловистостью, нли абсолютной уловистостью, понимается отношение количества добытой рыбы к количеству, находившемуся в зоне облова отцеживающим орудием, или отношение количества рыбы, попавшей в сеть либо ставную ловушку, к количеству рыбы, прошедшей через сеченне, занятое оруднем лова. Под относительной уловистостью понимают отношение количества рыбы, добытой данным оруднем, к количеству рыбы, добытой за тот же срок в аналогичных условиях сходным по величине орудием, но нной конструкцни или сделанным из иных материалов.

Существенный скачок в рыболовстве Северного моря дали, например, введение в 30-х годах трала Виньерон Даля, относительная уловистость которого значительно выше уловистости обычного оттертрала, а также применение капроновых сетей, относительная уловистость которых значительно выше, чем фильдекосовых.

Естественно, что успешность рыболовства определяется не только уловистостью орудий и эффективностью способов лова, но и тем, насколько районы облова совмещаются с местами концентрации объектов лова. Нахождение мест скоплений, как известно, достигается на основе знания поведения и распределения рыбы (последнее в средних показателях обычно отражается на промысловых картах) Существенную роль играет и непосредственное обнаружение рыбы по всплескам (например, тунцов), по скоплению птиц, непосредственно с самолета (стаи сардин, скумбрин, анчоусов и др.), при помощи ориентировки на звуки, издаваемые рыбамн, например, лов нерестующей большой желтой рыбы *Pseudosciaena crocea* (Rich.) весной в районе Ниибо, когда рыбаки «прослушивают» рыбу и, ориентнруясь на издаваемые ею звуки, направляют рыболовный флот к местам скопления. Наибольшее значение при ориентировке рыболовного флота на скоплення рыб в настоящее время имеют гидролокационные приборы, позволяющие не только обнаруживать скопления рыб, но и определять нх положение в толще воды и примерную мощность, что в свою очередь позволяет вести уже «прицельный» лов. Примерами подобного «прицельного» лова могут служить хотя бы облов зимовальных скоплений сельди разноглубинными тралами в районе Фарерских островов, когда за отдельные подъемы уловы достнгали 40 *т*, или лов *Sardinella aurita* Val. разноглубиинным тралом у западных берегов Афрнкн, когда некоторые уловы за подъем достигалн нескольких десятков тонн.

Биологнческой основой разведки и поиска рыбы, а также составления промысловых карт является знаине закономерностей распределения, миграцнй и поведения рыб. Разведка и поиск рыбы, осуществляемые на основе использования только одних технических средств, ок[illegible]

Таблица 83. **Мировой улов рыбы за последние годы (по данным ФАО)**

Показатель	1948 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.			1963 г.
Пресноводные рыбы												
Общий улов, тыс. *т*	1,61	2,57	1,83	3,03	3,25	3,71	4,04	4,56	4,57	4,68	4,67	5,73
% от общего улова	8,3	10,3	10,5	10,5	10,7	12,0	12,5	12,7	12,0	11,2	10,4	12,3
% к 1948 г.	100	170	176	188	202	231	251	284	284	290	290	350
Лососи, корюшки												
Общий улов, тыс. *т*	0,52	0,59	0,61	0,72	0,75	0,73	0,73	0,64	0,61	0,80	0,55	0,61
% от общего улова	2,7	2,4	2,3	2,5	2,5	2,3	2,3	1,8	1,6	1,9	1,2	1,3
% к 1948 г.	100	114	117	138	145	141	141	124	117	155	106	117
Камбалообразные												
Общий улов, тыс. *т*	0,50	0,54	0,54	0,60	0,69	0,69	0,79	0,89	1,21	1,32	1,21	0,95
% от общего улова	2,6	2,2	2,0	2,1	2,5	2,2	2,4	2,5	3,1	3,1	2,7	2,0
% к 1948 г.	100	108	108	120	138	138	158	179	244	264	244	190
Тресковые												
Общий улов, тыс. *т*	3,60	3,78	4,19	4,69	5,00	4,52	4,39	4,55	4,84	5,04	5,51	5,85
% от общего улова	18,5	15,2	15,5	16,5	16,5	14,6	13,5	12,7	12,6	12,0	12,4	12,6
% к 1948 г.	100	105	116	130	139	125	122	126	135	140	15[illegible]	163
Сельдевидные												
Общий улов, тыс.	4,86	6,25	6,71	6,46	7,1[illegible]	7,33	7,50	9,10	10,31	12,61	14,66	14,81
% от общего улова	25,0	25,0	24,9	23,0	23,	23,	23,1	25,4	27,0	30,2	32,8	31,8
% к 1948 г.	100	135	138	134	126	150	155	188	211	260	300	305
Тунцы, бонито, скумбрии												
Общий улов, тыс. *т*	0,95	1,36	1,49	1,54	1,78	1,90	1,99	1,99	2,14	2,23	2,38	2,44
% от общего улова	4,9	5,4	5,5	5,4	5,9	6,1	6,1	5,6	5,6	5,3	5,3	,3
% к 1948 г.	100	144	157	162	188	200	210	210	255	235	250	

Таблица 83 (окончание)

Показатель	1948 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956		1958 г.		1960 г.	1961 г.		1963 г.
Прочие морские костистые рыбы												
ций улов, тыс. *т*	1,66	2,36	2,46	2,94	3,34	3,56	3,79	3,96	3,88	4,05	4,27	4,57
от общего улова	8,6	9,5	9,1	10,4	11,0	11,4	11,6	10,8	10,1	9,7	9,6	9,8
к 1948 г.	100	143	148	176	201	215	228	240	34	244	259	276
Акулы и скаты												
ций улов, тыс. *т*	0,31	0,30	0,31	0,29	0,30	0,33	0,32	0,33	0,35	0,35	0,37	0,39
от общего улова	1,6	1,2	1,0	1,0	1,0	1,1	1,0	0,9	0,9	0,8	0,8	0,8
к 1948 г.	100	98	100	92	98	106	104	106	113	113	120	126
Не определенные рыбы												
ций улов, тыс. *т*	3,08	4,47	4,74	4,8[illegible]	4,62	4,82	5,47	6,23	6,45	6,75	6,77	7,08
от общего улова	15,8	17,6	17,6	17,2	15,4	15,5	16,9	17,4	16,9	16,2	15,1	15,2
к 1948 г.	100	145	154	160	152	158	179	203	211	219	220	230
Беспозвоночные и водоросли												
ций улов, тыс. *т*	2,32	2,80	3,13	3,21	3,31	3,55	3,44	3,68	3,87	4,00	4,33	3,97
от общего улова	12,6	11,2	11,6	11,4	11,0	11,4	10,6	10,2	10,2	9,6	9,7	8,9
к 1948 г.	100	121	135	140	143	154	149	160	170	174	188	171
Общий ов												
с. *т*	19,41	24,91	27,01	28,31	30,16	31,14	32,46	35,93	38,23	41,83	44,72	46,40
к 1948 г.	100	130	140	147	156	162	169	185	198	216	230	249
Темп нарастания												
к улову предыдущего года		28,4	8,2	4,8	6,6	3,2	4,2	10,7	6,4	9,[illegible]	6,9	8,3

всегда менее успешными; это работа как бы вслепую. Современная разведка рыбы должна осуществляться на основе данных биологического анализа (состояние рыбы и ее кормовой базы) с учетом гидрологических данных с широким использованием современных технических средств: гидроакустики, подводного телевидения, авиаразведки и других. Хотя перечисленные вопросы определенным образом связаны с проблемой динамики численности рыб, я в настоящей работе вопросов биологических основ разведки рыбы специально не рассматриваю.

Уловистость орудий рыболовства

Уловистость орудия и эффективность способа лова зависят как от конструкции орудия и техники лова, так и в не меньшей степени от приспособительных свойств облавливаемой популяции рыбы. Уловистость орудия лова есть результат взаимодействия орудия и популяции облавливаемой рыбы. Естественно, что результат этого взаимодействия в очень большой степени будет зависеть от обстановки, в которой это взаимодействие осуществляется.

Определение абсолютной уловистости орудий и эффективности способов лова весьма затруднено, и до настоящего времени нет универсального способа определения абсолютной уловистости. Абсолютная уловистость орудий лова определяется различными способами. Определение уловистости неводов осуществляется путем сопоставления улова неводом с уловом выставленных за неводом и окружающих его сетей. Л. И. Денисов (1951) таким путем установил, что из обметанной неводом площади уходит около 30% рыбы. По В. Т. Богаевскому (1951), количество добытых в р. Амур неводом сазанов составляло только 65% от добытых сетями. В. Г. Андреев (1949) определял уловистость невода путем выпуска в зону облова меченых рыб. Этими опытами установлено, что с площади облова весной уходило 72% рыбы и осенью 60, а из замкнутого неводом пространства — весной 49 и осенью 52% обметанной рыбы (леща, сазана, воблы). Под нижнюю подбору ушло 34 и в обход бежного кляча 32%. Средний коэффициент уловистости, определенный по этим данным, равен 0,34%.

Интересные результаты получили Б. Г. Иоганзен и А. Н. Гундризер (1961), которые на одной из обских неводных тоней (Колпашево) выпускали перед неводом, находившимся на разных стадиях притонения, помеченных рыб. В результате этого эксперимента удалось показать, что уловистость невода составляет около 40% от отчленяемого неводом косяка рыбы.

Стопроцентной уловистости, т. е. такого случая, когда вылавливается вся рыба, находящаяся в зоне облова, практически никогда не бывает. Стопроцентная уловистость принимается только в некоторых абстрактных схемах, а в действительности даже при обловс путем временного спуска водоема какая-то небольшая часть рыбы обычно все же ускользает, уходя вместе со спускаемой водой или закапываясь в грунт. Так, например, при спуске пруда на биологической станции Московского университета в Чашниково, где находились ранее пущенные туда змееголовы, часть из них закопалась в грунт и не смогла быть обнаружена. То же самое очень часто наблюдается и при полном спуске прудов, населенных обыкновенным карасем, который весьма успешно зарывается в жидкий ил дна.

Не удается осуществить стопроцентный облов и при глушении или отравлении рыбы в определенных участках водоемов. Конечно, при подобных способах лова уловистость может весьма близко приближаться к стопроцентной.

Уловистость орудия или эффективность способа лова зависят от множества причин. Основные из них, как мне представляется, следующие:

1) конструкция, материал орудия и способ лова;
2) незаметность орудия лова для рыбы;
3) характер поведения рыбы в зоне облова.

Скорость движения большинства видов промысловых рыб, как это хорошо известно, обычно больше скорости движения орудия лова. Поэтому в большинстве случаев орудие лова не может «догнать» рыбу. Это относится как к тралам, так и к неводам и другим отцеживающим орудиям лова. Так, например, скорость движения плывущей трески (длиной 50—60 *см*) составляет около 2 *м/сек*, а скорость тяги трала — 5—6 *км/час* (максимум 1,5 *м/сек*); скорость движения тунца — свыше 3 *м/сек*, скумбрии — 189—300 *м/сек* (Blaxter a. Dickon, 1959), а скорость замета кошелькового невода 2—4 *см/сек*, погружения же нижней подборы много меньше. Наши отцеживающие орудия могут соревноваться в скорости движения только, пожалуй, с камбалами, да и последние, как это хорошо можно видеть на подводных киносъемках, могут делать на короткие расстояния довольно быстрые броски, значительно превышающие по скорости скорость движения трала (Радаков, 1964). Принцип лова отцеживающим орудием заключается в дезориентации рыбы, которая, будучи испугана, «сама идет в кутец». Это, конечно, не относится к случаям облова зимующих скоплений, например зимнему лову сельди у Фарерских островов, когда рыба находится в состоянии пониженной активности, почти неподвижна и крайне слабо реагирует на приближение орудия лова.

Как установлено многими исследованиями (см. сводку у Радакова, 1961), в стае рыба обнаруживает опасность на более далеком расстоянии и легче ее избегает. Этим, в частности, объясняется тот факт, что при облове разреженной рыбы уловистость отцеживающих орудий лова часто оказывается относительно выше, чем при облове стаи. Значительно повышается уловистость орудия, если наряду с орудием лова на рыбу одновременно действует какой-либо раздражитель. На этом основано применение различных отпугивающих средств, как-то: ботанье при неводном и сетном лове, отпугивание отрицательно реагирующих на свет рыб (например, карп) светом из закоряженных участков водоемов, опускание какого-нибудь издающего звуки прибора в ворота кошелькового невода в момент кошелькования и др.

Как показал эксперимент Д. В. Радакова и Д. С. Николаева (1959), наличие хищной рыбы в зоне облова значительно повышает улов мирных рыб, которые служат пищей находящегося в зоне облова хищника.

На уловистость, особенно объячеивающих орудий при лове рыб, ориентирующихся при помощи органа зрения, существеннейшее влияние оказывает цвет орудия. Как показали проведенные еще в 1936—1939 гг. П. М. Колтановским и мною опыты лова жаберными сетями разного цвета в Аральском море, в прозрачной воде открытых частей Арала (прозрачность около 15 *м*) самыми уловистыми в отношении шемаи *Chalcalburnus chalcoides aralensis* Berg и чехони *Pelecus cultratus* (L.) были сети черного цвета (окрашенные кристалл-виолетом), затем коричневые (дубленые) и наименее уловистыми — белые. Особенно резкая разница по уловистости наблюдалась в дневные часы. Ночью разница сохранялась, но была несколько меньше. В мутных же участках предустьевых районов Аму- и Сыр-Дарьи (прозрачность 0,5—1 *м*) уловистость сетей была обратной; наименее уловистыми оказывались сети черного цвета.

Уловистость орудий рыболовства зависит и от освещенности, и от распределения рыбы в толще воды. Она очень сильно меняется в днев-

время, причем разные рыбы по-разному улавливаются дневные и ночные часы. Так, по данным разных авторов, треска днем обычно ловится лучше, чем ночью.

Это же относится и к сайде. Что же касается пикши, то ее уловы оказываются более или менее одинаковыми и днем, и ночью. Только в районе Фарер уловы пикши ночью обычно бывают выше. Ночные уловы камбал (морская камбала, лиманда, морской язык) обычно несколько выше дневных (Kruuk, 1963).

Рыба по-разному пытается избежать орудий лова в зависимости от температуры воды. Так, в холодной воде карп старается обойти сеть под нижнюю подбору, а в теплой воде — перескочить через верхнюю подбору (Hunter a. Wisby, 1964)

Таблица 84. **Количество крючков, которое дает улов, соответствующий улову на 100 дрифтерных сетей (по Thurow, 1963)**

Сезон лова	Улов лосося в открытой Балтике, шт.	Количество крючков, дающих улов, соответствующий улову 100 дрифтерными сетями
1956/57	293 000	771
1958/59	422 000	575
1959/60	248 000	758
1960/61	434 000	692
1961/62	585 000	567

Суточная ритмика уловов связана у разных рыб с разными причинами. Одни рыбы в светлое время суток могут обнаружить орудие лова на более далеком расстоянии и легче его избежать. У многих рыб разница в уловах в разное время суток связана с суточными вертикальными миграциями. Уходя в определенное время от дна, эти рыбы становятся менее доступными для донных орудий лова. Наконец, разная уловистость орудий лова в светлое и темное время суток может быть связана с разной активностью рыб в светлое и темное время суток.

Как хорошо известно, существенное значение для уловистости объячеивающих, а в несколько меньшей степени и отцеживающих орудий лова имеет материал, из которого сделана сеть. Так, например, из кутцов трала, сделанного из манильского волокна, уходит менее крупная рыба, чем из кутцов тралов, сделанных из пеньки.

Существенное значение для повышения уловистости орудий лова имеет их правильное использование. Например, при лове ставными сетями, сочетая их свойства залавливать рыбу со способностью ориентировать движение рыбы вдоль полотна при правильной расстановке сетей по отношению друг к другу, можно весьма сильно повысить уловы (Бервальд, 1964).

Очень важно для уловистости орудия лова и состояние, в котором находится рыба. Голодная рыба, только что пришедшая на кормовое пятно, обычно менее осторожна, чем пробывшая на кормовом пятне некоторое время (см. далее в разделе о селективности). Как указывалось выше, зимующая рыба значительно менее чутко реагирует на орудие рыболовства, чем рыба, кормящаяся и мигрирующая. Уловистость крючных наживных орудий в большой степени зависит не только от конструкции поводцов, как это хорошо известно, например, из опыта морского лова лосося в Балтике, но и от качества наживки или ее имитации, и от сезонного и суточного ритма питания рыбы, с которым должно совпадать время постановки снастей.

Уловистость крючных орудий лова сильно зависит от накормленности рыбы. Поэтому в годы с плохими условиями питания и в годы с высокой численностью популяции уловы крючными орудиями возрастают быстрее, чем уловы другими орудиями лова. Это наглядно видно по изменению в годы с разной численностью стада относительного количества крючков, дающих тот же улов лососей в Балтике, что и 100 сетей (табл. 84).

Как видно, в годы высокой численности лосося относительная уловистость крючных орудий лова по сравнению с сетями возрастает. Разница в уловистости объячеивающих и отцеживающих орудий рыболовства может быть связана с возрастным составом облавливаемого стада. Так, в норвежском сельдяном рыболовстве в годы, когда в стадо вступает мощное пополнение, относительная величина улова на рыболовное усилие кошельковыми неводами оказывается выше, чем относительная величина улова дрифтерными сетями. В 1954—1956 гг., например, относительный улов на рыболовное усилие кошельковыми неводами был значительно выше, чем дрифтерными сетями (вступление в промысел урожайного поколения, 1950 г.), а в 1958—1960 гг – наоборот (Østvedt, 1964).

Все изложенное, мне думается, наглядно показывает, что уловистость орудия или эффективность способа лова, отдельные аспекты которой мы рассмотрели, определяется не только, а во многих случаях не столько конструкцией и инженерными свойствами орудия, сколько способом его применения, который должен быть основан на знании морфо-эколого-физиологических свойств промышляемого вида рыбы.

Как известно (Радаков, 1956), на приближение орудия лова рыба обычно реагирует примерно так же, как она реагирует на хищника. Скорость движения орудия лова обычно много меньше скорости движения рыбы, поэтому повышение уловистости может достигаться не столько путем увеличения скорости движения орудия лова, сколько путем увеличения орудия до таких размеров, чтобы рыба не замечала его до тех пор, пока не будет им окружена (это относится главным образом к кошельковым и закидным неводам), или путем дезориентации рыбы в момент лова, или (см. ниже) путем привлечения рыбы к орудию лова. Для уловистости объячеивающих орудий лова существенное значение имеет их малая заметность.

Селективность орудий и способов лова

Всякий вылов в той или иной степени и форме селективен. В некоторых случаях селективность рыболовства может быть выражена очень слабо, и практически ее можно не учитывать, в других (и таких случаев большинство) селективность рыболовства сильно отражается на структуре стада. Селективность рыболовства определяется двумя моментами: с одной стороны, разной отбирающей способностью орудий рыболовства, с другой,—разным поведением разных видов рыб, особей разного возраста, принадлежащих к одному и тому же виду, и, наконец, особей одного и того же возраста, но находящихся в разном биологическом состоянии.

Характер отбирающего действия орудия рыболовства есть результат взаимодействия орудия и рыбы. Характер селективного действия, как известно, зависит от размеров орудия, его конструкции, материала, из которого орудие сделано, места, времени и способа применения. Характер селективного действия определяется видовым составом облавливаемого скопления рыбы, размерным составом облавливаемого стада, биологическим состоянием рыб в популяции (зрелость половых продуктов, жирность, упитанность, накормленность, характер поведения и др.)

При конструировании каждого орудия или разработке способа лова нужно учитывать свойства рыб, для добычи которых орудие или способ предназначены.

Само собой понятно, что размер орудия, размер ячеи того сетного полотна, из которого конструируется орудие, его материал и цвет должны выбираться из расчета на то, какую рыбу, какой формы, подвижно-

сти, с развитием у нее каких органов чувств предполагается ловить. При выборе орудия лова должен учитываться и сезон лова. То же относится и к способам лова. Например, при лове на свет необходимо учитывать видовые особенности реакции рыбы на свет, характер органа зрения, вернее спектр видимости, сезонную динамику освещенности и сезонную динамику реакции рыбы на свет, связь реакции рыбы на свет с ее биологическим состоянием.

Селекция орудиями и способами лова проявляется как в отборе рыб определенного вида или видов из облавливаемого скопления особей разных видов, так и в отборе определенных особей из одновидовой популяции. В пределах популяции одного вида формы селективности могут быть весьма разнообразными. Рассмотрим лишь осиовные из них. Эти формы следующие:

1) отбор рыб определенного размера;
2) отбор рыб определенного пола и зрелости;
3) отбор рыб определенной упитанности и жирности;
4) отбор рыб разной накормленности.

Об отборе рыб определенного размера путем применения орудий лова с ячеей той или иной величины накоплена обширная литература. Наиболее обычным случаем является отбор рыб определенной длины путем применения орудий рыболовства с такой ячеей, которая пропускает рыбу меньше определенных размеров.

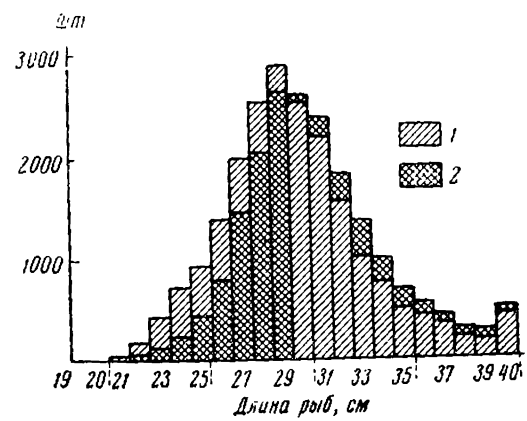


Рис. 62. Влияние ячеи большого размера на размер вылавливаемых рыб (по Graham, 1939, 1948)

нормального размера; чея большого размера

Как видно на рис. 62, увеличение размеров ячеи кутца трала приводит к сдвиганию кривой размерного состава рыб в улове вправо. Наоборот, уменьшение ячеи приводит к сдвиганию размерного состава улова влево.

Из трех типов сетных орудий рыболовства (отцеживающие, ловушки и объячеивающие) размеры ячеи сетного полотна в орудиях первых двух типов, как известно, определенным образом влияют на характер левого крыла кривой размерного состава облавливаемой популяции, пропуская мелких рыб. При изменении размеров ячеи сетного полотна, из которого конструируется орудие, изменяется минимальный размер залавливаемых орудием рыб. На правую часть размерного ряда облавливаемой популяции изменение размеров ячеи (естественно, до определенного предела) не оказывает прямого влияния, и обычно правая ветвь кривой размерного состава рыб в уловах отражает размерный состав более крупных рыб в облавливаемой популяции. При лове объячеивающими орудиями, как известно, имеется прямая связь между минимальными, средними и максимальными размерами добываемых рыб и размерами ячеи сетного полотна (речь идет об одностенных сетях).

На примере размерного состава балтийской салаки, добытой мелкоячейным тралом и жабериыми сетями с ячеей 10 *мм*, отчетливо видно разное отбирающее действие отцеживающего и объяченвающего орудий лова (рис. 63). Сейчас накоплен очень большой материал по селективному действию различных орудий рыболовства. Особенно детальные

ны по изучению селективности кутцов тралов. Показана разная селективность кутцов разиой конструкции, с разным способом посадки полотна, кутцов, сделанных из разного материала, из безузловой дели и

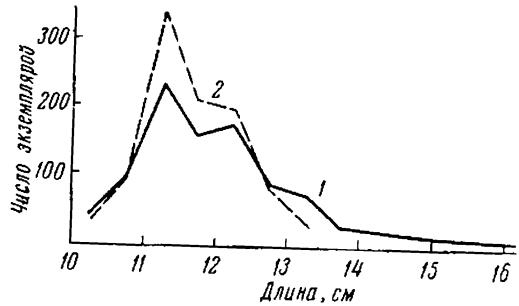


Рис. 63. Размерный состав балтийской салаки из ставных сетей и трала (по Никольскому и Беляшиной, 1959)
1 — трал; *2* — кш: сеть

дели обычного типа. Весьма детально исследована селективная роль различных покрытий. Особенно много материала накоплено в изданиях Международного Совета по изучению моря и Рыбохозяйственной комиссии Северо-Западной Атлантики. В нашу задачу, естественно, не входит подробный анализ всех этих исследований.

Связь размеров ячеи и длины добываемой сетью рыбы выражается простой формулой:

$$a = Kl, \tag{8}$$

где a — размер ячеи; l — размер рыбы; K — коэффнциент, который различен для разных видов, зависит от экстерьера рыбы и меняется с возрастом рыбы и изменением ее упитанности (Баранов, 1960).

Ф. И. Баранов (1936, 1960) приводит специальный график, характеризующий связь длины рыбы с разной высотой тела и ячеи орудия лова (рис. 64)

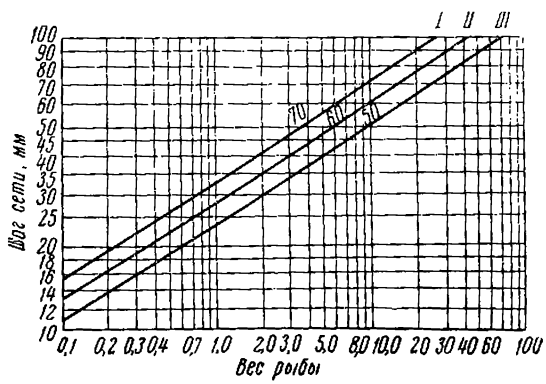


Рис. 64. Соотношение между весом рыбы, высотой тела и радиусом ячеи (по Баранову, 1933)
II — судак; *III* — плотва

У большинства рыб, как это правильно отмечают Киплинг (Kipling, 1957) и Н. К. Пятерикин (1958), соотношение размеров улавливаемой сетью рыбы с размерами ячен в объячеивающнх орудиях в значительной степени зависит от формы, точнее «конусности» тела рыбы. Конусность Н. К. Пятерикнн (1958) выражает следующей формулой:

$$\beta = \frac{C_2 - C_1}{S}, \tag{9}$$

где C_2 — больший обхват передней части тела перед спинным плавником; C_1 — меньший обхват передией части тела за жаберными крышками; S — расстояние между обхватами.

В пределах соответствия обхватов тела периметру ячеи сети рыба обычно и залавливается сетью. В свою очередь обхват (обычно наибольший) не остается постоянным в течение жизненного цикла рыбы и в течение года; он варьирует с изменением упитанности, степени наполненности кишечника пищей, зрелости половых продуктов. В связи с этим варьируют и размеры добываемых сетью рыб (Farran, 1936; Le Cren, 1951; Kipling, 1957, и др.).

Эта зависимость справедлива в отношении не всех рыб: она справедлива в отношении рыб с относительно равномерным, пологим подъемом спины — таких, как сельдь, голец *Salvelinus* sp., большинство сигов, плотва, язь, окунь, треска и многие другие. У рыб с резким подъемом спины за затылком (например, карась, спаровые и др.) эта зависимость искажается.

Под коэффициентом селективности (K_s) (selection factor) обычно понимается отношение длины рыбы (l), 50% которой проходит через ячею, а 50% остается в орудии лова, к размерам ячеи (B), т. е.

$$K_s = \frac{l_{50\%}}{B} \qquad (10)$$

Существенное влияние на размерный состав улова оказывает и материал, из которого сделано орудие лова. Так, например, при лове бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pall.) в Азовском море драгами с ячеей в кутце 20 *мм* при кутце из капроновой нитки $^{34}/_{18}$ ловятся более крупные бычки, чем при кутце с тем же размером ячеи, но из хлопчатобумажной нитки $^{20}/_{12}$ (табл. 85).

Таблица 85 **Размеры добываемых бычков *Neogobius melanostomus* (Pall.) драгами с кутцами из разной нитки (ячея 20 *мм*) (по Ионасу, 1960)**

	Число рыб данной длины			
			при кутце из хлопчатобумажной дели $^{20}/_{12}$	
		самцы		самцы
6—7	—		—	1
7—8	1	3	1	2
8—9	2	4	13	24
9—10	6	19	22	19
10—11	27	23	27	18
11—12	18	24	12	17
12—13	15	29	7	26
13—14	3	15	2	9
14—15	1	3		1
15—16	—	2		—
M	11.1	11,7	10,2	10,7
n	73	122	84	117

Размеры добываемой рыбы зависят также от толщины нитки орудия лова. В отношении этого же бычка-кругляка показано, что при облове одного и того же скопления драгой с ячеей 20 *мм* из капроновой нитки $^{34}/_{18}$ ловится более мелкая рыба (самцы в среднем 12,0, самки 11,0 *см*),

чем при ловле дратвой с такой же ячеей, но из капроновой нитки
(средний размер самцов 13,6, самок 12,1 *см*).

Существеннейшее селективное значение, особенно в отцеживающи орудиях, имеет характер посадки сетного полотна. От того, как «раскры вается» при движенни ячея отцеживающего орудия, очень сильно зави сит величина прилова молоди.

Сильно меняется селективное действие тралов и другнх отцеживаю щих орудий и в зависимости от велнчины улова. Чем больше улов, тем как правило, шире варьирует фактор селективности (selection factor) тем больше прилов маломерной рыбы. Это хорошо показал, например Боль (Bohl, 1964) в отношении камбал.

Из общей закономерности соотношения между размерами ячеи ору дия лова и залавливаемой рыбы есть много исключений.

Некоторые виды рыб улавливаются в сеть не только путем объячеи вания передней частью тела; часть особей зацепляется за сетное по лотно челюстнымн костями (щуки, судаки, сиги и др.), зазубренным лучами плавников (сазаны, караси, многие сомы н т. д.) или жучкам (осетр, стерлядь, лопатонос). Улов судака жаберными сетями в Нидер ландах, по данным Havinga a. Deelder (1949), состоит из рыб, пойман ных различными способами: объячеивающихся передней частью тел (такие рыбы составляют основную массу улова) и некоторого колнче ства обычно более крупиых особей, зацепнвшихся за сеть челюстным костями (рис. 65) Это же явление мы наблюдали при попадании щу в килечные сети в бассейне Амура и попадании судаков и крупных оку ней в мелкоячейные сети на Учинском водохранилище. Зацепляясь че люстнымн костями, в ставные сетн попадают обычно только хищны рыбы в момент охоты за добычей. Особенно резко увеличивается про цент пойманных таким способом рыб в период интенсивного нагула Желудки у них обычно пустые или слабо наполненные. Мирные рыбь например сиги и другие, редко цепляются за сеть таким образом. Одна ко при лове плавными сетями, когда сеть находится в движении, ил при ботальном лове, когда рыбу загоняют в сеть, мирные рыбы тож могут зацепляться за сетное полотно в довольно значительном количе стве. Иногда процент добытых подобным образом молодых особей «не законной» длины бывает весьма значителен. Так, по данным Л. И. Де нисова (1951), прилов молоди судака в Цимлянском водохранилнш рамовыми капроновыми сетями с ячеей 36 *мм* составлял 64,3% (по чис лу штук от всего улова судака), сетями с ячеей 40 *мм* — 40,0% и с ячее 50 *мм* — 22%. По данным того же исследователя, в Цимлянском водо хранилище в сети, выставляемые в русле Дона, попадает от 1 до 15 шт мелкой стерлядн, которая зацепляется за сеть главным образом спин ными жучками.

Существенное отбнрающее действие оказывает также размер крюч ков и наживки прн лове рыбы на крючиую снасть, причем во многи случаях имеют значение не столько механические причнны, сколько ха рактер восприятнй рыбой крючка и наживки (Thurow, 1964).

Значительно меньше исследован вопрос о селективности рыболов ства в результате разного поведения рыб разного размера. Как пока зано Ю. Е. Мнлановским и В. А. Рекубратским (1960) на пример обыкновенного гольяна, рыбы разного размера по-разному реагирую на один и тот же раздражитель. При появлении раздражителя сначал из кормового скопления уходят более крупные особи, затем средние потом мелкие.

Таким образом, приближающееся орудие имеет больше возмож ностей захватывать более мелких рыб, чем более крупных. Эта форм селекции по размерам еще плохо изучена, между тем при конструирова

нии орудий рыболовства на нее необходимо обратить самое серьезное внимание.

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, поэтому и улавливаются они обычными орудиями хуже, чем мелкие, и для их промысла требуются специальные орудия лова. То же самое относится к треске. Так как крупная треска в меньшей степени связана с дном, чем мелкая (это отмечал еще

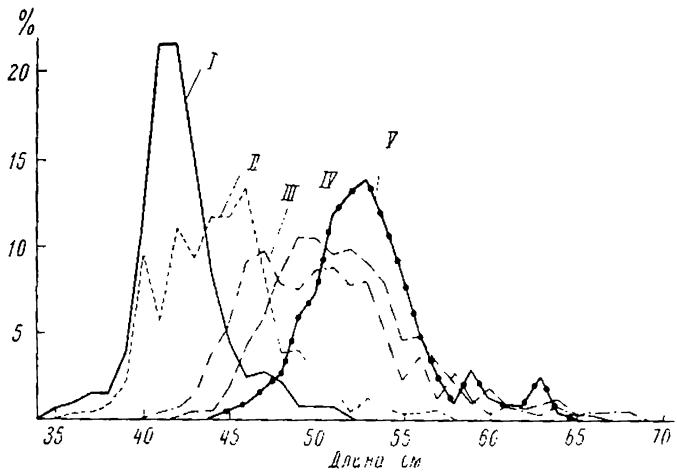


Рис. 65. Процентное распределение судака *Lucioperca lucioperca* по размеру в уловах сетями с разной ячеей (по Havinga a. Deelder, 1949)

I — 86 *мм*; *II* — 92–96 *III* — 100 *мм*; *IV* — 105 *V* — 110 *мм*

И. И. Месяцев, 1939), то тралом она улавливается хуже, чем мелкая. Донные тралы отбирают более мелкую рыбу.

Такое же значение имеет 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 или крючками разного размера. Отбирающее действие оказывает рыболовство и на рыб разного пола. Наиболее обычная форма отбора рыб того или иного пола сетными орудиями рыболовства связана с разницей в размере самцов и самок. Как хорошо известно, сетной лов ходовой воблы в Северном Каспии дает больший процент самок, а сетной лов ходовой нерки в приустьевых районах р. Фрезер дает больший процент самцов (Peterson, 1954). При лове нерки в Бристольском заливе жаберными сетями с ячеей $5^1/_2$ дюймов на перестилища пропускается часто вдвое больше самок, чем самцов (Mathisen, 1962) Подобное явление отмечено у бычка-кругляка, при промысле которого более крупноячейными драгами процент более мелких самок в уловах оказывается меньше процента самцов. Так, в уловах драг с ячеей в кутце 20 *мм* самки составляют от 29 до 43%. Нормальное же соотношение полов у бычка-кругляка равно 1 : 1 (Ионас, 1960).

Существенное значение в отборе рыб того или иного пола имеет лов в 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 у нерестующего стада.

Очень яркий пример селекции рыб одного пола — морских окуней (Sebastes) Северной Атлантики приводит В. П. Сорокин (Sorokin, 1963). Он показал, что у обыкновенного морского окуня (*Sebastes marinus* L.) интенсивный облов приходится на момент, когда самки концентрируются в местах выметa личинок. Такой вылов преимущественно самок, по мнению Сорокина, уже сказался на эффективности размножения этого вида. С другой стороны, у окуня клювача *Sebastes mentella* Travin, наоборот, интенсивный облов ведется в тех местах и в то время на местах нагула, 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, бо́льшая подвижность самцов по сравнению с самками приводят в некоторых озерах к повышенному вылову самцов этого вида.

Разная интенсивность вылова рыб разного пола может явиться результатом разной реакции особей разных полов на один и тот же раздражитель. Так, самки каспийской кильки с текучими половыми продуктами не привлекаются на свет, вследствие чего в это время ускользают от облова (Шубников, 1959).

Практически, по-видимому, при промысле каждого вида рыбы один из полов вылавливается в относительно меньшем количестве, чем другой, но в большинстве случаев, вероятно, эта разница 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.

Селективное действие рыболовства может сказываться и в отборе рыб определенной стадии зрелости половых продуктов. В этом отношении, видимо, большее значение имеет лов объячеивающими орудиями. Поскольку сети отбирают рыб определенного экстерьера, то может получиться так, что из стада будут отбираться рыбы с наиболее отвисшим брюшком, т. е. с более развитыми половыми железами. Селективность объячеивающих орудий по этому признаку отмечает Ле Крен (Le Cren, 1951) в отношении обыкновенного окуня.

Очень существенное селективное действие на популяцию оказывает вылов, отбирая рыб определенной упитанности.

Как показал Фарран (Farran, 1936) в отношении сельди Северного моря, поскольку существует прямая корреляция между коэффициентом упитанности и обхватом рыбы как наибольшим, так и за жаберными крышками, и коэффициент упитанности весьма существенно изменяется в течение года, то в связи с этим меняются в течение года и размеры рыбы, залавливаемой сетью с одной и той же ячеей. Так, например, в сети с ячеей 12—19 *мм* в окружности попадает сельдь при коэффициенте упитанности 0,95 и длиной от 29,38 до 33,20 *см*, а при коэффициенте упитанности 1,05 в те же сети попадают рыбы длиной от 21,73 до 31,10 *см*. Как удалось показать Т. Н. Беляниной и мне (Никольский и Белянина, 1959; Белянина, 1961), рыбы мельче модальной величины ловимых сетью с данной ячеей улавливаются более упитанные по сравнению с одноразо-

мерными рыбами средней упитанности в популяции. Наоборот, особи размерами крупнее модальной группы вылавливаются менее упитанные по сравнению со средней упитанностью одноразмерных рыб в популяции.

Если размеры ячеи в сети подобраны для вылова модальной размерной группы особей популяции (как в приводимом ниже примере с салакой), такая сеть берет рыб модальных размеров той же упитанности, что и упитанность рыб в популяции (рис. 66) Однако более мелкие рыбы (левая часть размерной кривой сетного улова) имеют более высокую упитанность, чем средняя упитанность рыб этих размеров в популяции, а рыбы правой части кривой размерного ряда в сетном улове имеют меньшую упитанность, чем средняя упитанность рыб этого размера в популяции.

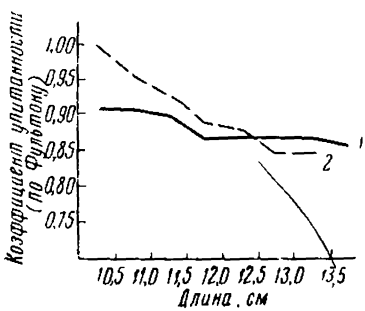


Рис. 66. Упитанность салаки *Clupea harengus membras* (L.) из ставных сетей и трала (по Никольскому и Беляниной, 1959)

1 — трал; *2* — килечная сеть

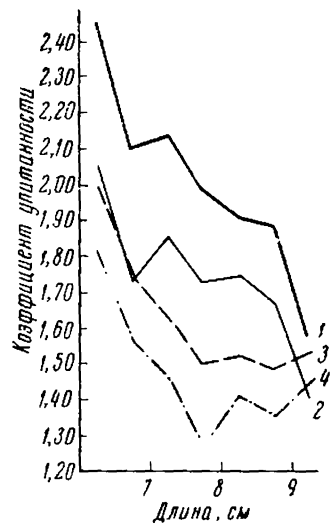


Рис. 67. Упитанность ерша *Acerina cernua* (L.) из невода и ставных сетей (по Никольскому и Беляниной, 1959)

1 — из неводных уловов, по Фультону; *2* — из неводных уловов, по Кларк; *3* — из сетных уловов, по Фультону; *4* — из сетных уловов, по Кларк

Если размеры ячеи в сетях ниже оптимальных для модальной группы рыб в популяции, то сеть с такой ячеей ловит особей с упитанностью ниже средней упитанности рыб данного размера в популяции (наш пример с ершом) (рис. 67) Если размеры ячеи в сетях выше оптимальных для модальной размерной группы в популяции, то такая сеть отбирает особей с более высокой упитанностью, чем средняя упитанность рыб данного размера в популяции.

Подобные наблюдения проведены нами на ряде как морских, так и пресноводных рыб. Так, сравнение коэффициентов упитанности (по Фультону и Кларк) особей салаки одной и той же длины, добытых тралом и жаберными сетями с ячеей 10 *мм*, позволило установить следующую закономерность (рис. 67) рыбы, составляющие в сетном улове модальную группу (11,5—12,5 *см* длиной), по упитанности практически почти не отличаются от рыб этих размеров, добываемых тралом. Сравнение упитанности добытых сетями более мелких рыб с одноразмерными особями из трала показывает, что сети отбирают более упитанных мелких рыб из популяции. Обратная картина наблюдается в отношении более крупных рыб: упитанность особей из сетей несколько ниже, чем у одноразмерных особей из трала. Таким образом, сеть отбирает более упитанных мелких рыб и менее упитанных крупных. Так как у салаки, по наблюдениям Л. Е. Анохиной (1960а), более упитанные особи плодови-

тее и жирнее, то оказывается, что из младших возрастов сеть отбирает более ценных как производители особей, а из более крупных рыб — менее ценных.

Близкая картина наблюдается и у норвежской сельди: мелкие особи в уловах дрифтерными сетями оказываются упитаннее рыб средних размеров, а более крупные рыбы упитаны ниже, чем рыбы средних размеров. Сравнение упитанности одноразмерных особей норвежской сельди, добытых дрифтерными сетями с ячеей 24 и 32 *мм* (рис. 68), показывает, что рыбы, добытые в сети с более крупной ячеей, гораздо упитаннее, чем добытые в сеть с более мелкой ячеей. У рыб, добытых сетями с ячеей

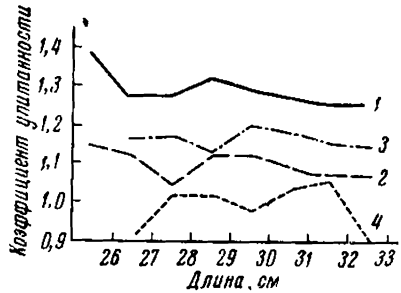


Рис. 68. Упитанность атлантической сельди из дрифтерных сетей с разным размером ячеи (по Никольскому и Белянинной, 1959)

1 — сельди из сетей с ячеей 32 *мм* (упитанность, по Фультону); *2* — то же (упитанность по Кларк); *3* — сельди из сетей с ячеей 24 *мм* (упитанность, по Фультону); *4* — то же (упитанность, по Кларк)

24 *мм*, не выражена отмеченная выше в отношении салаки и заметная у норвежской сельди, добытой сетями с ячеей 32 *мм*, бо́льшая упитанность мелких рыб и меньшая упитанность крупных. По-видимому, установленная закономерность проявляется тогда, когда размер ячеи близок к оптимальному для модальной группы рыб в популяции. При лове же сетями с более мелкой ячеей отбора может и не происходить: у наиболее крупных размерных групп сельди, добытых сетями ячеей как 24 *мм*, так и 32 *мм*, коэффициент вариации упитанности оказывается наибольшим.

Сходная картина наблюдается и в отношении отбирающего действия объячеивающих орудий лова на карповых рыб: у востробрюшки *Hemiculter leucisculus* sbsp. добытой в оз. Далай-Нор (табл. 86), так же,

Таблица 86. **Упитанность востробрюшки из неводных и сетных уловов**

Размерная группа, *см*	Коэффициент упитанности (по Фультону) рыб из сетных уловов		Коэффициент упитанности (по Фультону) рыб из неводных уловов	*n*
7—8	1,21	17	1,15	39
8—9	0,95	270	1,09	158
9—10	0,84	582	1,03	265
10—11	0,73	58	1,11	46

как и у салаки, более мелкие особи оказываются упитаннее одноразмерных особей, добытых неводом, а более крупные рыбы из сетных уловов менее упитанны, чем одноразмерные особи из неводных уловов.

Сходную картину мы обнаружили у амурской востробрюшки *Hemiculter leucisculus*, добытые килечными сетями мелкие особи значительно упитаннее более крупных. У особей же, добытых отцеживающими орудиями лова, коэффициент упитанности по мере роста увеличивается, что, видимо, характерно для естественных популяций этого вида (Никольский, 1956а).

У амурского чебака *Leuciscus waleckii* Dyb. и уссурийского пескаря *Gnathopogon chankaenensis* Berg, добытых килечными сетями, более мелкие особи также упитаннее более крупных (табл. 87), в отличие от того, что наблюдается в естественных популяциях (Никольский, 1956а).

Таблица 87. **Упитанность амурского чебака и уссурийского пескаря, добытых килечными сетями с ячеей 10 *мм***

Длина (l), *см*	Коэффициент упитанности (по Фультону)		Длина (l), *см*	Коэффициент упитанности (по Фультону)	
	чебака	пескаря		чебака	пескаря
6,0—6,5	—	1,80	8,0—8,5	1,51	
6,5—7,0	1,55	1,10	8,5—9,0	1,51	—
7,0—7,5	1,52	1,44	9,0—9,5	1,46	—
7,5—8,0	1,55	1,25	n	65	40

Анализ упитанности уклеи *Alburnus alburnus* (L.), добытой в Учинском водохранилище ставными сетями с ячеей 10 и 18 *мм* и закидным неводом, показывает, что неводом ловится более упитанная уклея, чем сетями с ячеей 10 *мм*. Так, у рыб 9—10 *см* длины, добытых неводом, коэффициент упитанности, по Фультону, равнялся 1,37 и, по Кларк, 1,29, а у рыб того же размера из сетей с ячеей 10 *мм* коэффициент упитанности, по Фультону, был 1,15 и, по Кларк, 0,96. Уклея, добытая сетями с ячеей 18 *мм*, оказывается более упитанной, чем в неводе и в сетях с ячеей 10 *мм*. Упитанность уклеи длиной 10—12 *см* из сетей с ячеей 18 *мм* была, по Фультону, 1,64 и, по Кларк 1,43, а из сетей с ячеей 10 *мм* — соответственно 1,06 и 0,98. Упитанность уклеи в сетях с ячеей 18 *мм* превышает также упитанность уклеи в неводных уловах, т. е. сети с ячеей 18 *мм* отбирают из популяции более упитанных рыб (табл. 88).

Таблица 88. **Упитанность уклеи, добытой в Учинском водохранилище сетями с ячеей 18 *мм* и неводом**

Размеры группы, *см*	Коэффициент упитанности рыб из сетных уловов		Коэффициент упитанности рыб из неводных уловов	
	по Фультону	по Кларк	по Фультону	по Кларк
11—12	1,47	1,30	1,12	0,93
12—13	1,34	1,19	1,29	1,09

Сравнение упитанности плотвы *Rutilus rutilus* (L.), добытой в Учинском водохранилище сетью с ячеей 18 *мм* и неводом, показывает (табл. 89), что сеть с ячеей 18 *мм* отбирает из популяции менее упитанных рыб.

Таблица 89. **Упитанность плотвы, добытой в Учинском водохранилище ставной сетью с ячеей 18 *мм* и неводом**

Размерные группы, *см*	Коэффициент упитанности рыб из сетных уловов (n-58)		Коэффициент упитанности рыб из неводных уловов (n-38)	
	по Фультону	по Кларк	по Фультону	Кларк
10—11	1,86	1,66	1,90	1,70
11—12	1,71	1,58	2,03	1,89
12—13	1,62	1,48	1,72	1,44
13—14	1,71	1,59	1,76	1,48

Таким образом, сеть с ячеей 18 *мм* оказывается «мала» для облавливаемой популяции плотвы; отбирая более мелких рыб, она изымает менее упитанных. Следовательно, закономерности селективного действия жаберных сетей, выявленные при анализе материала по сельдевым рыбам, подтвердились и на карповых.

Сопоставление упитанности окуня *Perca fluviatilis* L., добытого ставными сетями с ячеей 18 *мм* и неводом, показывает (табл. 90), что сеть с ячеей 18 *мм* отбирает из популяции значительно более упитанных рыб.

Таблица 90. **Упитанность окуня, добытого в Учинском водохранилище ставной сетью с ячеей 18 *мм* и неводом**

Размерные группы	Коэффициент упитанности рыб из сетных уловов (*n*-105)		Коэффициент упитанности рыб из неводных уловов (*n*-45)	
	по Фультону	по Кларк	по Фультону	по Кларк
10—11	1,72	1,57	1,44	1,28
11—12	1,54	1,42	1,30	1,20
12—13	1,53	1,42	1,36	1,21
13—14	1,58	1,48	1,11	0,99

У ерша *Acerina cernua* (L.) упитанность рыб, добытых сетями с ячеей 10 *мм*, много ниже, чем рыб, добытых неводом (см. рис. 67). Это указывает на то, что сеть с ячеей 10 *мм* «мала» для Учинской популяции ерша. Как в неводных, так и в сетных уловах более крупные особи ерша характеризуются более низким коэффициентом упитанности.

Наконец, рассмотрим селективное действие рыболовства на рыб разной накормленности.

Как хорошо знает каждый рыболов-любитель, голодная рыба клюет на удочку, а сытая не клюет. Лов крючными снастями в период нагула безусловно отбирает из нагульного скопления рыб определенной накормленности. Наконец, 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. 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 объячеивающие орудия челюстными костями попадают только голодные рыбы. Сытые рыбы таким образом, улавливаются крайне редко. Сытые рыбы обычно осторожнее голодных и легче избегают орудий лова. Поскольку голодные рыбы часто ведут себя иначе, чем сытые, то, естественно, что они могут иначе облавливаться и отцеживающими орудиями, и ловушками. Так, например, как показано Б. П. Мантейфелем и Л. А. Чаяновой (1960), кошельковый лов сельди у Северной Исландии ведется во время питания ее красным калянусом (*Calanus finmarchicus*), причем в кошельковые невода попадаются рыбы только с наполненным пищей кишечником. Рыбы с пустыми кишечниками в кошельковые невода не попадаются.

Я счел необходимым остановиться на рассмотрении форм селективного действия рыболовства потому, что, как мне представляется, и экономическое, и биологическое значение этого вопроса очень велико, а закономерности селективного действия рыболовства на популяции промысловых рыб мы знаем еще очень плохо. Пока рыболовство не было интенсивным, его отбирающее действие можно было игнорировать. При современной же и все возрастающей интенсивности рыболовства влияние его селективного действия на качественный состав облавливаемой

популяции больше нельзя игнорировать. Как я попытаюсь показать дальше, путем селективного воздействия рыболовства человек может управлять структурой популяции рыб, а тем самым и ее продуктивностью.

Влияние вылова на стадо промысловой рыбы

Вылов оказывает на стадо промысловой рыбы весьма разнообразное влияние. Изымая часть стада, вылов, с одной стороны, через разреживание популяции повышает обеспеченность пищей оставшейся части стада, что связано с изменением темпа роста особей, возраста достижения половой зрелости и предельного возраста. Селективный вылов, изымая из популяции ту или иную часть, сказывается на изменении структуры популяции, а тем самым и на ее воспроизводительных свойствах.

Изымая часть стада, вылов неминуемо изменяет интенсивность, а иногда и характер воздействия стада рыб на ее кормовую базу, создавая в ряде случаев благоприятные условия для питания других видов рыб, потребляющих корма, сходные с кормами вида рыбы, являющейся объектом рыболовства. Разреживая стадо хищной рыбы, вылов меняет интенсивность и характер ее воздействия на стадо мирной рыбы. В отношении стайных рыб, у которых стая является защитным приспособлением от хищников, вылов, нарушая структуру стаи, часто может делать этих рыб более доступными для воздействия хищников. Наконец, в ряде случаев вылов меняет паразитарные связи промысловой рыбы.

По своему действию на популяцию вылов напоминает действие хищников, и реакция популяции на вылов во многом сходна с реакцией на воздействие хищников. Разница обычно заключается в том, что вылов действует главным образом на половозрелую часть стада, а хищники на неполовозрелую.

Вылов, разреживая стадо, создает более благоприятные условия обеспеченности пищей для оставшейся части популяции и тем самым сказывается на интенсивности ее воспроизводства. У интенсивно облавливаемых популяций промысловых рыб темп роста выше и популяционная плодовитость больше. Однако у всех популяций рыб повышение интенсивности рыболовства вызывает нарастание темпа роста и плодовитости лишь до определенных пределов, после чего, если интенсивность рыболовства превзойдет определенную, специфичную для каждого вида величину, регуляторные механизмы популяции нарушаются, и она перестает реагировать на дальнейшее разреживание стада, что является очень серьезным сигналом перелова. Виды рыб с коротким жизненным циклом, ранней половой зрелостью, бо́льшим пополнением по отношению к остатку, приспособленные к интенсивному воздействию хищников на половозрелую часть популяции, допускают и больший процент изъятия половозрелой популяции промыслом. Рыбы же с многовозрастной структурой популяции, поздним половым созреванием, с относительно малым пополнением по отношению к остатку, приспособленные к относительно малой смертности от хищников на старших возрастах, допускают и относительно малый процент изъятия по отношению ко всей половозрелой части стада.

Таким образом, вылов определенной интенсивности, разной для разных видов, различающихся характером динамики стада, может и не нарушать их воспроизводства. Это происходит тогда, когда вылов изымает такую часть стада, к изъятию которой популяция приспособлена (выедание хищниками), когда вылов может быть компенсирован регуляторными механизмами популяции, т. е. когда вылов как бы входит элементом среды вида. При подобной интенсивности вылова и, конечно, если не будут нарушены нерест и условия развития молоди, популяция

сможет существовать многие годы, ежегодно обеспечивая определенную величину вылова. Во многих случаях выработавшиеся у рыб защитные приспособления от хищников часто оказываются бесполезными, а иногда и вредными как защитные приспособления рыбы по отношению к орудиям и способам лова. Всякое приспособление конкретно (Васнецов, 1938, 1953) Например, шипы и колючки, являющиеся защитными по отношению к хищным рыбам, делают рыбу более уязвимой в отношении сетных орудий рыболовства. Как хорошо показал Ю. Ю. Марти (Marty, 1961), очень многие защитные приспособления от хищников являются вредными для рыбы при воздействии рыболовства (табл. 91).

Таблица 91. **Относительность защитных приспособлений у рыб (по Marty, 1961, с изменениями)**

Форма защитных приспособлений от хищников	Их приспособительное значение как защиты от хищников	Их значение при облове
Наличие шипов и колючек	Защита от хищников, главным образом рыб мелких размеров	Затруднения при проходе через ячею
Большая высота и толщина тела	Снижение размеров, доступных хищникам	Затруднения при проходе через ячею
Стайный образ жизни	Снижение интенсивности выедания хищниками	Облегчение облова
Порционность и растянутость нереста	Повышение выживаемости поколения	Более продолжительное нахождение в зоне облова

У каждого вида рыб в процессе его становления и приспособления к другим видам данного комплекса вырабатывается система приспособлений, защищающих его от хищников, и система регуляторных механизмов, компенсирующих определенную смертность, т. е. в процессе исторического развития вид приспосабливается к определенной интенсивности смертности и определенной ее амплитуде. При этом вид приспосабливается к определенной интенсивности смертности в каждой возрастной группе. Вылов является новым элементом среды, входящим в жизнь уже сформировавшегося вида. Как известно, виды, хорошо защищенные от хищников структурными защитными приспособлениями (шипы, колючки и др.) и системой поведенческих реакций, часто оказываются особенно легко доступными для добычи. В то же время хорошо защищенные от хищников виды обычно характеризуются сравнительно низкой воспроизводительной способностью, и их интенсивный вылов часто не может быть компенсирован. Если рыбы защищены от хищников системой безусловных и условных рефлексов, то защитных от орудия лова, безусловных рефлексов у рыб нет, а выработка условных рефлексов на орудия лова весьма затруднена, так как для того, чтобы выработался условный рефлекс, рыба должна несколько раз из них вырываться.

Правда, как показали опыты Д. С. Николаева, у рыб удается вырабатывать условные рефлексы на колющие орудия (крючки), причем у разных видов пресноводных рыб скорость выработки условного рефлекса и его стойкость оказываются весьма различными.

Таким образом, сравнивая вылов с воздействием хищников, при организации эксплуатации стад промысловых рыб и их воспроизводства мы должны учитывать и то общее, что имеется в характере их воздействия, и существующие различия. И то, и другое надо максимально использовать для обеспечения высокой продуктивности популяций промысловых рыб.

Как видно из изложенного, общий мировой улов продолжает довольно быстро расти. Однако наряду с общим ростом улова в добыче отдельных видов рыб, в частности основных объектов мирового рыболовства, наблюдается стабилизация, а в ряде случаев даже довольно быстрое снижение уловов. Так, например, уловы акулообразных за последние годы не только не возросли, но даже несколько уменьшились;

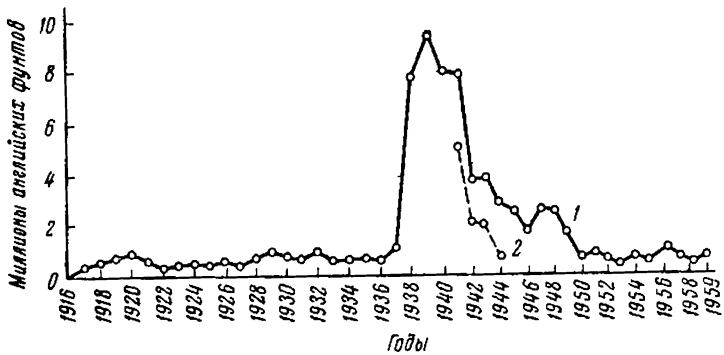


Рис. 69. Уловы акул в Калифорнии (по Ripley, 1946, с добавлениями)
1 — общий улов; *2* — уловы суповой акулы

уловы некоторых особенно интенсивно промышляемых видов акулообразных упали настолько значительно, что промысел свелся почти на нет. Весьма поучителен в этом отношении промысел акул и в первую очередь суповой акулы (*Galeorhinus zyopterus* Jordan a. Gilbert) по тихоокеанскому побережью США (Ripley, 1946). Общий улов акул в Калифорнии

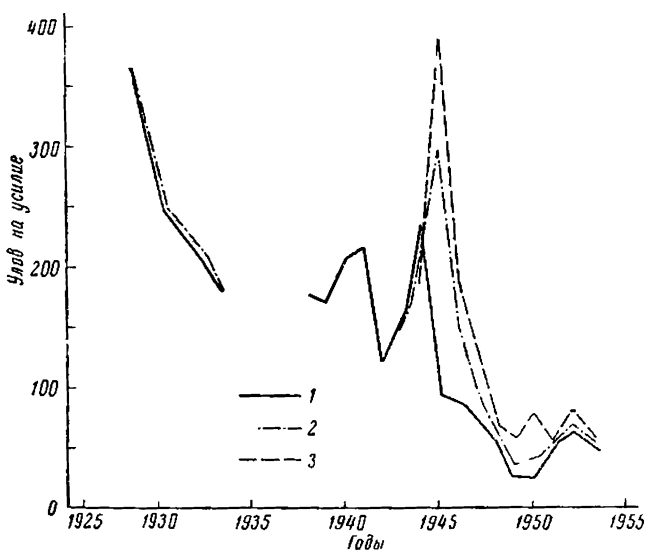


Рис. 70. Уловы тигрового плоскоголова (по Fairbridge, 1952)
1 — паровые траулеры; *2* — датские сейнеры; *3* — паровые траулеры и датские сейнеры

(рис. 69) с 1930 по 1937 г. находился на одном уровне и колебался от 471 тыс. англ. фунтов в 1933 г. (английский фунт равен 453,592 *г*) до 914 тыс. англ. фунтов в 1937 г. В 1938 г. улов увеличился более чем до 7,5 млн. англ. фунтов В 1939 г. он достиг максимальной величины

9228 тыс. англ. фунтов, и с этого года начал быстро падать. В 1944 г. он составлял уже только немногим более 2,5 млн. англ. фунтов, а в 1959 г. упал до 602 тыс фунтов, т. е. дошел до уровня 1933—1937 гг Еще стремительнее уменьшались уловы суповой акулы: примерно с 5 млн. фунтов в 1941 г. до 600 тыс. фунтов уже в 1944 г., т. е. запасы были подорваны за какие-нибудь 6—7 лет.

Сильно снизился улов осетровых рыб. Несмотря на значительную интенсификацию рыболовства, уловы лососей не только не возросли, но в основных районах рыболовства даже несколько снизились (Cooley, 1963) А после второй мировой войны подъем уловов очень скоро сменился значительным снижением.

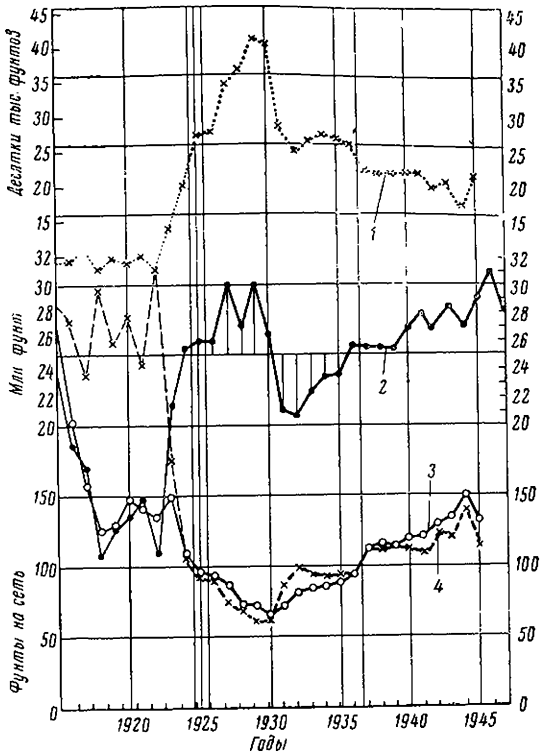


Рис. 71. Уловы палтуса (по Thompson, 1950)

число порядков сетей; *2* — годовой улов; *3* — улов на порядок сетей; *4* — нормальный улов на порядок

Очень характерен в этом отношении пример австралийского промысла тигрового плоскоголова *Neoplatycephalus macrodon* (Ogilby) с малых тральщиков. Этот промысел начал усиленно развиваться в середине второй мировой войны и достиг максимума к концу войны, когда и общий улов, и улов на рыболовное усилие оказались наибольшими (рис. 70). Затем улов начал быстро падать, и значение промысла этого вида намного снизилось.

Не менее характерна история промысла палтуса *Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt по тихоокеанскому побережью США, подробно исследованная Томпсоном (Thompson, 1950, и др.) и его сотрудниками. Нерегулируемое рыболовство привело к резкому падению сначала уловов на рыболовное усилие, а затем и общего улова. Только после осуществления ряда мероприятий по упорядочению рыболовства уловы снова повысились (рис. 71). Это изменение уловов связано с изменением структуры облавливаемой популяции; изменились темп роста рыб, время полового созревания, возрастной состав и другие биологические показатели.

Таблица 92. **Уловы камбал тральщиками в районе зимнего скопления в заливе Петра Великого**

Показатели	Годы					
	1930/31	1931/32	1932/33	1933/34	1934/35	1935/36
Общий улов, тыс. *ц*	55	80	77	56	7	13
Средний улов на час траления, *ц*	11,6	13,3	8,9	6,5	4,2	3,2

Сходные изменения (табл. 92) произошли в стаде камбал залива Петра Великого в результате развития интенсивного промысла с малых тральщиков в местах зимнего скопления камбал (Моисеев, 1946).

Такое изменение величины уловов было связано также с изменением среднего размера камбал в промысловых уловах, времени их полового созревания и возрастного состава стад.

Существенно изменился также видовой состав уловов камбал. Так, в 1930/31 г. один из наиболее ценных промысловых видов *Limanda aspera* (Pall.) составила 60—70% от всего улова камбал, а в 1935/36 г. только несколько (единицы) процентов. Уловы же *Cleisthenes herzensteini*

Таблица 93. **Улов (в штуках) и вес улова двух видов камбал (улов на час траления) и малого ската у берегов Южной Новой Англии (по Merriman a. Warfel, 1948)**

1943—1944 гг.				1944—1945 гг.				1945—1946 гг.			
шт.	%	вес	%	шт.	%	вес	%	шт	%	вес	%
Pseudopleuronectes americanus											
6390	458	36034	423	6860	484	40567	407	2327	253	16132	23,3
Limanda ferruginea											
59	0,4	43,0	0,5	24	0,2	18,3	0,2	18	0,2	19,5	0,3
Raja erinacea											
618	4,4	771,3	9,1	1367	9,7	1645,9	16,4	2197	23,9	2122,4	30,6

(Schmidt) возросли с 10—15% в 1930/31 г. до 35% всего улова в 1935/36 г. (Моисеев, 1946).

Сходная картина наблюдалась с уловами камбал по американскому побережью Атлантического океана (Merriman a. Warfel, 1948). Интенсивный промысел «зимней камбалы» начался во втором десятилетии нашего столетия и достиг максимума в 1930 г., когда улов камбал, главным образом *Pseudopleuronectes americanus* (Wall.) и *Limanda ferruginea* (Storer), составил 11 млн. англ. фунтов. На этом уровне он держался некоторое время благодаря увеличению флота и радиуса его действия,

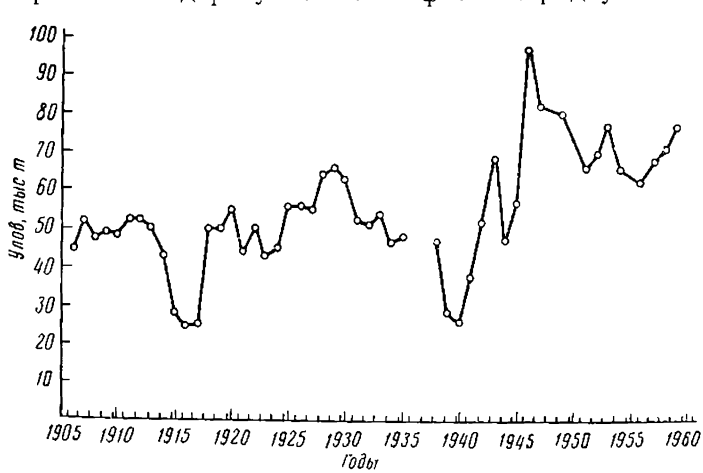


Рис. 72. Уловы морской камбалы в Северном море (по Margets a. Holt, 1948, и по данным Bulletin Statistique)

а затем последовало снижение уловов в 1943—1945 гг., когда интенсивность промысла этих прибрежных камбал резко возросла (табл. 93).

Несколько более сложная картина наблюдалась с рыбами, характе-

ризующимися близким типом динамики стада, в европейских водах. Здесь дважды, как известно, в результате запуска рыболовства в период первой и второй мировых войн резко снижалась интенсивность рыболовства, что приводило к восстановлению стада. При этом происходили соответствующие изменения и в структуре популяции, и в темпе роста рыб, ее слагающих. Наиболее полные материалы в этом отношении имеются о морской камбале *Platessa platessa* L. Северного моря (Thursby-Pelham, 1939; Bückmann, 1939; Jensen, 1948, и др.). Общий улов морской камбалы в Северном море колебался от 25 до 72 тыс. *т*. Уловы в период как первой, так и второй мировой войн (рис. 72) снижались, а затем резко возрастали после окончания войны (табл. 94).

Таблица 94. **Уловы морской камбалы в Северном море (по данным 1948 г.)**

Год	Улов		Год	Улов		Год	Общий улов, тыс. *ц*
	общий, тыс. *ц*	на рыболовное усилие, *ц*		общий, *ц*	на рыболовное усилие, *ц*		
1906	45	2,1	1919	50	4,5	1932	51
1907	52	2,4	1920	55	3,4	1933	54
1908	47	2,4	1921	44	2,5	1934	52
1909	49	2,3	1922	50	2,2	1935	47
1910	48	2,5	1923	43	1,9	1936	—
1911	52	2,3	1924	46	2,1	1937	—
1912	52	2,1	1925	56	2,3	1938	46,7
1913	50	—	1926	56		1939	29
1914	43	—	1927	55	—	1940	26
1915	28		1928	64	—	1941	38
1916	25	—	1929	66	—	1942	52
1917	25	—	1930	62		1943	69
1918	40	—	1931	52		1944	46
						1945	49
						1946	72

Падение почти вдвое уловов за время первой мировой войны привело к восстановлению стада камбалы, как это видно по изменению уловов на рыболовное усилие: они в послевоенное время возросли более чем в два раза. Сходная, но менее резко выраженная картина получилась и в результате запуска во время второй мировой войны (Margets a. Holt, 1948)

Сравнение темпа роста камбалы до и после второй мировой войны показало (рис. 73 и 74), что в большинстве сравниваемых проб темп роста и средние размеры рыб соответствующих возрастных групп оказались более высокими в предвоенных уловах.

Изменился возрастной состав уловов. Как видно на рис. 30, средний возраст камбалы в уловах увеличился, причем среди рыб улова 1943 г. совсем не было зрелых особей двух- и трехлетнего возраста.

Сильно изменился и размер рыб в уловах. Средние размеры камбалы в уловах 1945 и 1946 гг. оказались много выше, чем в 1938 г. (рис. 73). И в южных морях, омывающих Европу, на ряде видов также можно проследить характер изменений, вызываемых воздействием рыболовства. В Азовском море, например, как это хорошо показал Н. Л. Чугунов (1927), в результате запуска рыболовства в период первой мировой и гражданской войн 1914—1920 гг. средние размеры и возраст осетровых в уловах значительно увеличились, а темп роста замедлился. Последующая интенсификация промысла привела к уменьшению средних размеров и возраста осетровых и усилению темпа их роста.

Мы рассмотрели воздействие рыболовства на те виды рыб, у которых урожайность поколений по годам меняется сравнительно незначительно и мощность поколений отдельных лет различается обычно не более чем в 10 раз. Попытаемся теперь рассмотреть, как отражается рыболовство на стадах тех рыб, у которых наблюдаются значительные колебания урожайности отдельных поколений (флюктуации). У арктической трески, основные нерестилища которой расположены по северо-западному побережью Норвегии и промыслом которой на нагульных

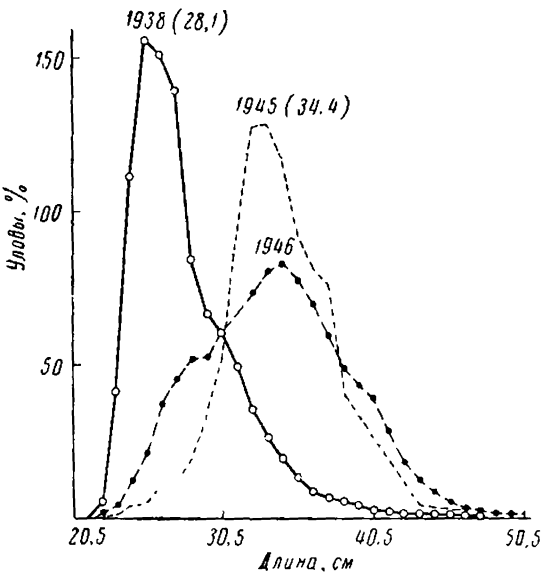


Рис. 73. Размерный состав морской камбалы (в %) в июле 1938, 1945 и 1946 гг. Ловестофт (по Margets a. Holt, 1948)

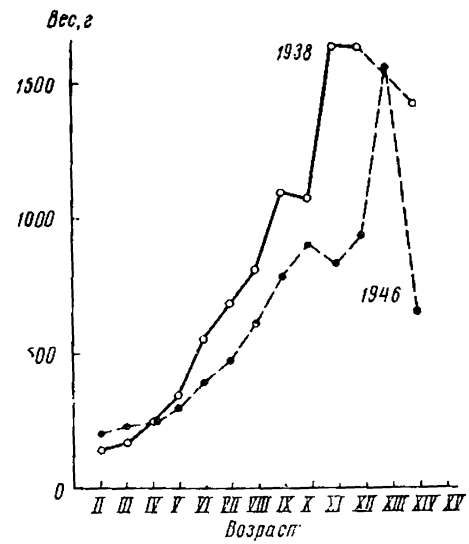


Рис. 74. Средний вес каждой возрастной группы из промысловых уловов морской камбалы Северного моря в декабре 1938 и 1946 гг. (по Margets a. Holt, 1948)

площадях сейчас заняты очень многие страны, до 1957 г. не наблюдалось закономерной «длящейся» тенденции к снижению общего улова (рис. 75).

В отличие от рыб предыдущей группы, уловы трески в разные годы очень резко колеблются, что несомненно связано с резкими колебаниями урожайности поколений. Однако, если до 1914 г., как это отмечает Йорт (Hjort, 1914), норвежские уловы трески на рыболовное усилие тоже росли, то в 30-е годы они несколько упали, хотя общий улов к 1939 г. даже поднялся. В послевоенные годы наблюдался сначала значительный подъем уловов. Максимальный улов трески в северной части Атлантического океана был в 1956 г. Начиная же с 1957 г. и по настоящее время, наблюдается общее падение уловов. Как хорошо показано Роллефсеном (Rollefsen, 1954), изменения численности стада трески связаны с изменением темпа роста и временем полового созревания. Процент впервые нерестившихся рыб в период запуска последней войны среди особей старших возрастов сильно понизился, а в послевоенный период возрос.

Несколько иная, чем с треской, картина наблюдалась с пикшей *Melanogrammus aeglefinus* (L.) (рис. 76). Уловы ее в исландских водах перед первой мировой войной держались примерно на одном и том же уровне, но уловы на рыболовное усилие, начиная с 1911 г., стали сильно снижаться. После первой мировой войны произошел резкий скачок общих уловов, уловы же на рыболовное усилие сразу стали резко

снижаться. Общие уловы пикши продержались на высоком уровне до 1929 г., после чего также начали быстро падать. Если взять общие уловы всех европейских стран во всем Северном море, то картина, хотя и окажется несколько более сглаженной, но тоже достаточно четкой (табл. 95).

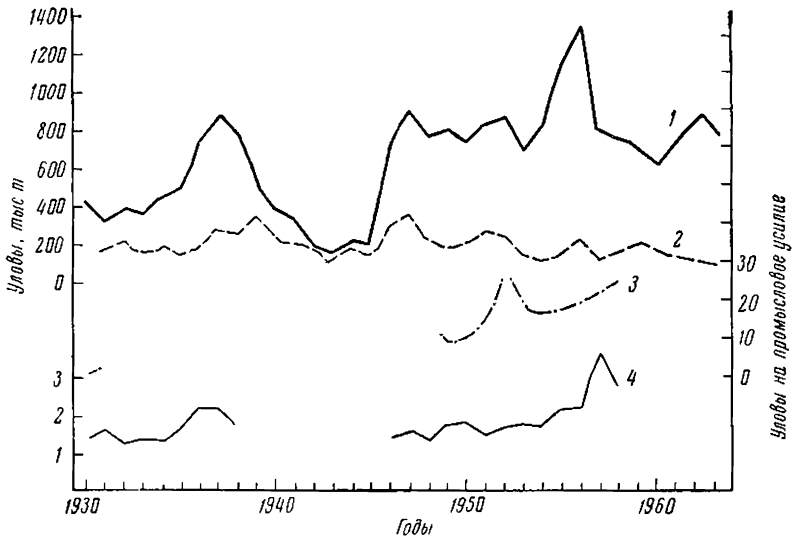


Рис. 75. Уловы арктической трески (в тыс. *т* и на промысловое усилие) в 1930—1960 гг (по данным рабочей группы по арктическому рыболовству Научная информация, № 14. Изд. ВНИРО, 1959)

1 — вылов арктической трески в трех промысловых районах; *2* — вылов у побережья Норвегии; *3* — общее промысловое усилие; *4* — общее промысловое усилие в районе Лофотен (в норвежских единицах)

В послевоенные годы уловы пикши в Северном море опять резко возросли.

Улов на рыболовное усилие (улов за 100 часов работы парового тральщика) в 1946 г. увеличился, по сравнению с 1938 г., в четыре раза

Таблица 95. **Уловы пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) в Северном море (в тыс. *кг*) (по Raitt, 1939)**

Год	Улов	Год	Улов	Год	Улов
1919	204 012	1925	147 083	1931	109 893
1920	210 012	1926	130 125	1932	97 913
1921	171 291	1927	125 223	1933	108 032
1922	165 330	1928	114 703	1934	85 994
1923	124 129	1929	107 744	1935	67 328
1924	106 617	1930	129 378	1936	56 609

(в 1946 г.—34, в 1938 г.—12 cwt) (Margets a. Holt, 1948). Однако это увеличение уловов довольно скоро сменилось опять понижением.

Интенсификация вылова пикши в предвоенные годы привела к разреживанию ее популяции и ускорению роста особей; это изменение темпа роста было связано с более ранним созреванием и омоложением возрастного состава нерестового стада (рис. 77). Наоборот, период

запуска во время войны привел к постарению нерестовой популяции (Parrish, 1948).

Более сложная картина наблюдается в отношении сельдей, населяющих Северо-Восточную Атлантику.

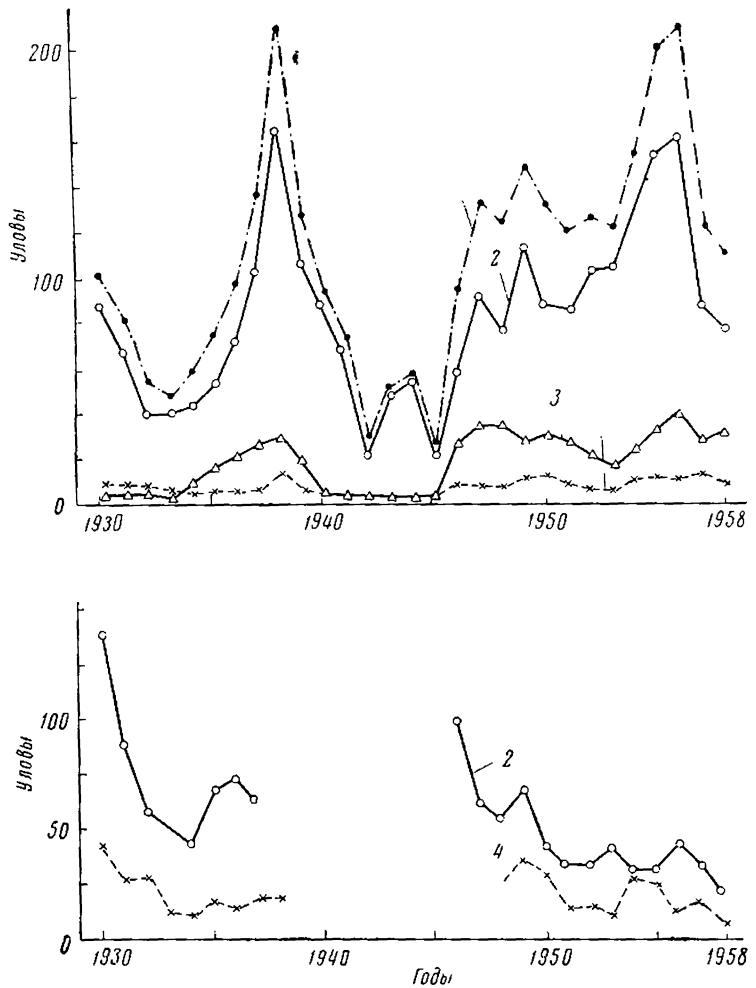


Рис. 76. Общие уловы арктической пикши по районам (вверху) и улов на единицу промыслового усилия (внизу) за 1930—1958 гг. (по материалам рабочей группы)

1 — по всем районам; *2* — в Баренцевом море; *3—4* побережья Норвегии; *4* — у островов Медвежий и Шпицберген

До недавнего времени большинство исследователей считало, что существующий промысел далеко не полностью использует продуктивность стад атлантической сельди и влияние вылова слабо сказывается как на структуре популяции, так и на общей численности стад. Этим, в частности, объясняется тот факт, что в Международной конвенции, заключенной в 1946 г. для регулирования рыболовства в Северо-Восточной Атлантике (см. Сборник международных соглашений по рыболовству, 1958), предусмотренные этой конвенцией охранные меры распространялись только на тресковых и камбаловых рыб, промысел же сельди не регулировался. Основным критерием для такого вывода было значительное

возрастание уловов и атлантическо-скандинавских сельдей и сельдей Северного моря. Однако за последние годы как общие уловы ряда стад атлантической сельди, обладающих различной численностью, так и уловы на рыболовное усилие снижаются. Колебания уловов сельди были известны с давних времен, но снижения уловов, как правило, не носили длительного характера. В настоящее же время в отношении некоторых стад наблюдается довольно длительная депрессия уловов. Это убедительно свидетельствует о том, что интенсивность промысла этих стад достигла такой величины, которая не может быть компенсирована пополнением при обычных (средних) условиях воспроизводства. Это приводит к прогрессивному снижению численности стада (Никольский и Белянина, 1959).

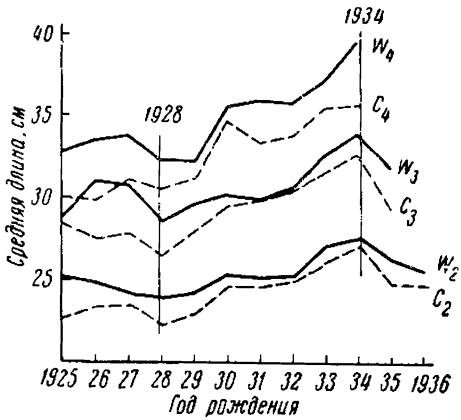


Рис. 77 Скорость роста пикши на втором, третьем и четвертом годах жизни поколений 1925—1936 гг. в западной (*W*) и центральной (*C*) частях Северного моря (по Raitt, 1939)

Общий вылов атлантическо-скандинавских сельдей неуклонно увеличивался с 1904 по 1930 г. (рис. 78), хотя, естественно, бывали кратковременные снижения. С 1930 по 1941 г. уловы, значительно колеблясь вокруг средней многолетней за этот период, держались примерно на одном уровне. Период второй мировой войны характеризуется некоторым снижением общего вылова. С 1947 г. вылов норвежской сельди

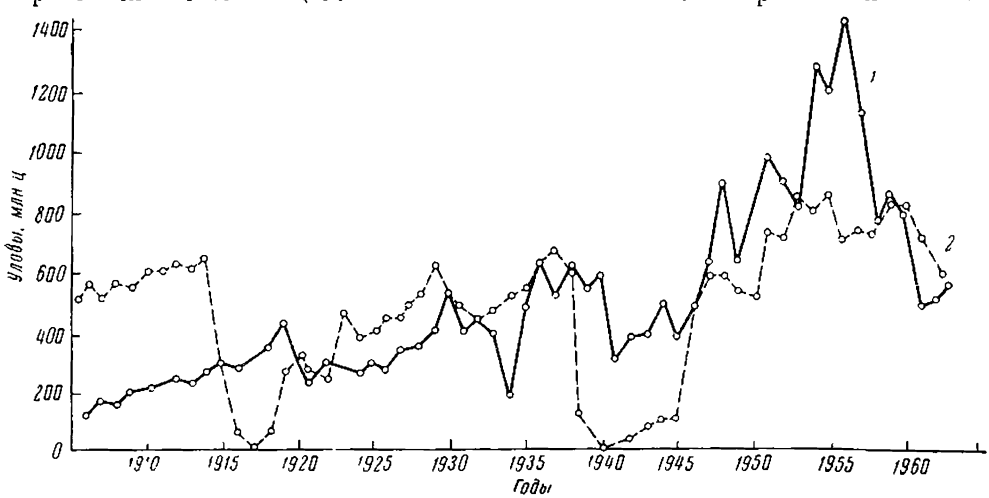


Рис. 78. Динамика уловов норвежской сельди и сельди Северного моря (по данным Марти, 1958; Cushing a. Burd, 1957; Никольского и Беляниной, 1959, и другим источникам)

1 — норвежские воды (атлантическо-скандинавская сельдь); *2* — Северное море и Ла-Манш (банковые сельди)

опять стал быстро возрастать вплоть до 1955—1957 гг. когда он достиг максимума. В 1958 г. началось резкое падение уловов атлантическо-скандинавских сельдей, продолжающееся до настоящего времени (Marty a. Fedorov, 1963; Østvedt, 1964). Некоторые исследователи (Østvedt, 1963, и др.) трактуют это снижение уловов только как результат следовавших

Ю. Ю. Марти и С. С. Федоров, сводить причины падения промысла атлантическо-скандинавских сельдей только к появлению ряда неурожайных поколений, конечно, нельзя. Это есть результат действия двух процессов; низкой величины пополнения, связанной с неурожайными поколениями последних лет, и интенсивной промысловой смертности. Последний фактор оказывает очень сильное воздействие как на половозрелую, так и на неполовозрелую части стада атлантическо-скандинавских сельдей. Уловы сельди Северного моря достигли максимума в 1913 г.—

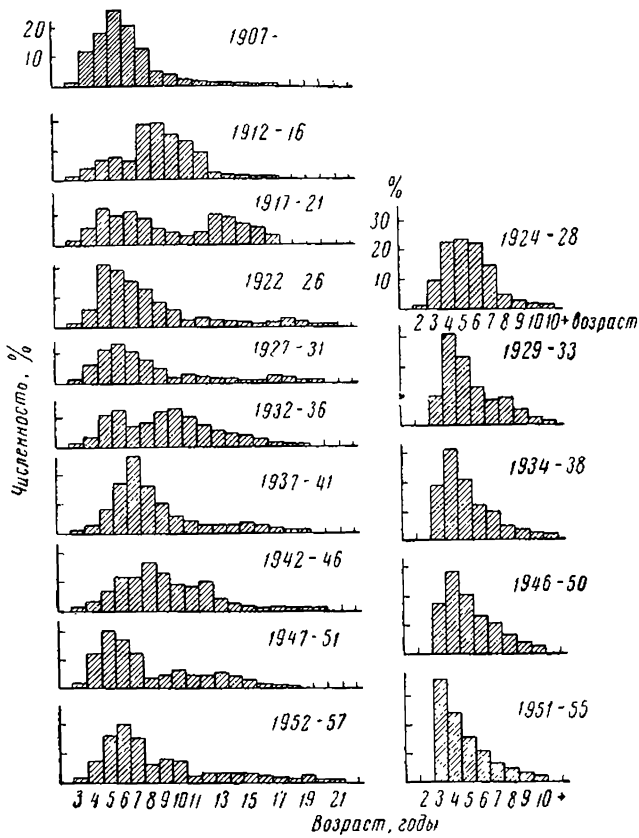


Рис. 79. Возрастной состав некоторых стад атлантической сельди (по пятилетиям)

Слева — норвежская сельдь; справа — сельдь Северного моря (по Никольскому и Беляниной, 1959, по данным Marty, 1958; Cushing a. Burd, 1957)

перед первой мировой войной, затем последовали падение уловов и новый подъем, начиная с 1920 г. Период с 1920 по 1938 г., подобно тому, что мы наблюдали в случае атлантическо-скандинавских сельдей, может быть охарактеризован как относительно стабильный период с некоторыми колебаниями вокруг средней многолетней без тенденции к увеличению или уменьшению. С 1940 по 1945 г., в связи со второй мировой войной, уловы сельдей Северного моря пали. По окончании войны уловы сельди начали быстро возрастать, причем этот подъем продолжался в Северном море до 1955 г., когда наметилось некоторое снижение. Однако, если общая величина вылова сельди в южной части Северного моря возрастала до 1955 г., то вылов сельди в осеннее время Англией, промысел которой базируется главным образом на старших возрастных группах, начал снижаться уже с 1948 г. (Cushing a. Burd, 1957).

Таким образом, величина вылова обоих исследуемых стад сельди в настоящее время, по-видимому, приблизилась к максимальной, которую при современной организации промысла (вылов значительного количества молоди и т. п.) может компенсировать стадо рыбы. Естественно, что, когда в стадо вступает урожайное поколение, уловы могут увеличиваться, а при наличии неурожайных поколений уменьшаться, но к средней максимальной многолетней величине вылов уже, видимо, подошел.

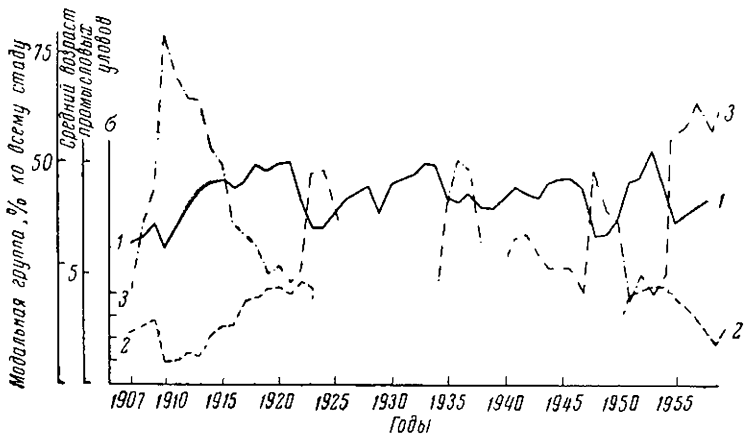


Рис. 80. Изменение некоторых показателей возрастного состава норвежской сельди (по Никольскому и Белянниной, 1959)

1 — средний возраст промысловых уловов; *2* — σ возрастного состава стада; *3* — процент модальной возрастной группы по отношению ко всему стаду

У атлантическо-скандинавских сельдей отклонения максимальных и минимальных уловов от средних, допустимые для популяции, значительно больше, чем у североморской сельди. Это, видимо, связано с большей амплитудой урожайности отдельных поколений атлантическо-скандинавских сельдей.

Различные изменения наблюдаются и в структуре стада у анализируемых стад сельди.

Анализ возрастного состава стада норвежской сельди за 50 лет показывает, что увеличение вылова с 150 тыс. в 1910 г. до 1500 тыс. *т* в 1954 г не привело к изменению ни среднего, ни максимального возраста рыб в популяции. Ни средний, ни максимальный возраст рыб в популяции не обнаруживают тенденции к снижению (рис. 79). Закономерного омолаживания нерестовой популяции у норвежской сельди, несмотря на чрезвычайно возросшую интенсивность промысла, не происходит. Колебания среднего возраста, достигающие очень большой величины (рис. 80), видимо, в значительной степени определяются колебаниями урожайности отдельных лет. В известной степени на величине пополнения несомненно сказывается, как это правильно отмечает Марти (1956), и интенсивный вылов молоди, который еще сильнее снижает величину пополнения, особенно малоурожайных поколений.

Интенсификация вылова норвежской сельди в последние годы не вызывала изменения среднего и максимального возраста рыб в нерестовой популяции. Однако было бы преждевременным делать вывод, что увеличение вылова никак не отразилось на возрастном составе ее стада. Для последних лет (1955—1963) характерно, что в возрастном составе норвежской сельди имеется одна доминирующая возрастная группа (поколение 1950 г.), превышающая почти в 10 раз численность

рыб любой другой возрастной группы. Несомненно, что эта особенность возрастной структуры стада связана в первую очередь с низкой урожайностью предыдущих и последующих поколений. Некоторое влияние на образование подобной возрастной структуры мог оказать промысел, как уже отмечалось, через уменьшение пополнения. Однако и в предыдущие периоды стадо норвежской сельди при значительно меньшей нагрузке промысла (в том числе и много меньшем вылове молоди) имело весьма сходную структуру возрастного состава.

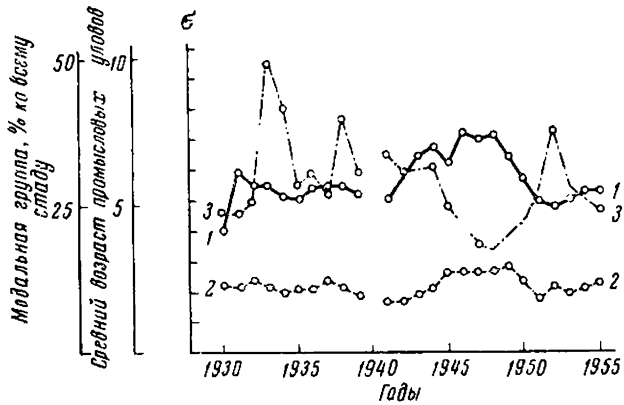


Рис. 81. Изменение некоторых показателей возрастного состава сельди юго-западной части Северного моря (по Никольскому и Беляниной, 1959)

1 — средний возраст промысловых уловов; *2* — σ возрастного состава стада; *3* — процент модальной возрастной группы по отношению ко всему стаду

Мы вычислили средний возрастной состав стада норвежской и южно-североморской сельди по пятилетиям (рис. 81). Возрастной состав норвежской сельди в 1927—1931, 1947—1951 и 1952—1957 гг. имеет сходный характер.

Для более объективного суждения о характере изменений, происходящих в популяции, мы попытались вычислить некоторые показатели, ее характеризующие. В качестве показателей мы взяли средний возраст популяции по годам, процент модальной возрастной группы от всей популяции и среднее квадратическое отклонение возрастного состава нерестовой популяции. Ход кривой среднего возраста у норвежской сельди по годам и ход кривой σ возрастного состава (см. рис. 80) оказывается сходным. При увеличении среднего возраста увеличивается и среднее квадратическое отклонение, и наоборот.

Попытаемся проанализировать полученные данные. Прежде всего отметим еще раз, что 10-кратное увеличение улова норвежской сельди с 1900 по 1958 г. не привело к закономерному изменению ни среднего возраста, ни амплитуды изменчивости возрастного состава популяции, ни процента модальной возрастной группы в стаде.

В последние годы у норвежской сельди при некотором повышении среднего возраста популяции резко уменьшается величина среднего квадратического отклонения, т. е. падает значение в популяции других возрастных групп, кроме модальной. Процентное отношение численности модальной группы ко всей популяции очень хорошо отражает относительную мощность урожайного поколения по отношению к другим, слагающим популяцию.

Отдельные пики на кривой процента модальной возрастной группы и их высота отражают вступление в промысловое стадо урожайного

поколения, его мощность и — в известной степени — ход убыли. Среднее квадратическое отклонение отражает степень разброса возрастного ряда. Ход этого показателя у норвежской сельди может до известной степени свидетельствовать о наличии урожайного поколения в стаде, а в случае падения величины σ при повышении среднего возраста, видимо,— о чрезмерном воздействии промысла, в первую очередь на младшие возрасты. В качестве предварительного, требующего проверки предположения можно указать, что одновременное повышение среднего возраста, снижение процента модальной группы и снижение σ возрастного состава свидетельствуют о перенапряжении популяции сельди промыслом. Естественно, что это положение должно быть еще тщательно проверено.

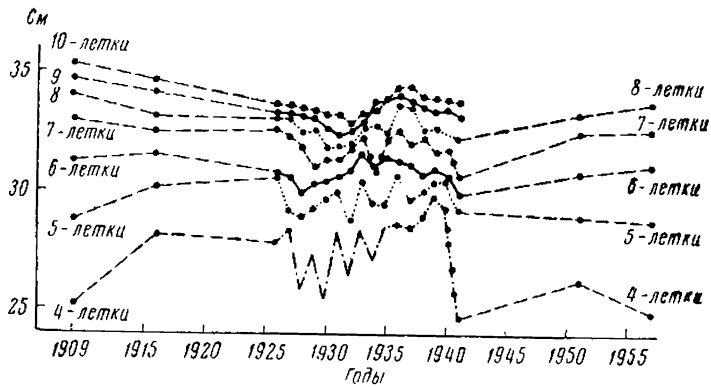


Рис. 82. Средние длины одновозрастных особей норвежской сельди по годам (по Никольскому и Белянинои, 1959)

Иная картина динамики возрастного состава стада наблюдается у сельдей южной части Северного моря.

Английские (Cushing a. Burd, 1957), бельгийские (Gilis, 1958) и французские (Ancellin, 1955) исследователи отмечают, что, если предельный возраст сельдей южной части Северного моря по мере увеличения вылова не претерпевает существенных изменений, то средний возраст с 1941 по 1945 г. заметно возрастает, а с 1948 по 1950 г. наблюдается прогрессивное омоложение популяции, после чего в течение 6 лет (1951—1956) средний возраст остается стабильным.

Сравнение изменений по пятилетиям среднего возрастного состава сельди Северного моря и норвежской сельди (см. рис. 79) обнаруживает коренные различия. У норвежской сельди не удается отметить закономерного омоложения промысловой популяции, у сельди же южной части Северного моря очень четко выражена картина значительного омоложения возрастного состава.

Анализ динамики популяции сельди Северного моря показывает, что кривые среднего возраста популяции и среднего квадратического отклонения (см. рис. 81) также почти на всем своем протяжении имеют сходный характер.

У сельди Северного моря колебания урожайности, видимо, много меньше, чем у норвежской сельди. Если у норвежской сельди относительная величина основной возрастной группы в популяции может варьировать в 60 раз, то у сельди южной части Северного моря только в 8—10 раз (Никольский, 1958).

Существенные различия наблюдаются и в характере изменений, происходящих в темпе роста сравниваемых стад сельдей. У норвежской сельди не наблюдается закономерного ускорения или замедления роста

(рис. 82). Повышение интенсивности рыболовства, видимо, не оказывает непосредственного влияния на изменение скорости роста норвежской сельди. Ускорения темпа роста, связанного с увеличением обеспеченности пищей в результате разрежения стада выловом, не наблюдается. Через изменение роста регуляции пополнения у норвежской сельди, видимо, не происходит. Некоторые колебания темпа роста, по-видимому, определяются изменениями гидрологического режима, а тем самым продолжительностью периода нагула. Это согласуется и с тем, что более южные популяции норвежской сельди, живущие в условиях более длительного периода нагула, как это показал Н. П. Бирюков (1956), растут несколько быстрее, чем более северные популяции. В связи с тем, что темп роста норвежской сельди не меняется в зависимости от разрежения стада, не меняется и возрастная структура пополнения, т. е. омоложения пополнения не происходит и темп пополнения сохраняется без значительных изменений (Sund, 1943).

Совсем иная картина наблюдается у сельди южной части Северного моря. У этой сельди по мере разрежения популяции темп роста значительно ускорялся (рис. 83) (Krefft, Schubert a. Sahrhage, 1955; Cushing a. Burd, 1957; Gilis, 1958; Ancellin, 1958). Неуклонное ускорение темпа роста у сельди южной части Северного моря наблюдалось с 1930 по 1954 г. С 1954 г. этот процесс у большинства возрастных групп приостановился. Возможно, что популяция сельди Северного моря перешла в последнее время в такое же состояние, что и норвежская сельдь, когда увеличение интенсивности вылова уже не приводит к увеличению обеспеченности пищей и не меняет структуры пополнения. Изменения гидрологического режима в сторону похолодания и тем самым сокращение периода нагула у сельди южной части Северного моря, по данным голландского исследователя Зийлстра (Zijlstra, 1958, 1963), могут в отдельные неблагоприятные годы вызвать замедление темпа роста так же, как это наблюдается и у норвежской сельди. Однако общая тенденция ускорения темпа роста в связи с разрежением популяции у сельди южной части Северного моря до 1955—1956 гг. была выражена очень четко. С 1955 по 1960 г. темп роста менялся слабо, а с 1960 г. наметилось некоторое ускорение, видимо, под влиянием климатических причин.

Таким образом, если у норвежской сельди при разрежении популяции не происходит сдвига на более ранние возрасты, наступление половой зрелости не ускоряется, а следовательно, и не увеличивается темп пополнения, у сельди южной части Северного моря эти явления имеют место. Разрежение стада у сельди южной части Северного моря вызвало ускорение темпа роста и омоложение возрастного состава пополнения, что привело в период 1948—1950 гг. к омоложению промыслового стада.

Таким образом, изменение возрастного состава стада в сторону омоложения в результате интенсивного вылова есть в первую очередь результат омоложения, снижения возрастного состава, пополнения, а не столько результат изъятия рыб старших возрастов. Это наглядно показывает сравнение динамики возрастного состава норвежской и южносеверноморской сельди.

Различаются два сравниваемые стада также по изменениям плодовитости: у норвежской сельди плодовитость одноразмерных групп за последние годы заметно не изменилась, а у сельди южной части Северного моря плодовитость рыб одного и того же размера заметно возросла (Никольский и Белянина, 1959).

Весьма ценный материал о характере влияния вылова на структуру популяции промысловой рыбы дают анализ размерного и возрастного состава промысловых уловов древнего человека и сопоставление их с современными. В большинстве древних поселений, где рыба была одним

из основных объектов хозяйства, видимо, не происходил отбор в пользу только более крупных экземпляров; лишь в поселениях тех культур, где рыба как пищевой продукт имела подчиненное значение (например, в южных сельскохозяйственных районах), как правило, в пищу поступали наиболее крупные особи (например, сазан и сом в городище близ станицы Елизаветинской на Кубани). Сравнивая размерный и возрастной состав рыб в промысловых уловах древности с современными, мы можем с известной долей точности выявить влияние, какое оказывает вылов на структуру популяции промысловой рыбы.

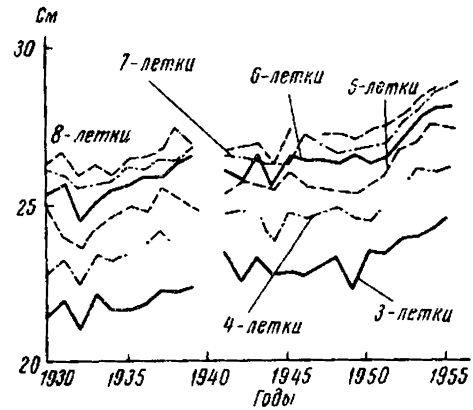


Рис. 83. Средние длины одновозрастных особей сельди юго-западной части Северного моря по годам (по Никольскому и Беляниной, 1959)

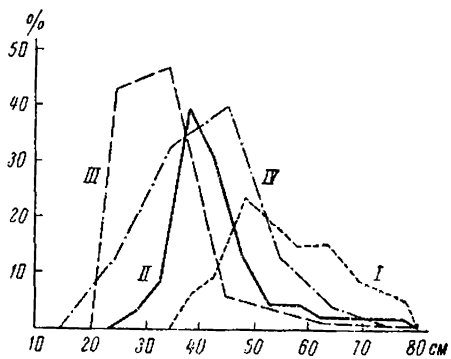


Рис. 84. Соотношение различных размеров стерляди в Одоевском городище (*I*), в среднем течении Волги (*II*), у устья Ветлуги (*III*) и в городище Больмеры (*IV*) (по Никольскому, 1935, с добавлениями)

Как я уже писал (Никольский, 1935), размерный состав стерляди в уловах в Волге за последние два тысячелетия весьма сильно изменился. Как известно, модальная величина размеров стерляди в современных уловах резко сдвинута в сторону меньших размеров, и процент крупных рыб в промысловых уловах относительно сократился. Однако максимальные размеры добываемых рыб остались в настоящее время такими же, что и два тысячелетия назад (рис. 84)

Сравнивая размеры сазана и язя, добывавшихся в водоемах низовья Аму-Дарьи пять тысячелетий назад, с современными размерами этих рыб в промысловых уловах дельты этой реки, мы видим, что средние и максимальные размеры сазана и язя почти не изменились, причем это наблюдается при довольно значительной величине современного вылова этих рыб (табл. 96).

Если же сравнить размерный и возрастной состав леща из Псковского озера около 600 лет назад с размерным составом и возрастом

Таблица 96. **Размерный состав сазана и язя в уловах Аму-Дарьи (*см*)**

Вид	Джанбас-кала, около 5 тыс. лет назад			Дельта Аму-Дарьи, 1932—1933 гг.		
	минимальный	максимальный	средний	минимальный	максимальный	средний
Leuciscus dus	21,0	26,0	23,0	15,0	30,0	22,3
Cyprinus carpio	20,0	65,0	41,3	25,0	75,0	43,3

Примечание. Современный язь — из Судочьего озера, сазан — из района Майпоста-

современного леща (Лебедев, 1961), то мы увидим резкое изменение размеров в сторону уменьшения средней длины современного леща (рис. 85). Одновременно с этим наблюдается и ускорение темпа роста. Однако в 1927 г., по данным Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ), вылавливались значительно более крупные лещи даже по сравнению с ископаемыми, но, видимо, это связано с применением иных орудий лова. На темпе роста псковского леща в 1927 г. такое увеличение рыб старших возрастов в уловах не отразилось. Сходная картина наблюдается и с лещом Аральского моря. Как видно из табл. 97, средние размеры леща Аральского моря резко изменяются (правда, об ископаемых наши данные очень скудны). В результате интенсификации промысла средние размеры леща в уловах снижаются, и, наоборот, при падении интенсивности рыболовства, как это было, например, в годы гражданской войны, средний размер леща в уловах быстро возрастает. Изменение размерного и возрастного состава леща Арала, видимо, почти не связано с изменением темпа роста. Этим аральский лещ отличается от псковского леща (рис. 86).

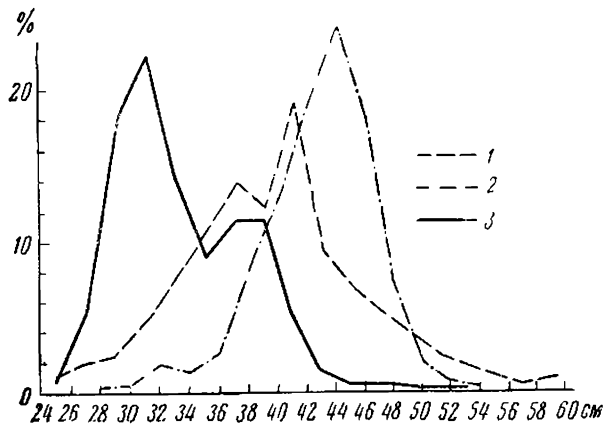


Рис. 85. Размеры леща (по Лебедеву, 1961)

1 — древний Псков, I—XIII вв.; *2* — Псковское озеро, 1927 г.; *3* — Псковское озеро, 1951 г.

Таблица 97. **Средняя длина леща юга Аральского моря (до конца чешуйного покрова, *см*)**

Джанбас-кала, 5000 лет назад	1925 г. (Кагановский, 1927)	1929 г. (Маркун, 1929)	1955 г. (по данным Аральской рыбохозяйственной станции)
Около 36	34,25	31,05	29,39

Сравнение размерного состава промысловых уловов амурского верхогляда *Erythroculter erythropterus* Bas. 2000 лет назад и в настоящее время с несомненностью показывает (табл. 98), что хотя в результате нерационального вылова и сокращения поголовья стада современные уловы верхогляда резко упали, но размерный состав в большинстве районов существенно не изменился.

Число подобных примеров изменения или стабильности структуры популяций промысловых рыб по сравнению со структурой уловов человека древности можно было бы значительно увеличить [1].

Однако уже сделанный нами беглый анализ размерного и возрастного состава промысловых уловов древности и современных показывает, что в одних случаях и при относительно слабом воздействии промысла происходили весьма значительные изменения в структуре облавливаемой популяции, в других (например, у верхогляда) даже чрезмерная интенсивность промысла, связанная с резким снижением уловов, не привела к изменению размерной структуры стада.

[1] Большой материал по этому вопросу приведен в книге В. Д. Лебедева (1960).

Не менее характерные изменения в структуре популяции в связи с интенсификацией рыболовства или его запуском подмечены и в последнее время, в частности в результате таких грандиозных экспериментов, как запуски рыболовства во время первой и второй мировых войн.

Как видно из изложенного, изменения величины вылова, часто очень значительные по масштабам, весьма по-разному отражаются на структуре популяции и других свойствах различных промысловых видов. У одних структура популяции резко меняется, у других изменения оказываются практически незаметными.

Приведенные данные достаточно ясно показывают, что в отношении не только пресноводных, но и многих морских рыб рыболовство стало мощнейшим фактором, оказывающим на стадо промысловых рыб очень сильное влияние

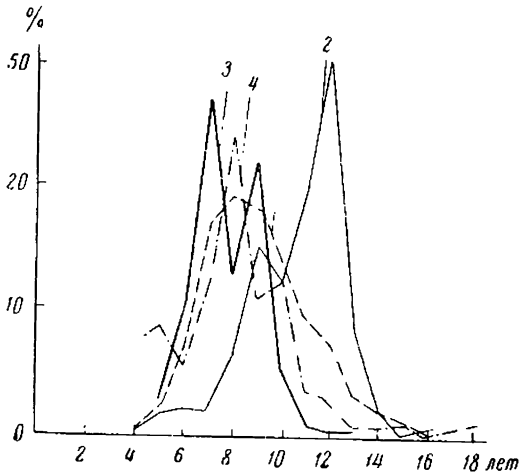


Рис. 86. Возрастной состав промыслового леща из различных водоемов

1 — Древний Псков, X—XIII вв. в. э.; *2* — Псковское озеро, 1927 *3* — Псковское озеро, 1951 г.; *4* — Сямозеро, 1946—1948 гг.

Изымая часть стада, вылов меняет условия жизни как того вида, который является объектом добычи, так и видов, находящихся во взаимосвязях с данным промысловым видом.

Уменьшение численности промыслового вида связано с уменьшением выедания им его кормовых объектов — уменьшением его воздействия на свои объекты питания как хищника и ослаблением противоречивых отношений с другими видами на почве питания сходной пищей. Освобождение кормовой базы часто приводит к усиленному размножению других видов, не являющихся объектами столь интенсивного промысла. Такая замена отмечена как в морских, так и в пресных водах. В качестве примера можно напомнить замещение более ценных видов камбал менее ценными на банках залива Петра Великого (Моисеев, 1946, 1946а), где в результате интенсивного промысла таких ценных видов, как, например, *Limanda aspera* (Pall.), вследствие использования их кормов резко возросла численность менее ценных видов камбал *Hippoglossoides ellassodon* Jordan and Gilbert и др., а также таких сорных рыб, как морские лисички сем. Agonidae.

Таблица 98. Размеры (в *см*) верхогляда в промысловых уловах

Длина	Начало н.э., р-н Хабаровска	Июнь 1940 г., Ново-Ильиновка
Минимальная	50	45
Максимальная	95	95
Средняя	64,3	64,7

Сходная картина наблюдается и в пресных водоемах. Во многих озерах в результате чрезвычайной интенсивности вылова леща его кормовая база часто используется ершом. В озерах по Амуру чрезмерный вылов сазана привел к резкому увеличению численности малой касатки *Liocassis brashnikowi* Berg.

Уменьшение численности промыслового вида отражается и на ви[illegible] для которых промысловый вид является жертвой. Разрежение по-

пуляции ухудшает условия охоты вида-хищника. Часто нарушение при облове структуры стаи облегчает хищнику охоту за своей добычей мелкими стайными рыбами, добыча которых в стае для хищника затруднена. Так, при облове кошельковыми неводами стай анчоусов и сардины после того, как часть стаи выловлена, на оставшуюся часть стаи набрасываются держащиеся около нее тунцы и акулы, и очень быстро ее уничтожают. В этом случае увеличение промысловой смертности приводит к увеличению смертности от хищника. Зачастую разреживание популяции связано с ускорением роста оставшихся особей, а тем самым с более быстрым выходом их из-под воздействия хищников, ибо, как известно, интенсивность воздействия хищников по мере роста жертвы резко падает: чем быстрее растет рыба, тем обычно скорее она выходит из-под воздействия хищников. Таким образом, вылов изменяет взаимосвязи организмов.

Закономерности изменений структуры популяции под воздействием вылова

Как мы видели выше, вылов так же, как и изменения интенсивности естественной смертности часто связан с определенными изменениями в структуре популяции промыслового вида. Изменяются возрастной состав, рост, возраст полового созревания и предельный возраст особей, соотношение полов и ряд других свойств популяции.

Теоретически селективным выловом можно изменить структуру популяции в очень значительной степени, даже довести ее до такого состояния, что популяция потеряет способность самовоспроизводиться.

Выше были рассмотрены закономерности, которым подчиняется изменение структуры популяции в результате изменения соотношения пополнения и остатка и возрастной структуры того и другого. Было показано, что при изменении интенсивности смертности, если она носит неселективный характер, т. е. погибают особи в том же соотношении, в каком они находятся в популяции, и сохраняется стабильным соотношение величины пополнения и остатка,— структура популяции не изменяется. Структура популяции при неселективной смертности изменяется, если меняется соотношение пополнения и остатка или темп роста особей, т. е. структура пополнения и предельный возраст рыб в стаде.

В биологической рыбохозяйственной литературе и в настоящее время широко распространено мнение, что возрастная структура стада промысловой рыбы есть непосредственная функция интенсивности рыболовства (в том числе неселективного) и что по изменениям кривой возрастного состава облавливаемого стада можно непосредственно судить об интенсивности рыболовства. Впервые эту точку зрения развил подробно Ф. И. Баранов (1918, 1925, 1962).

Ф. И. Баранов принимает, что: 1) «кривая населения», т. е. кривая численностей рыб разного возраста в стаде, идентична кривой смертности;

2) кривая улова отражает кривую распределения рыб по размерам и по возрасту в водоеме. Правая часть кривой улова подобна кривой населения, а левая есть результат отбора применяемой ячеей определенной величины;

3) число ежегодно погибающих рыб промыслового размера равняется числу ежегодно подрастающих рыб минимальной длины независимо от вида кривой населения;

4) для каждой популяции существует своя оптимальная допустимая величина вылова. Поэтому основной метод регулирования рыболовства — это установление определенной нормы вылова;

5) интенсивность лова влияет на форму кривой населения и коэффициент K (коэффициент убыли) Она отражается на распределении в улове рыб разного возраста (длины и веса);

6) кривая, отвечающая различной интенсивности убыли (различный коэффициент годичной убыли φ), различна (рис. 87) Чем выше интенсивность промысла, тем круче кривая населения. При увеличении интенсивности промысла (от коэффициента $\varphi=0.1$ до $\varphi=0,6$) соответствующим образом меняется кривая населения — кривая смертности.

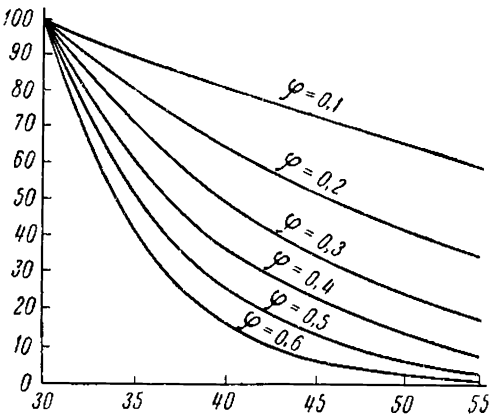


Рис. 87. Кривые населения при различных коэффициентах естественной убыли (φ) (по Баранову, 1918)

В основе этих представлений Баранова лежит принцип сложных процентов[1] В своих теоретических представлениях Баранов (1918, 1925) исходит из положения, что молоди в водоеме всегда достаточно и что пополнение стада определяется кормовой базой, которая освобождается в результате вылова определенной части взрослого стада.

Томпсон (Thompson, 1937), исходя из представлений Баранова, построил арифметическую схему изменения структуры стада под влиянием рыболовства с интенсивностью в 50 и 80%. Эту схему без серьезных критических замечаний повторили Э. С. Рессел (1939), Вестенберг (1957) и В. С. Ивлев (1959, 1961).

Схема Томпсона имеет следующий вид (табл. 98а).

Таблица 98а. **Схема Томпсона**

	За шт.	Изъятие при 80% отлова, шт.	Запас, шт.	Изъятие при 50% отлова, шт.
I	1000	—	1000	—
II	200	800	500	500
III	40	160	250	250
IV	8	32	125	125
V	2	6	63	63
VI		2	31	31
VII	—		16	16
VIII		—	8	8
IX		—	4	4
X		—	2	2
XI			1	1

На втором примере Томпсон показывает, что, по его мнению, произойдет, если интенсивность промысла изменится с 50 до 80%. Как и в первом случае, на модельном примере (табл. 99) создается при первом взгляде впечатление, что происходит сокращение возрастного ряда вследствие якобы выпадения старших возрастных групп.

В основу расчетов Томпсона так же, как и Бараиова положен принцип сложных процентов. Принимается, что из пополнения в N рыб изымается промыслом p рыб. К концу сезона промысла остается $(1—p)N$.

[1] Мы здесь не останавливаемся на математическом выражении представлений Ф. И. Баранова и других ученых. Этот вопрос подробно рассмотрен во многих работах. Можно сослаться хотя бы на Вестенберга (Westenberg, 1955). Частично мы коснемся его в следующей главе.

Таблица 99. Изменение структуры стада в случае изменения интенсивности рыболовства с 50 до 80% (по Томпсону)

Возраст	Год промысла							
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
I	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000	1000
II	500	500	500	200	200	200	200	200
III	250	250	250	100	40	40	40	40
IV	125	125	125	50	20	8	8	8
V	63	63	63	25	10	4	2	2
VI	31	31	31	12	5	2	1	—
VII	16	16	16	7	2	1	—	—
VIII	8	8	8	3	1		—	—
IX	4	4	4	2	—	—	—	
X	2	2	2	1	—	—		—
XI	1	1	1	—	—	—	—	—
Стадо	2000	2000	2000	1400	1280	1256	1251	1250
Вылов	1000	1000	1000	1600	1120	1024	1004	1000
Интенсивность рыболовства		50%				80%		

Рыбы, родившиеся на год раньше, были обловлены дважды. Из рыб, сохранившихся от облова в прошлом году, на второй год также будет выловлена часть p. Число оставшихся рыб после этого вторичного облова будет равняться $(1-p)^2N$. На третий год облова эта величина будет равна $(1-p)^3N$ и т. д. Численность каждого годового класса будет уменьшаться по убывающей геометрической прогрессии с знаменателем $(1-p)$. При этом величина всего стада к началу рыболовного сезона будет:

$$S = N + (1-p)N + (1-p)^2N + (1-p)^3N + (1-p)^4N + \ldots = \frac{N}{p} \qquad (11)$$

Таким образом получается, что численность стада обратно пропорциональна интенсивности рыболовства. Чтобы не возвращаться еще раз к рассмотрению приведенных Томпсоном модельных примеров, отметим, что, как я уже указывал (Никольский, 1961а), сокращение возрастного ряда в расчетах Томпсона получается искусственно вследствие «округления» цифр. В примере Томпсона, приведенном в табл. 98а, вылов рыб в возрасте 2—4 лет составляет 80, а рыб 5 лет — 100%. В приведенном примере до старших возрастов доживали бы доли рыб, но при доведении исходной численности до десяти тысяч — миллиона или более соответственно удлинился бы и ряд возрастного состава стада. Так, например, 80% от двух будет 1,6, а принимается 2, т. е. округляется, причем в сторону завышения, и ликвидируется то незначительное абсолютное количество особей старших возрастов, которые на самом деле будут сохраняться. Омоложение популяции в примере, приводимом Томпсоном и повторенном Вестенбергом и Ивлевым, достигается не в результате интенсификации промысла, а вследствие непропорционально большого пополнения, которое принимается одинаковым (1000 рыб) в случае изъятия и 50, и 80%. Томпсон вылов рыб старших возрастов как в первой, так и во второй таблицах (табл. 98а и 99) принимает равным не 80, а 100%, т. е. получается уже селективный облов с повышенным выловом рыб старших возрастов.

Вестенберг (1955) также правильно отмечает, что Томпсон при определении оптимальной интенсивности рыболовства в приводимых примерах не учитывает ни естественной смертности, ни индивидуального роста рыб.

Приводимые Томпсоном примеры отражают частный случай, который может быть в искусственном водоеме.

Остановимся теперь на рассмотрении основных положений теории рыболовства, принимаемых Бараиовым, Грэмом, Томпсоном и другими исследователями.

I. Является ли кривая населеиия одновремеино и кривой смертности? Ф. И. Баранов и его последователи отвечают на этот вопрос утвердительно, а Г Н. Монастырский (1949) отрицательно. Как же обстоит дело в действительиости?

Кривая населения — это как бы равнодействующая сложного процесса рождения, роста и убыли. Любая часть кривой отражает все эти процессы. Даже если мы возьмем все стадо (см. выше), а не только нерестовую популяцию, то колебания урожайности часто (у рыб как с флюктуациями, так и без флюктуацнй) будут приводить к тому, что предыдущий годовой класс (например, 7-летки) будет многочисленнее последующего (напримор, 6-леток). При этом, если следовать Баранову, величина смертности получится с обратным знаком. Так как в природе не существует постоянной величины пополнения (никак не связанной с остатком, как это принимает Ф. И. Баранов), то приводимый им пример можно рассматривать как абстракцию, которая реально в природе обычно не существует и может иметь место в отдельных редких случаях.

Конечно, смертность является одной из составляющих, которые определяют крнвую населения, но она определяет кривую населения во взаимодействии с другими процессами — роста и урожайности поколений, а не изолированно.

Как говорилось выше, величину смертности можно определить, анализируя судьбу отдельных поколений, сопоставляя их численность из года в год в общих уловах или в уловах на единицу рыболовного усилия. Судить же по возрастному составу стада об интенсивности смертиости можно было бы лишь в том случае, если бы, как это принимается в примерах Баранова (1918) и Томпсона (1937, 1950), величина пополнения была из года в год постоянной. Конечно, в случае рыб со слабо выраженными флюктуациями по среднему многолетнему возрастному составу нерестового стада, зная средний многолетний возрастной ряд пополнения, можно приблизительно определить осредненную величину общей смертности. Нужно, однако, прн этом иметь в виду, что предельный возраст рыбы меняется в зависимости от возраста наступлеиия половой зрелости, и вылов, разреживая стадо и ускоряя рост и иаступление половой зрелости, иногда может через изменение возраста половой зрелости менять и максимальный возраст, достигаемый рыбой. Этим часто определяется, что в малочисленных поколениях продолжительность жизни особей бывает короче, чем в поколениях многочисленных.

Таким образом, отвечая на поставленный вопрос, я должен сказать, что кривая населения не аналогична кривой смертности. Смертиость входит одним из элементов, которые определяют кривую иаселения.

II. Подобна ли правая часть кривой улова (в отцеживающих орудиях рыболовства) кривой населения? Этот вопрос иельзя решать абстрактно. Коиечно, всякое орудие рыболовства в какой-то степени селектнвно. Как показал Томпсои (1917), даже при лове сельди кошельковым неводом может иметь место в некоторых случаях известная селективность (более крупиые рыбы в большем проценте избегают орудия). То, что рыбы старших возрастов осторожиее молодых и раиьше реагируют на приближение опасности, также, иесомненно, имеет определенное селективное значение. Однако при облове иерестовой популяции отцеживающими орудиями или ловушками возрастной, размерный и половой состав изымаемого улова часто бывает сходен с составом облавливаемой нерестовой популяции, т. е. популяции достигших половой

зрелости рыб. Примеры подобного рыболовства общеизвестны (кошельковый лов перестовой сельди, лов ходовых лососей ставными и закидными неводами, лов закидными неводами многих карповых при нерестовой миграции и т. д.), причем при облове нерестовой популяции часто оказываются сходными с действительным возрастным и размерным составом нерестового стада не только правая, но и левая части кривой улова, но это именно кривая населения, а не кривая смертности. С другой стороны, при облове нагульных скоплений, например, при облове трески тралом на кормовых площадях, обычно получается недобор рыб старших возрастов, которые, будучи осторожнее молодых и держась несколько выше над грунтом, легче избегают орудия лова.

Разное распределение рыб разного возраста и пола (см. выше) естественно может также оказывать влияние на состав улова и соответствие его структуры структуре облавливаемого стада. Поэтому нам представляется, что поставленный вопрос должен решаться применительно к каждому конкретному случаю, но в принципе структура улова отцеживающим орудием или ловушкой может быть сходной со структурой облавливаемого стада.

III. Соответствует ли число ежегодно подрастающих рыб числу ежегодно погибающих рыб? Мы хорошо знаем, что численность поколений в пределах одного и того же стада у видов с хорошо выраженными флюктуациями может варьировать в десятки раз. Даже у рыб с относительно малыми колебаниями урожайности, как камбалы, численность отдельных поколений может разниться в 6—10 раз. Конечно, во многих случаях численность стад промысловых рыб может в течение более или менее длительного времени удерживаться на более или менее стабильном уровне, но эта относительная стабильность достигается при помощи различных регуляторных приспособлений, позволяющих популяции приспособительно отвечать на изменение обеспеченности пищей. Улучшение по разным причинам обеспеченности пищей может сильно изменить соотношение пополнения и убыли.

IV Имеется ли для каждой популяции своя оптимальная норма вылова?

Естественно, как это говорилось выше, каждый вид приспособлен к определенной, конечно, изменяющейся в тех или иных пределах величине убыли. В отношении видов, лучше защищенных от воздействия хищников, допустима меньшая величина изъятия, чем в отношении рыб, которые приспособились к большей смертности и у которых убыль стада легче компенсируется интенсификацией воспроизводства. Естественно, что норма вылова или контингент вылова даже для одного вида или популяции не есть постоянная величина. Она варьирует в зависимости от состояния популяции. Кроме того, необходимо подчеркнуть, что, как это отмечали Н. Л. Чугунов (1928), Грэм (Graham, 1948) и ряд других исследователей, норма вылова меняется в зависимости от того, какого размера и в каком возрасте вылавливается рыба и в какое время года осуществляется вылов (Бервальд, 1956) Ниже на этих вопросах я остановлюсь подробнее.

V и VI. Влияет ли сама по себе интенсивность вылова (при селективном облове) на форму кривой населения?

Выше мы показали, что изменение возрастной структуры нерестовой популяции не есть результат прямого изъятия промыслом или гибели в результате других причин. Кривая населения меняется в результате ряда причин, а именно изменения соотношения величины пополнения и остатка и изменения структуры пополнения и остатка. Сама по себе меняющаяся интенсивность вылова при неизменном соотношении пополнения и остатка не влияет на структуру кривой населения.

Перейдем к рассмотрению исходных теоретических представлений, по-
[illegible] последователями в основу св их построений.

И Бараиов, и ученые, развивающне его точку зрения, исходят из представления, что основной момент, которым ограничивается численность пополнения стада, это недостаток корма, происходящий от того, что корма выедаются другими особями того же вида. По мнению Баранова, число выметанных икринок, как правило, во много раз больше числа мальков, которое может выжить. Причина гибели личинок заключается в том, что другие особи съедают их корма. Таким образом, в основе построений Баранова лежит представление о биотическом потенциале и сопротивлении среды, причем основным элементом среды, ограничивающим численность пополнения, являются особи того же вида. Выше в главе об обеспеченности пищей этот вопрос рассмотрен подробнее и показана неправильность этой точки зрения.

Принятие Барановым за основу своих взглядов представлений о наличии постоянной перенаселенности, а также вытекающих из этих представлений понятий о биотическом потенциале и сопротивлении среды и определило весь дальнейший ход построений Баранова. На этих теоретических построениях Баранова основывается и принятие им в его рассуждениях и графиках (см. в частности приведенный выше график из его работы) постоянной величины пополнения, вне зависимости от величины остатка. Эту же ошибку допустил и Томпсон в приведенных нами выше его модельных арифметических примерах. Если следовать Баранову, то при облове рыбы с нерестовой популяцией третьего типа интенсификация вылова в любом случае должна в конечном итоге привести к перестройке типа нерестовой популяции из третьего во второй тип. На самом деле в природе подобная картина обычно не наблюдается.

Переход популяции из состояния, когда остаток превышает пополнение, в состояние, когда пополнение превышает остаток, в природе совершается довольно часто и вне зависимости от интенсивности вылова. Перестройка нерестовой популяции из одного типа в другой не есть обязательный результат изменения интенсивности вылова. Структура популяции, как было показано выше, при вылове любой интенсивности может оставаться неизменной, если не меняется соотношение величины пополнения и остатка.

Заключение

В современной трактовке характера воздействия рыболовства на популяцию промысловой рыбы есть две точки зрения. Согласно одной точке зрения, вылов, действуя по принципу сложных процентов, всегда приводит к омолаживанию популяции. По другой точке зрения, неселективный вылов оказывает влияние на популяцию во взаимодействии с пополнением и ростом рыб. Неселективный вылов, даже очень интенсивный, не всегда приводит к омолаживанию возрастного состава популяции. Перестройка возрастной структуры популяции происходит не по принципу сложных процентов, а есть результат взаимодействия пополнения и убыли. Как я пытался показать выше, правильна вторая точка зрения, соответствующая наблюдаемым закономерностям. Основные положения, изложенные в этой главе, кратко могут быть резюмированы следующим образом.

1. Значительное увеличение мирового вылова рыбы было достигнуто в первую очередь путем совершенствования техники добычи, разведки и поиска рыбы, а также увеличения тоннажа, мощности машин, автономности плавания рыболовных судов, что позволило освоить рыболовством более отдаленные районы и выйти на бо́льшие глубины.

2. Уловистость орудия рыболовства есть результат взаимодействия орудия рыболовства и рыбы. Уловистость зависит от множества причин, из которых главнейшая — это характер конструкции, материал и способ лова, а также характер поведения рыбы в зоне облова.

3. Селективность (отбирающее действие) орудий и способов лова зависит от очень многих причин; так же, как уловистость, она есть результат взаимодействия орудия лова и рыбы и определяется как свойствами орудия и способа лова, так и свойствами облавливаемой популяции рыбы. Селекция орудиями и способами лова осуществляется по ряду направлений: отбор рыб определенного размера, определенного пола и зрелости половых продуктов, определенной упитанности и жирности и, наконец, отбор рыб разной накормленности.

4. Вылов оказывает на стадо промысловых рыб в настоящее время весьма значительное и разнообразное влияние. На рыб с разным характером динамики стада это воздействие оказывается различным. В отношении ряда видов рыб чрезмерный вылов привел к снижению их численности и прогрессирующему падению уловов. Это в первую очередь касается донных рыб со слабо выраженными флюктуациями.

5. Запуски рыболовства в период первой и второй мировых войн сказались определенным образом на изменении структуры стад, величине уловов на рыболовное усилие и увеличении общих уловов в послевоенные годы. В последующий после запуска период интенсификации рыболовства опять резко изменялись структура облавливаемых стад промысловых рыб и величина уловов как общих, так и на усилие.

6. По своему воздействию на популяцию вылов во многом сходен с воздействием хищников. Однако в то время, как хищники воздействуют главным образом на неполовозрелых рыб, вылов сказывается в первую очередь на половозрелой части стада. Кроме того, защитные приспособления от хищников часто оказываются бесполезными и даже вредными для рыбы, повышая ее доступность рыболовству. Вылов, не превышающий определенной величины, может компенсироваться регуляторными приспособлениями популяции путем интенсификации воспроизводства. Если вылов превысит компенсаторные возможности популяции, он приводит к перелову.

7 Изменения, происходящие в структуре популяции промысловой рыбы под влиянием вылова, весьма разнообразны. В одних случаях наблюдается резкое омоложение стада, в других, несмотря на значительную интенсивность рыболовства, возрастная структура стада остается неизменной. У рыб со значительными флюктуациями изменения в структуре стада под влиянием рыболовства обычно выражены менее заметно, чем у рыб с малыми колебаниями урожайности поколений.

8. Представление, будто «кривая населения» идентична «кривой смертности», неверно, так как кривая возрастного состава населения есть результирующая трех взаимосвязанных процессов: пополнения, роста и убыли. Каждая популяция приспособлена к определенной, но, естественно, меняющейся в известных пределах и в зависимости от ряда причин относительной величине общей смертности. Неселективный вылов, какой бы интенсивности он не достигал, не может изменить возрастной структуры популяции, если не изменится соотношение пополнения и остатка и темпа роста, а тем самым и возраст полового созревания особей.

9. Определить общую смертность на основе анализа правой части кривой возрастного состава популяции возможно лишь в самой общей форме по осредненным многолетним данным о рыбах, у которых флюктуации выражены слабо. При этом надо учитывать, что предельный возраст особей в популяции связан с возрастом достижения ими половой зрелости. Наиболее точно определить общую смертность можно по численности особей одного поколения в уловах на рыболовное усилие за последовательный ряд лет.

Глава восьмая

Основные закономерности динамики численности и биомассы популяций рыб

Виды рыб, как и других животных и растений, существуют в природе, так сказать реализуются через особей и популяции. Любой вид состоит из специфичной для него системы более или менее обособленных, но находящихся во взаимодействии популяций, представляющих собой самовоспроизводящиеся группировки, занимающие определенные участки или местообитания в пределах ареала вида. Существование вида и представляет собой непрерывный процесс воспроизводства слагающих его популяций и приспособление к меняющимся условиям жизни. Численность и биомасса как каждого вида в целом, так и его отдельных популяций не остаются постоянными; они меняются в определенных пределах и в течение года, и из года в год в связи с изменениями условий жизни. Собственно основу жизни вида и составляет динамика популяций, его слагающих. Попав в новое местообитание, обычно вид сначала быстро увеличивает свою численность и биомассу до определенной величины. После этого популяции вида продолжают существовать при меняющейся численности и биомассе, которые, если условия жизни и в первую очередь обеспеченность пищей остаются более или менее стабильными, колеблются вокруг какой-то средней величины. Амплитуда этих колебаний, так называемые флюктуации оказываются различными у популяций разных видов и в разных условиях жизни. Как было показано выше, каждый вид характеризуется своей, специфичной для него структурой популяции, своим типом динамики стада, своей абсолютной и относительной численностью, естественно, меняющейся в связи с изменением условий жизни. Поскольку общая численность и биомасса стад рыб, как и других организмов, находятся в относительном динамическом соответствии с обеспеченностью пищей, общая численность и биомасса видов рыб, питающихся организмами низших звеньев пищевых цепей, обычно оказываются выше численности и биомассы хищных рыб, т. е. питающихся рыбами. Так, например, соотношение питающегося фитопланктоном белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* Val. и зоопланктофага пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* Rich. при выращивании этих рыб в прудах оказывается наиболее рациональным, когда достигается максимальная продукция при посадке 75—85% белого толстолобика и 15—25% пестрого. Конечно, из этой общей схемы есть много исключений, определяемых спецификой продукционного процесса, протекающего в том или ином водоеме.

Приспособления к саморегуляции численности и биомассы популяций

Относительная динамическая соразмерность величины популяции рыб, как и других организмов, с обеспеченностью пищей достигается путем действия соответствующих регуляторных механизмов, выработавшихся у популяции. По определению П. К. Анохина (1962), «правило саморегуляции» проявляется в том случае, когда «само отклонение от

конечного приспособительного эффекта служит стимулом возвращения системы к этому эффекту». Это положение, несомненно, правильно в отношении как отдельного организма, так и целой популяции.

Термин саморегуляция, насколько мне известно, впервые введен Николсоном (Nicholson, 1933), а в нашей ихтиологической литературе А. В. Морозовым (1937) и В. В. Васнецовым (1947) Однако в трактовке явления саморегуляции популяций есть две, я сказал бы, противоположные точки зрения. Одна базируется на представлении о постоянном перенаселении, происходящем в результате чрезмерного нерегулируемого воспроизводства популяцией потомства. Другая точка зрения исходит из представления о диалектическом единстве организмов и среды и изменениях темпа воспроизводства как приспособительном ответе на изменение условий жизни.

Николсон (Nicholson, 1933, и др.) и его сотрудники, а также многие другие исследователи (Морозов и др.) в трактовке механизмов саморегуляции исходят из представления о «биотическом потенциале» и «сопротивлении среды». Популяция, по этим представлениям, стремится неограниченно размножиться, но автоматически это увеличение популяции вызывает «противодействие» среды (голод, отсутствие мест для размножения и т. п.). По этой точке зрения, популяция как бы втискивается в какой-то «объем среды», противопоставляется среде. «Саморегуляция» осуществляется в результате пассивных изменений популяции, вызываемых внешними воздействиями. Подробный разбор представлений Николсона и некоторых других энтомологов дан П. М. Рафесом (1964)

Вторая точка зрения, ведущая начало от К. М. Бэра и развитая В. В. Васнецовым и другими отечественными ихтиологами, исходит из представления, что популяция при помощи своих регуляторных механизмов приспособительно изменяется в соответствии с изменениями среды. Своими регуляторными приспособлениями популяция не только приводится в соответствие с изменениями среды, но может активно — в известных пределах — изменять свою среду. Например, путем увеличения размерной разнокачественности особей в популяции у нее изменяется величина кормовой базы вследствие расширения ассортимента кормов, доступных рыбам разного размера (Поляков, 1960, 1962). Если по первой точке зрения среда противопоставляется популяции, то по второй точке зрения популяция находится в противоречивом единстве со средой. Исходя из этой второй точки зрения, я и рассматриваю закономерности саморегуляции популяций.

У популяции рыб вырабатывается ряд приспособлений, автоматически через обмен веществ обеспечивающих изменение темпа ее воспроизводства в связи с изменениями обеспеченности пищей. Механизм действия этой системы обычно таков: популяция, воздействуя на кормовую базу, изменяет ее, а измененная кормовая база — через изменение обеспеченности популяции пищей и хода обмена веществ у особей — меняет темп воспроизводства популяции. Естественно, что кормовая база меняется не только под воздействием кормящейся популяции, а и от ряда других причин так же, как и численность и биомасса популяции зависят не только от обеспеченности пищей. Поэтому соответствие кормовой базы и кормящейся популяции постоянно нарушается, и это соотношение все время находится в динамическом состоянии. На величину численности и биомассы популяции могут воздействовать любые элементы биотической и абиотической среды, но регуляторные механизмы, контролирующие изменения численности и биомассы популяции, почти всегда действуют через изменение обеспеченности пищей и перестройку внутривидовых отношений. Только такие формы регуляции, как механическое уничтожение икры одних особей другими при переуплотнении нерести-

лищ и недостаток убежищ для личинок и мальков, а тем самым усиление выедания их хищниками, непосредственно не связаны с обеспеченностью пищей, но они связаны с нею через посредство перестройки внутривидовых (плотность производителей) и межвидовых связей (изменение доступности для хищников)

Наличие регуляторных механизмов, обеспечивающих уравновешивание уменьшения или увеличения популяции в связи изменением условий жизни, впервые отметил К. М. Бэр в 1854 г на примере трески. Изучению форм приспособлений к регуляции численности, особенно в последние годы, посвящена очень большая литература. Само явление приспособительного, регулирующего численность ответа популяции разными авторами именуется по-разному. Одни (Васнецов, 1947, 1953 и др., Le Cren, 1961; Морозов, 1937; Nicholson, 1933; Никольский, 1950, 1953, и др., Шефер, 1957) называют это свойство приспособлением к саморегуляции (self regulation), другие, например, Лэк (1957) — регуляторными механизмами; третьи — компенсационными приспособлениями (Neave, 1953) или механизмами контроля популяции (Ricker, 1954, и др.). Наконец Слободкин (Slobodkin, 1962, и др.) часть приспособлений к регуляции численности называет «энергетикой популяции».

Я в этой работе, как и в предыдущих, употребляю термин «приспособления к саморегуляции или самонастройке», считая, что этот термин (если, как я уже говорил, слово саморегуляция понимать в том же плане, как диалектический материализм понимает термины самодвижения и саморазвития, т. е. в единстве внешнего и внутреннего) наиболее близко отражает сущность явлений.

Так как некоторые ученые, работающие в области рыбного хозяйства, ошибочно видят в термине саморегуляция уступку телеологизму (см. Ижевский, 1964), я счел необходимым еще раз разъяснить сущность этого понятия. Под саморегуляцией в живой природе я понимаю приспособительные процессы, обеспечивающие виду, популяции и индивиду существование в определенных условиях. При помощи регуляторных механизмов популяция автоматически изменяется в соответствии с изменением условий жизни, в первую очередь с обеспеченностью пищей, или сохраняет стабильность, если условия жизни остаются стабильными. Наивно думать, что свойство саморегуляции в живой природе обеспечивает только стабильность системы. Оно призвано обеспечивать ее уравновешивание с меняющимися условиями. Но поскольку регуляторные механизмы популяции действуют главным образом через изменения обеспеченности пищей, а обеспеченность пищей меняется и не только в зависимости от плотности популяции, то полного уравновешивания никогда не достигается. Кроме того, регуляторные механизмы могут действовать не безгранично, а лишь в пределах определенной, специфичной для разных видов амплитуды, на основе знания которой и должно строиться регулирование рыболовства. М. Б. Шефер (1957) правильно указывает, что «характерной особенностью популяций является то, что они саморегулирующие; в продолжение сотен тысяч лет они сохраняют более или менее колеблющийся уровень своей численности, никогда не увеличиваясь беспредельно и не уменьшаясь до нуля, несмотря на довольно большие изменения в окружающих их условиях. Очевидно, это необходимо для того, чтобы реакция популяции на изменение окружающих условий приводила к уравновешиванию: уменьшению или увеличению популяции в связи с изменяющимися условиями. Эта эластичность популяции является биологической основой любого устойчивого рыболовства» (стр. 107).

Сейчас, пожалуй, никто из ихтиологов уже не отрицает существования у видов регуляторных механизмов, направленных на регулирование интенсивности воспроизводства в связи с изменениями обеспеченности

пищей. Свойство саморегуляции — это общее свойство, выработавшееся в процессе исторического развития у всех видов животных (Наумов и Никольский, 1962) и, видимо, растений и микроорганизмов. Это свойство позволяет видам сохраняться как относительной стабильности в меняющихся условиях жизни, как бы амортизируя эти изменения внешних условий. Как индивидуум своими регуляторными приспособлениями, действующими первую очередь через систему обмена веществ, обеспечивает себе известиую сбалансированиость с меняющимися условиями жизни, так и популяция через изменение обмена веществ индивидуумов, ее слагающих, меняет темп своего воспроизводства и убыли. Регуляторные механизмы, обеспечивающие жизнь особи и саморегуляцию численности популяции,— это единая взаимосвязанная система приспособлений, обеспечивающих существование живого.

Некоторые ихтиологи сомневаются в правомочности употребления терминов «саморегуляция» и «самонастройка». Этим ученым представляется, что «признанием саморегуляции в процессах живой природы неизбежно приписывается ей определенная «цель», для осуществления которой организм направляет свою деятельность в интересах вида» (Ижевский, 1964). Здесь, к сожалению, опять сказывается путаница, вытекающая из механистических представлений, из неправильной трактовки законов движения материи. Г. К. Ижевский (1961, 1964), как и некоторые другие ученые, неправильно трактует соотношение вида и особи и неверно понимает самодвижение материи.

О соотиошении вида и особи еще Дарвин, говоря о пчелах, отмечал, что «...если способность жалить окажется полезной для социальной общины, она будет соответствовать всем требованиям естественного отбора, хотя бы и причиняла смерть отдельным членам этой общины» (Дарвин, 1952, стр. 225), т. е. Дарвин допускал возможную гибель части особей популяции как видовое приспособление. Предельно ясно об этом же писал К. Маркс: «...интересы рода и в царстве людей, как в царстве животных и растений, всегда находят себе удовлетворение за счет интересов индивидуумов» (Теория прибавочной стоимости, т. II, ч. 1, 1936, стр. 206). Выше (стр. 47—48) мы рассмотрели ряд примеров того, как ценою гибели части особей обеспечивается сохранение популяции в целом. Подробнее этот вопрос рассмотрен мною ранее (Никольский, 1953б, 1962, и др.).

Относительно же правомочности употребления терминов «саморегуляция» и «самонастройка» напомню, что Энгельс писал: жизнь, обмен веществ, происходящий путем питания и выделения, есть самосовершающийся процесс, присущий своему носителю — белку, процесс, без которого не может быть жизни» (Энгельс, Анти-Дюринг, 1952, стр. 78. Разрядка моя.— *Г. Н.*). Едва ли кто-либо может думать, что Энгельс исходит в трактовке жизни из автогенетических позиций!

Весьма ясно по этому поводу и высказывание В. И. Ленина: «Тождество противоположностей («единство» их, может быть, вернее сказать? хотя различие терминов тождество и единство здесь не особенно существенно. В известном смысле оба верны) есть признание (открытие) противоречивых, взаимоисключающих, противоположных тенденций во *всех* явлениях и процессах природы (и духа и общества в *том числе*). Условие познания всех процессов мира в их «*самодвижении*», в их спонтанейном развитии, в их живой жизни есть познание их, как единства противоположностей. Развитие есть «борьба» противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, *и* развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *само*движение, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* — бог, субъект, etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника* «*само*»движения. Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. *Только* вторая дает ключ к «скачкам», к «перерыву постепенности», к «превращению в противоположность», к уничтожению старого и возникновению нового» (Ленин. Собр. соч., т. 38, стр. 357).

Я вынужден был привести эти большие цитаты из Энгельса и Ленина, чтобы показать, что именно понимание развития природы как самодвижения, как процесса, протекающего в единстве внешнего и внутреннего, заставляет нас настаивать на целесообразности употребления терминов «саморегуляция» и «самонастройка» по отношению к приспособительным процессам регулирования темпа воспроизводства популяций в связи с изменением условий жизни. Ленин очень ясно говорит, что при отбрасывании в слове «самодвижение» его первой части мы неминуемо переносим источник движения вовне, т. е. становимся на механистические позиции. Вместе с тем, как это опять-таки ясно сказано Лениным, задача заключается в том, чтобы открыть внутренние противоречия «во всех явлениях и процессах природы»,— в нашем случае вскрыть законы противоречивого единства организма и среды, те противоречия, которые определяют развитие и динамику популяций. Саморегуляция, или самонастройка, популяций на определенный темп воспроизводства — это одна из сторон процесса развития. Тип динамики стада вида, будучи видовым приспособлением, являет собой и тот регуляторный механизм, специфичный для каждого вида, через который в результате взаимодействия со средой регулируется численность и биомасса популяции.

Регуляторные механизмы, действующие в популяциях, могут быть весьма разнообразны. Делить их на действующие на данное поколение и действующие на последующие поколения ошибочно. Все описанные до настоящего времени регуляторные механизмы у рыб (см. Никольский, 1950, 1953б, 1960; Ricker, 1954) действуют как на данное поколение, так — через его воспроизводительную систему — и на последующие поколения. В природе существует взаимодействие — взаимовлияние как родителей на потомство, так и потомства на родителей. Неверно, когда некоторые авторы утверждают, что нет данных о наличии «информации» от организма в целом и его отдельных органов к его зародышевым клеткам (Соболев и Ляпунов, 1959). Если принять это положение, это будет значить, что половые клетки развиваются в родительском организме вне системы родительского обмена. Как хорошо известно любому биологу, это не соответствует действительности. Свойства потомства формируются через обменные процессы родительского организма, а обменные процессы родительского организма регулируются условиями жизни родителей. Изменение условий жизни родителей, опосредуясь через определенную систему приспособлений их организма, так или иначе отражается на свойствах потомства. Это, конечно, не значит, что любое изменение условий может вызвать любое изменение организма. У каждого организма так же, как у популяции в целом есть система регуляторных механизмов, определенным образом, согласно специфике данного вида, реагирующих на изменения условий жизни. Часть этих изменений амортизируется родительским организмом и не вызывает изменения количества и качества воспроизводимого потомства; другая часть изменений, вызванных изменениями условий жизни родителей, определенным образом, согласно специфике данного вида животного, отражается на воспроизводстве популяции.

Регуляторные механизмы обеспечивают популяции относительную соразмерность с обеспеченностью пищей. Случаи, когда по тем или иным

причинам создаются условия такого переуплотнения популяции, что особи сильно истощаются, повышается их восприимчивость к заболеваниям, в результате чего численность резко снижается, у рыб в естественных водоемах, если и бывают, то представляют исключение. Конечно, в условиях прудового хозяйства в результате человеческой нерадивости такие случаи, несомненно, могут быть.

Я не могу согласиться с А. В. Морозовым (1937), что паразиты и болезни — это основной механизм, регулирующий численность рыбного населения в водоемах, где нет промысла.

В естественных водоемах через снижение обеспеченности пищей механизмы, регулирующие темп воспроизводства популяции, еще задолго до того, как начнется истощение отдельных особей, приводят к снижению интенсивности воспроизводства и стабилизации численности популяций на определенном уровне. С. А. Северцов (1933, 1941) правильно отмечал, что конституция и биология вида, выработавшиеся в процессе исторического развития, определяют амплитуду внешних условий, в которых вид может существовать. И это существование может длиться многие сотни, тысячи и миллионы лет, если условия жизни не выходят за рамки тех границ, к которым вид приспособлен.

Трактовка колебаний численности популяций как результата периодических эпизоотий мне представляется, во всяком случае в отношении рыб, неправильной. Вспышка эпизоотии или повышенное выедание хищниками, которые в некоторых случаях могут иметь место, есть следствие каких-то других причин, нарушивших действие регуляторных механизмов в популяции.

Пищевые отношения популяции рыбы, т. е. отношения рыба — корм, не независимы от других систем отношений и в первую очередь от системы отношений хищник — жертва, где рыба выступает уже в роли жертвы. В природе мы, как правило, имеем дело с так называемым триотрофом (Мантейфель, 1961), т. е. минимум с трехчленной связью, где средний член, в нашем случае промысловая рыба, связан прямыми приспособительными связями с крайними членами, т. е. хищником и своей пищей. А эти крайние члены в свою очередь тоже находятся в системе триотрофа. Взаимосвязи в системе триотрофа при условии относительной стабильности и абиотических факторов среды видов, образующих триотроф, в результате действия регуляторных механизмов популяции сами по себе не приводят к периодическим спадам численности. Спад или необычное увеличение численности того или иного члена триотрофа, приводящие к нарушению сбалансированности всей системы, обычно вызываются включением в систему взаимосвязей таких градиентов факторов, к которым популяция вида оказывается неприспособленной.

Перечислим еще раз все формы приспособлений к саморегуляции численности, которые наблюдаются у рыб. Это необходимо сделать потому, что на основе знания этих механизмов должны строиться в значительной степени прогнозирование изменений, происходящих в популяции, контроль за состоянием популяции и планирование возможного вылова и качественного состава уловов.

Выделяя разные формы приспособлений к саморегуляции численности, я должен подчеркнуть, что обычно они действуют во взаимной связи, и, конечно, мое разделение их носит несколько условный характер. Однако, как правильно отмечает Риккер (Ricker, 1954), не все саморегуляторные механизмы действуют одновременно.

А. Регуляция через изменение роста и упитанности

1. Изменение скорости и изменчивости роста, времени полового созревания, изменчивости возрастного ряда впервые созревающих особей и плодовитости одноразмерных рыб.

2. Изменение интенсивности выедания хищниками в связи с изменением скорости роста (малорослые выедаются интенсивнее, чем быстрорастущие).

3. Изменение обеспеченности внутренней пищей потомства путем изменения качества половых продуктов, в частности амплитуды изменчивости размеров, запаса желтка и жирности икры.

4. Изменение возраста старения и продолжительности жизни особей в популяции в связи с изменением возраста полового созревания.

Б. Регуляция путем увеличения выживания икры и молоди

1. Изменение количества и качества осеменения икры путем изменения соотношения полов и увеличения количества спермы, в частности, путем увеличения оплодотворенности икры младших возрастных групп при сокращении численности самок старших возрастов.

2. Изменение интенсивности механического уничтожения родителями икры в процессе нереста и гибели икры в результате воздействия продуктов метаболизма.

3. Изменение выживания личинок на первых этапах активного питания (в частности у лососей путем прямого или косвенного использования трупов родителей).

4. Изменение интенсивности поедания старшими особями икры и молоди того же вида.

5. Изменение контакта паразитов и хозяев, тем самым изменение интенсивности воздействия инфекций и инвазий [1].

6. Регуляция через изменения нерестового и нагульного ареалов.

Естественно, что пока известны далеко не все механизмы регуляции численности и биомассы популяции рыб. Несомненно, что в дальнейшем этот перечень будет увеличен.

Приводимый Риккером (Ricker, 1954) механизм регуляции через изменение «кондиционирования» абиотической среды, что может происходить в ограниченном объеме в результате накопления продуктов обмена, мне думается, может наблюдаться как редкое исключение и главным образом на стадии икры. У молоди и взрослых рыб эта форма регуляции может встречаться преимущественно в искусственно измененных человеком условиях. Как видно из приведенного перечня, все механизмы меняют как интенсивность воспроизводства, так и непосредственно численность популяции.

Как мы говорили выше, есть факторы, стоящие вне этой самонастраивающейся системы, хотя их действие и может менять интенсивность действия регуляторных механизмов. Это — абиотические факторы смертности в пределах тех градиентов, к которым вид не приспособлен, когда интенсивность их влияния не зависит от состояния особей в популяции. Правда, на границе летального для вида действия состояние особей может иногда в большей степени сказываться на интенсивности элиминации.

Существенным моментом, определяющим динамику популяции, является вылов. В определенных пределах вылов может быть компенсирован регуляторными механизмами популяции, и пока его интенсивность не превысила границ смертности, к которым популяция приспособлена, вылов может входить элементом среды популяции, и она будет продолжать существовать. По характеру воздействия на популя-

[1] Обычно само по себе увеличение плотности популяции еще не влечет за собой нарастания интенсивности заболеваний. Развитие эпизоотий обычно имеет место тогда, когда особи в популяции в результате недоедания оказываются более восприимчивыми к заболеваниям. Это хорошо прослежено у наземных позвоночных животных (Формозов, 1935).

цию рыбы вылов во многом напоминает воздействие хищников, и «ответ» регуляторных механизмов популяции на воздействие вылова обычно сходен с «ответом» на воздействие хищника.

Если величина вылова превысит пределы, которые могут быть компенсированы регуляторными механизмами популяции, то регуляторные механизмы перестают реагировать на изменение численности популяции. И если интенсивность вылова будет все возрастать, то численность популяции может сократиться настолько, что полностью нарушится ее воспроизводство, и популяция исчезнет.

Таким образом, динамика популяции — это процесс, протекающий преимущественно в замкнутой системе обратных связей в пределах триотрофа. Вылов, пока он входит элементом среды популяции и не нарушает ее приспособительных связей со средой, тоже включается в эту систему связей. Абиотические факторы, пока они действуют в пределах градиентов, к которым вид приспособлен, также включаются в систему триотрофа, влияя на обеспеченность популяции пищей. Те абиотические воздействия, к которым вид не приспособлен, и действие которых обычно оказывается наиболее ощутимым на биологической границе ареала вида, представляют собой открытую систему связей и включаются в отношения системы триотрофа лишь косвенно, главным образом через регуляцию величины пополнения стада.

Для понимания изменений, происходящих в популяции под влиянием изменений обеспеченности пищей и смертности (включая и вылов), в первую очередь необходим анализ действующих в популяции регуляторных механизмов. Это, естественно, возможно до тех пор, пока популяция не выведена из сбалансированного состояния, т. е. ее регуляторные механизмы работают нормально или, как говорит М. Б. Шефер (1954, 1957), популяция сохраняет свою эластичность, т. е. способность меняться в связи с изменениями обеспеченности пищей.

Регуляторные механизмы, действующие у популяций, специфичны для разных видов; они являются таким же видовым «признаком», как все другие видовые признаки и свойства. Анализируя их, мы познаем историю формирования вида и специфику его среды. Вместе с тем в характере популяционных регуляторных механизмов имеется и много общего для большинства (часто для всех) рыб, а иногда и для всех вообще живых организмов.

Популяция любого вида — это непрерывно работающий трансформатор энергии, поступающей из внешней среды. Получаемая популяцией из пищи энергия расходуется на обеспечение текущих процессов метаболизма, на прирост массы тела и накопление резервных веществ, а также на воспроизводство себе подобных, т. е. на построение половых продуктов, представляющих собой тело и запас пищи будущих поколений.

Потеря энергии популяцией происходит вследствие смерти части особей популяции и путем удаления из организмов, слагающих популяцию, продуктов их обмена.

Чем больший процент потребляемой пищи расходуется популяцией на обеспечение текущих процессов метаболизма и чем меньше идет на наращивание численности и биомассы, тем меньшая по величине популяция может просуществовать на имеющейся кормовой базе. «Коэффициент полезного действия» популяции, ее биоэнергетика специфичны для разных видов и разных популяций одного и того же вида. Биоэнергетика популяции меняется в связи с изменениями условий жизни. Изменение структуры популяции связано с изменениями ее биоэнергетики. Каждая возрастная группа трансформирует энергию с разным коэффициентом полезного действия; это определяется и эффективностью использования пищи, отражается величиной кормового коэффициента и коэф-

фициента продуктивного действия, и ходом дыхательного обмена, и рядом других процессов. Утилизация энергии осуществляется в каждой возрастной группе также по-своему: в младших возрастных группах больше энергии расходуется на прирост тела, в средних — главным образом на накопление резервных веществ и построение половых продуктов. Соответственно и «стоимость» производства калорий энергии в разных возрастных группах оказывается различной.

Хотя отдельные стороны проблемы биоэнергетики популяций вызывали интерес исследователей в нашей стране и делался ряд попыток их разработки (Баранов, 1918; Чугунов, 1928; Мейснер, 1933; Карзинкин, 1952; Ивлев, 1955, и др.), однако и у нас и за рубежом популяционная биоэнергетика как рыб, так и других организмов разрабатывается крайне слабо, и такие стороны этой проблемы, как приспособительное значение и механизмы регуляции энергетических процессов в популяциях, почти не исследуются. Если мы более или менее удовлетворительно знаем механизмы саморегуляции численности популяции и характер приспособительного значения этих процессов, то нам почти неизвестны биологическая сущность и механизмы регуляции энергетического баланса популяций, сезонная и географическая изменчивость его специфики.

Между тем, управлять продукционными процессами можно только на основе этих знаний. Несомненно, что разработка этих вопросов должна вестись как путем сочетания эксперимента на модельных популяциях (см., например, Slobodkin, 1962, 1962а), так и путем полевых исследований и эксперимента в природе. От разработки этих вопросов очень во многом зависит решение многих биотехнических проблем.

Связь плодовитости родительского стада и численности потомства

Смертность особей, вызываемая теми или иными причинами, может очень сильно варьировать. Отсюда понятно, почему часто прямая связь численности родительского стада и потомства, опосредуясь в ряде звеньев, иногда сильно нарушается. Несомненно, что в сходных условиях большее количество производителей и выметанной высококачественной икры дают более многочисленное и более жизнестойкое потомство. Однако в природе из-за изменчивости условий размножения, развития и роста поколения четко выраженная прямая корреляции числа отложенных икринок и величины пополнения часто не наблюдается. У рыб с малой плодовитостью корреляция между числом отложенных икринок и пополнением обычно больше, чем у высокоплодовитых. По плодовитости, изменчивости и качеству запаса желтка в икре можно судить о состоянии нерестовой популяции, но только по этим показателям обычно нельзя делать промысловый прогноз будущего урожая. Мощность и качество пополнения нерестового стада есть результат взаимодействия количества и свойств отложенной икры, определяющихся величиной и качеством нерестового стада, и тех абиотических и биотических условий, в которых происходят нерест, дальнейшее развитие икры, рост и созревание пополнения.

Хотя количественная связь родительского стада и потомства часто сильно нуалируется последующими условиями развития, все же во многих случаях удается установить связь изменений численности родительского стада и численности продуцированного потомства. Риккер (1954) прав, когда пишет: «Взгляды по этому поводу (количественной связи родительского стада и потомства. — *Г. Н.*) колеблются между предположением о прямой пропорциональности зависимости между величиной взрослого стада и численностью пополнения и утвержде-

нием того, что численность пополнения фактически не зависит от величины взрослого стада. Значительно реже затрагивается вопрос о возможности уменьшения численности пополнения при более высокой плотности родительского стада».

По этому вопросу и в нашей, и в зарубежной литературе ведутся довольно широкие споры. В нашей литературе и по сей день встречаются такие, например, противоречивые высказывания.

«Для большинства рыб, обитающих в крупных водоемах, видимо характерно отсутствие прямой зависимости между величинами поколения и количеством производителей» (Танасийчук, 1957); «...связи между количеством икры и личинок рыб с последующей численностью поколений нет» (Ижевский, 1961, стр. 197);

или же:

у ...трески и сельди все высокоурожайные поколения появились в периоды высокой производительной способности нерестовых популяций» (Марти, 1961);

«...имеется хорошо выраженная зависимость между количеством прошедших на нерест производителей красной, скатившейся в море молоди и численностью взрослых рыб производного поколения» (Семко, 1961).

Исследователи, отрицающие закономерную связь между количеством икры, выметываемой родительским стадом, и численностью потомства, объясняют это явление по-разному. Одни (Баранов, 1918, 1925, и др.) исходят из представления, что молоди всегда достаточно, но в результате недостатка пищи может выжить лишь определенное количество. Другие исследователи (Дементьева, 1964; Ижевский, 1961, 1964, и др.), отрицающие связь плодовитости родительского стада и численности потомства, исходят из того, что условия жизни крайне изменчивы; поэтому от отложенного числа яиц выживает столь различное количество потомков, что закономерной связи родители — потомство проследить не удается.

Отрицание закономерной связи плодовитости и качественных показателей родительского стада и количества воспроизводимого потомства приводит, естественно, и к определенным практическим выводам в области как эксплуатации стад промысловых рыб, так и их воспроизводства

Как же обстоит дело в действительности? В отношении многих рыб с несомненностью показано, что между плодовитостью родительского стада и численностью потомства есть определенная количественная связь. Конечно, эта связь оказывается различной при разных условиях жизни и при разной численности популяции. Несомненно, как это хорошо показал Р. С. Семко (1961), производительность популяции закономерно меняется при разных уровнях ее численности и при разной обеспеченности популяции пищей. У дальневосточных лососей положительная корреляция выражена при определенных уровнях численности родительского стада: когда численность родительского стада превышает определенную величину, эта корреляция переходит в обратную (рис. 88). Эту связь у тихоокеанских лососей Томпсон (1962) выражает в виде теоретической кривой (рис. 89), которая оказывается очень близкой к эмпирической кривой, приводимой Семко (1961).

Попытаемся разобраться, каковы же количественные закономерности, которым подчиняются взаимосвязи родительского стада и потомства. Само собой понятно, что при сходных условиях выживания численность потомства будет прямо пропорциональна плодовитости родительского стада.

В отношении осетровых Каспия Н. Л. Чугунов (1928) устанавливает определенную связь между количеством молоди, скатившейся в

море, и количеством производителей, пропущенных на нерестилища. Так, при запуске рыболовства в 1918 г. уловы осетровых упали по сравнению со средней многолетней почти в 3,5 раза; средний улов молоди осетровых на трал возрос с 4,04 до 14,58 шт., т. е. в 3,6 раза. Связь между количеством производителей осетровых, пропущенных на нерестилища, и величиной возврата отмечена Н. Л. Чугуновым (1927) и у осетровых Азовского моря. Осетровые — рыбы со слабо выраженными флюктуациями численности, но и у рыб, у которых флюктуации выражены очень сильно, например, у сельди, тоже наблюдается закономерная связь численности родительского стада и потомства. Как отмечает Ю. Ю. Марти

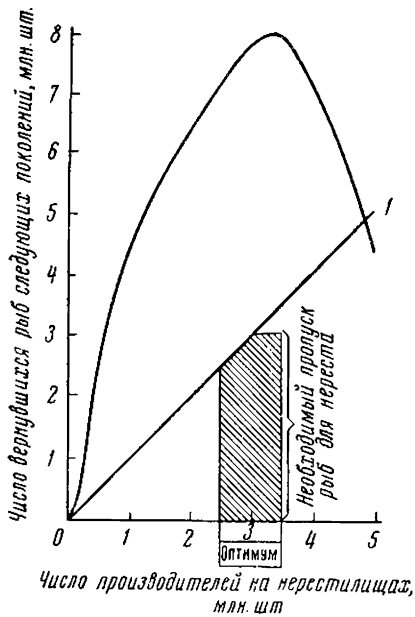


Рис. 88. Соотношения между числом производителей красной р. Озерной и вернувшихся рыб следующих поколений (по Семко, 1961)
1 — возвраты, равные числу производителей; *2* — фактические возвраты

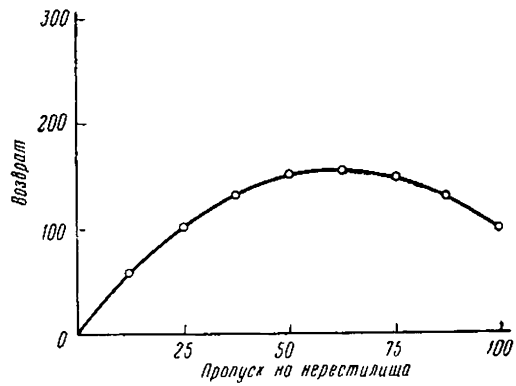


Рис. 89. Зависимость между числом производителей и величиной возврата у тихоокеанских лососей р. Oncorhynchus (по Thompson, 1962)

(1961), мощное поколение, как правило, воспроизводится от мощного поколения. По данным Иохансена (Johansen, 1930), имеется прямая связь между уловами нерестовой сельди и числом личинок (табл. 100).

Таблица 100. **Промысловые уловы сельди в Зунде и Южной Балтике и количество личинок сельди в 30-минутных ловах рингтралом (по Johansen, 1930)**

Год	Зунд		Южная Балтика	
	промысловый улов, *т*	улов личинок рингтралом, шт.	промысловый улов, *т*	улов личинок рингтралом, шт.
1925	266	6	344	16
1926	485	14	609	21
1927	622	73	974	78
1928	Около 800	161	Около 1300	160

У весенней салаки в районе Рюгена также отмечена связь численности нерестового стада и численности выведшихся личинок (табл. 101).

Как показывают наблюдения этих авторов, указанная связь прослеживается и в численности дочерних поколений, вступивших в нерестовое стадо в 1960 и 1961 гг.

Очень четкая связь имеется между численностью нерестового стада каспийских проходных сельдей и урожаем потомства, учтенным по ловам молоди в море (Таиасийчук, 1957, рис. 90).

График связи числа отложенных икринок и численности вступившего в промысел поколения черноморской хамсы показан на рис. 91 (по Павловской, 1963). Если откинуть 1952 и 1959 гг., расположенные в пределах правого плеча построенной нами кривой, когда при высокой плодовитости стада поколения оказались очень малыми, то корреляция между численностью поколения и количеством отложенной икры оказывается весьма высокой (коэффициент корреляции +0,82), т. е. в семи случаях, располагающихся в пределах левого плеча кривой, из девяти проанализированных обнаруживается четкая прямая связь численности родительского стада и потомства. На графике, приводимом Р. М. Павловской (1963), очень хорошо видно, что корреляция между численностью родительского стада хамсы и численностью потомства более четко выражена при средних значениях численностей родительского стада и менее четко при максимальных и минимальных значениях.

Таблица 101. Уловы весенней салаки в районе Рюгена и численность ее личинок (по Anwandt a. Waldmann, 1962)

Год	Улов, *т*	Среднее число личинок на один лов сетки
1958	231,7	400
1959	461,2	900

Так как обеспеченность пищей обычно повышается одновременно и для родительского стада и для молоди, то увеличение плодовитости популяции обычно приводит к соответствующему увеличению численности потомства. Перегиб «кривой воспроизводства» имеет место тогда, когда условия жизни родительского стада меняются не адекватно

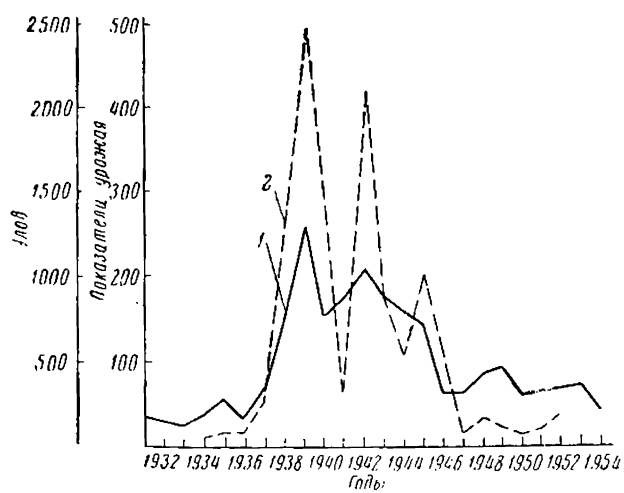


Рис. 90. Уловы сельди в Волго-Каспийском районе и показатели урожая пузанка и проходных сельдей (по В. С. Танасийчук, 1957)

1 — уловы сельди (в тыс. *ц*); *2* — показатели урожая (в шт. на час траления)

условиям жизни потомства, и приспособительная реакция изменением воспроизводства родительского стада оказывается не соответствующей условиям выживания молоди.

Столь же четкая картина, очень напоминающая только что рассмотренную у хамсы, отмечена у дальневосточных лососей как тихоокеанского побережья Америки, так и Азии (Ricker, 1954, и др.; Thompson, 1962; Семко, 1961, и др.). У лососей бассейна Амура установлены положительные коэффициенты корреляции между числом отнерестовавших производителей и количеством скатившихся из реки мальков. Так, по

данным В. Я. Леваидова, у стад горбуши разных рек коэффициент корреляции колеблется от $+0{,}59\pm0{,}28$ (река Мы) до $+0{,}84\pm0{,}33$ (река Ул); у летией кеты — от $0{,}54\pm0{,}29$ до $+0{,}74\pm0{,}22$, а у осенней кеты он равен $+0{,}59\pm0{,}26$.

Если численность стада лососей меньше максимальной «емкости реки», то наблюдается четкая корреляция между плодовитостью родительского стада и численностью потомства. Если же в результате благоприятных условий, создавшихся в море, плодовитость стада превысит

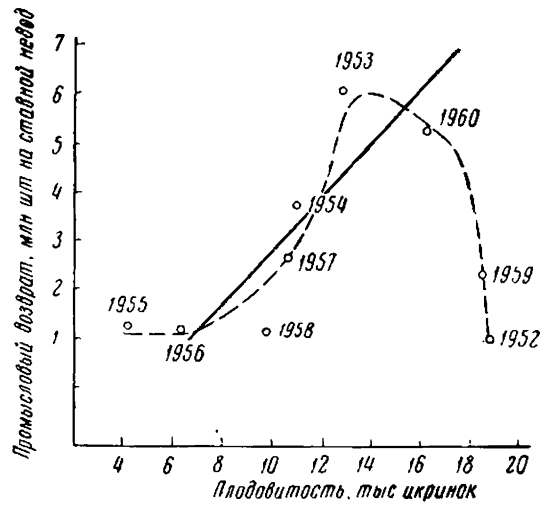


Рис. 91. Величина промыслового возврата поколений и средняя популяционная плодовитость черноморской хамсы (по Павловской, 1963. Кривые проведены нами)

пропускную способность реки, то численность стада снизится или стабилизируется на определенном уровне. Причины, определяющие емкость реки, могут быть различными. Это и ограниченность нерестовых площадей, приводящая при массовых заходах к перекопке нерестовых бугров, как это описано в отношении дальневосточных лососей; это может быть и недостаток убежищ от хищников, как это указывается в отношении атлантического лосося рек Канады; это может быть и недостаточная обеспеченность молоди пищей, как это отмечено в отношении лосося некоторых рек Балтики (данные М. Н. Лишева) и форели Англии (Le Cren, 1961).

Пестрятка захватывает себе необходимую охотничью территорию, видимо, несколько различную по площади при разной кормности реки, а те особи, которые по тем или иным причинам не смогли получить себе необходимой охотничьей территории, уходят вверх, а чаще вниз по течению и в большей степени выедаются хищниками и гибнут от других причин. Если «кормовая емкость» реки недоиспользуется, имеется определенная корреляция между родительским стадом и потомством; если же «кормовая емкость» реки используется полностью, то ею в первую очередь и определяется численность стада лосося и стада форели того или иного речного бассейна. Во всяком случае в пределах определенных уровней плодовитости и у лососей существует прямая связь между плодовитостью родительского стада и численностью потомства.

Прямая связь численности родительского стада и численности потомства отмечена и у некоторых популяций окуня оз. Байкал (рис. 92), например в заливе Мухор. Однако при благоприятных условиях нагула родительского стада (например, в Посольском соре Байкала) и плохих условиях выживания молоди имеет место закономерная обратная связь. Чем выш численность родительского стада, тем ниже (стес

венно, в определенных пределах) численность дочернего поколения (рис. 92)

Весьма сходную характерную картину связи родители — потомство обнаружил Херрингтон (Herrington, 1948) у пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) банки Джорджес (рис. 93) Интересно, что разброс точек

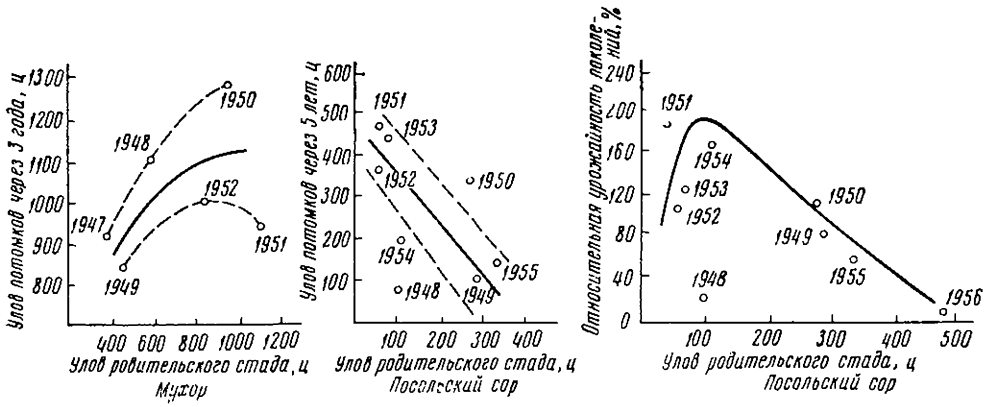


Рис. 92. Зависимость между численностью родительского стада и численностью взрослого потомства (по величине уловов) у разных популяций окуня оз. Байкал. Приводится также относительная урожайность поколений окуня Посольского сора, вычисленная по данным об уловах и возрастном составе за ряд лет и выраженная в процентах от среднего значения пополнения (по данным Б. К. Евтюховой)

Цифрами на кривых обозначены годы рождения поколений

на графике оказывается бо́льшим при минимальных и максимальных численностях родительского стада. Проведенная мною на рис. 91 (график связи родительского стада и потомства у хамсы) прямая линия и такая же линия на рис. 88 (та же связь у лососей) отражают тот случай, когда численность дочерней популяции при любых плотностях на

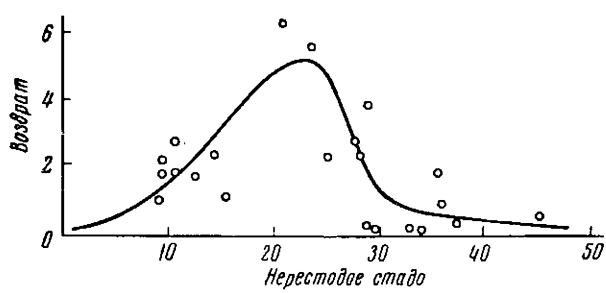


Рис. 93. Корреляция между родительским стадом и величиной потомства у пикши *Melanogrammus aeglefinus* (L.) банки Джорджес за 1914—1940 гг. (по Herrington, 1948)

всех этапах онтогенеза не оказывает влияния на выживание и рост пополнения. Однако, как правильно отмечает Херрингтон (Herrington, 1948), в природе подобные случаи практически неизвестны. Выше мы видели, что у очень многих рыб обеспеченность внешней пищей на ранних этапах онтогенеза имеет важнейшее значение для выживания поколения. Чем дальше вправо сдвинута вершина кривой взаимоотношения численности родительского стада и потомства, тем, значит, выше обеспеченность пищей пополнения, т. е. темп воспроизводства меняется в соответствии с обеспеченностью пищей.

Поскольку популяция любого вида может регулировать интенсивность воспроизводства изменением плодовитости, то естественно, что

связь между плодовитостью родительского стада и численностью потомства обычно нарушается тогда, когда условия жизни пополнения изменяются в ту или иную сторону по сравнению с условиями, в которых жило родительское стадо.

В настоящее время у многих интенсивно облавливаемых видов рыб создалось такое положение, что плотность родительского стада редко достигает величины, при которой корреляция численности родительского стада и потомства становится отрицательной. Реализация правой части кривой соотношения родительского стада и потомства обычно имеет место в тех случаях, когда благоприятные условия, обеспечившие повышенную плодовитость стада, меняются в сторону ухудшения, что и приводит к повышенной гибели поколения.

В зависимости от того, какова численность родительского стада, может получиться как положительная корреляция (если точки находятся в левой части кривой), так и отрицательная (если точки расположены в правой части кривой). Отрицание связи между численностью родительского стада и численностью потомства обычно и основывается на низких величинах коэффициентов корреляции (см. данные Павловской, 1963). Конечно, в ряде случаев не удается наблюдать корреляции между численностью потомства и численностью родителей даже в пределах только правого или левого «плеча» теоретической кривой.

Во многих случаях отсутствие прямой корреляции между числом выметанных икринок (или числом нерестовавших самок) и величиной урожая молоди в значительной мере зависит от того, что не учитывается качество отложенной икры. Если бы сравнение велось с учетом качества половых продуктов, то корреляция, несомненно, получилась бы значительно бо́льшая. Ведь хорошо известно, что урожайность поколения определяется количеством и качеством выметанных родительским стадом половых продуктов и теми биотическими (пища, враги, болезни) и абиотическими (в первую очередь кислородный режим) условиями, в которых протекает развитие.

Риккер (1954) много сделал, чтобы установить закономерности количественной связи между численностью родительского стада, выраженной количеством отложенной икры, и численностью дочернего стада в тех же показателях. Однако мне представляется, что Риккером допущены две ошибки. Во-первых, как показано многими исследователями, величина поколения определяется не только количеством отложенных и оплодотворенных икринок, но и их качеством (запасом желтка, изменчивостью и др.). Кривые воспроизводства часто приходится строить в системе не двух, а трех координат: количество родителей, качество их половых продуктов и количество потомства, т. е. мы имеем дело с тремя, а вернее с четырьмя переменными: количество и качество потомства определяется количеством и качеством половых продуктов (как икры, так и молок!), продуцируемых родителями.

Под качеством нами понимается соответствие условиям жизни, ибо то, что полезно в одних условиях, например разнокачественность икры, в других может оказаться вредным.

Вторая ошибка Риккера заключается в том, что количественные взаимосвязи родительского стада и пополнения он принял существующими как бы вне взаимосвязей со средой. Между тем, если даже отбросить систему случайных связей, то и тогда взаимоотношения, складывающиеся в системе триотрофа, будут приводить к тому, что при разной напряженности этих отношений мы будем иметь разные уровни воспроизводства, значит, мы будем иметь семейства кривых воспроизводства для разных популяций одного и того же вида, а в некоторых случаях уровни воспроизводства будут меняться и в пределах одной популяции, как это происходит у ряда отдельных популяций

дальневосточных лососей, например горбуши и летней кеты Амура, или у воблы и леща Северного Каспия. Следовательно, при разных уровнях напряженности вертикальных связей зависимость стадо — пополнение будет различной. Несмотря на эти оговорки, рассмотрение приводимой таблицы «коэффициентов промыслового возраста», т. е. процента особей, доживших до половозрелого состояния, у разных рыб позволяет констатировать их видовую специфичность (табл. 102). Это значит, что

Таблица 102. **Коэффициент промыслового возврата у некоторых рыб (от отложенной икры)**

Вид рыб	Водоем	Коэффициент промыслового возврата	Автор
Семга	Реки Кольского п-ва	004—006	Никифоров, 1959
Семга	Р. Варзуга	0,032—0,157	Мельников, 1962
Омуль	Байкал	0,05 —0,07	Мишарин, 1958
Вобла	Северный Каспий	0,012—0,015	Чугунов, 1928
Лещ	»	0,016—0,45	Тихий, 1925

существует определенная связь между плодовитостью вида и величиной выживания.

Таким образом, мне представляется, что у всех рыб достаточно четко выражена связь между численностью родительского стада, качеством его половых продуктов и численностью потомства. Эта связь, вытекающая из единства организмов и среды, может быть при одних численностях родительского стада и в определенных условиях прямой, при других — обратной. Наличие прямой связи указывает, что регуляторные механизмы популяции работают нормально. Когда же происходит перегиб кривой, это указывает, что действие регуляторных приспособлений нарушено, и они не в состоянии привести темп воспроизводства в соответствие с условиями жизни, в первую очередь обеспеченностью популяции пищей.

Обычно и при минимальных, и при максимальных плодовитостях стада отклонения от средних оказываются бо́льшими, чем при оптимальных. Пунктирные линии на рис. 94 указывают на то, что уровень выживания (определяемый соотношением напряженности связей в триотрофе) может быть различным, и фактически у одной популяции, например у дальневосточных лососей или полупроходных рыб Северного Каспия, в разные периоды ее истории, часто имеются разные уровни воспроизводства, характерные для определенных отрезков времени. Кроме того, у большинства популяций есть отдельные точки выживания, выходящие за пределы, свойственные для данной популяции. Обычно у популяций, живущих ближе к биологической границе ареала вида, таких точек оказывается больше. Эти точки отражают отклонения, вызванные появлением факторов или градиентов факторов, к воздействию которых популяция оказывается неприспособленной.

Расхождение исследователей во мнениях о характере связей родителей и потомства, мне думается, зависит не только от ошибок в анализе фактического материала, но и от того, что большинство лиц, отрицающих наличие закономерностей связи между численностью родителей и численностью потомства (Дементьева, Бойко, Земская, Танасийчук и др.), исследовало рыб (главным образом полупроходных), на размножении которых очень сильно сказалась деятельность человека, нарушившая сложившиеся у них природные отношения. Связи численности родительского стада и потомства нарушаются также часто у тех

рыб (например, у атлантического лосося в Канаде), у которых численность молоди ограничивается определенным количеством убежищ, где она может прятаться от хищников, или численность которых (например, у многих камбал) ограничивается величинами кормовых площадей для рыб, переходящих к донному образу жизни. Таким образом, у большинства видов рыб, живущих в условиях неиарушенного воспроизводства, наблюдается более или менее четко выраженная связь численности родительского стада и потомства.

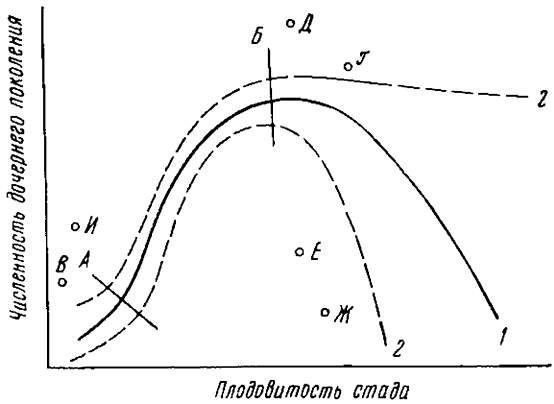


Рис. 94. Схема соотношения плодовитости родительского стада и численности потомства

По оси абсцисс — величина родительского стада (в тыс. фунтов на день промысла); по оси ординат — количество потомства (в тыс. шт. на день промысла)

1 — средние показатели; *2* — возможные отклонения в пределах амплитуды приспособленности; *А, Б* — участок прямой связи; *В, Г, Д, Е, Ж, И* — отклонения, вызванные градиентами факторов, которым вид не приспособлен

Мне думается, что на основе изложенного выше можно принять следующую схему связи между численностью родительского стада и численностью потомства (см. рис. 94). В определенных пределах обычно существует прямая корреляция между численностью родительского стада и численностью потомства, причем при минимальных численностях разброс отклонений от средней будет больше, чем при средних. При достижении родительским стадом определенной плодовитости (естественно, разной у различных видов, у одного вида в различных частях ареала и у одной популяции в разные годы), если при этом соответственно не изменятся обеспеченность пищей и вообще условия жизни потомства,— прямая корреляция переходит в обратную; причем опять как при минимальных, так и при максимальных численностях родительского стада размах уклонений оказывается много больше, чем при оптимальных, для этого «плеча» кривой.

Таким образом, закономерности, которым подчиняется связь производительности родительского стада и численности потомства, выражены достаточно четко и включаются в систему регуляторных механизмов, свойственных популяциям животных организмов.

Представление о наличии закономерной связи между производительностью родительского стада и численностью потомства вытекает из представления о приспособительности всех видовых свойств, т. е. отражает единство вида и среды.

Правильное понимание закономерностей, которым подчиняется взаимосвязь родительского стада и потомства, кроме большого теоретического интереса, имеет и важнейшее практическое значение. Оно важно как для правильной организации эксплуатации стад промысловых рыб, так и для обеспечения их воспроизводства. Разработку этого вопроса необходимо очень форсировать, обеспечив постановку глубоких исследований, базирующихся на правильных теоретических представлениях. Попытки решать этот вопрос на основе только поверхностных сопоставлений не могут дать нужных для нашего хозяйства результатов.

Причины флюктуаций численности рыб

У всех рыб, как и у большинства других позвоночных, основная гибель обычно приходится на ранние этапы развития.

Выживание нестабильно. Оно разнится как у разных видов и разных популяций одного вида, так и у одной и той же популяции в разные годы. Этим определяются в значительной степени и колебания уловов в тех случаях, когда промысел достиг достаточной интенсивности, а иногда даже при весьма слабой интенсивности промысла урожаи и неурожаи поколений оказываются очень заметными. Так, катастрофическое падение численности стад дальневосточных лососей еще задолго до развития их интенсивного промысла приводило к голоду местного населения на Камчатке (Слюнин, 1900). Падение численности сельди по побережью Скандинавии отмечалось еще в средние века (Rollefsen, 1949, 1960). В настоящее же время при высокой интенсивности промысла урожайность поколений очень сильно влияет на продуктивность промысла.

Хорошо известно, что промысел сельди в Северо-Восточной Атлантике за последние годы в значительной степени базировался на поколении 1950 г. рождения. Почти около десяти лет промысел сахалино-хоккайдской сельди опирался на поколение 1939 г. рождения. Многочисленное поколение сельди дает промыслу в десятки раз больше рыбы, чем малочисленные. Чем меньше возрастных групп образуют нерестовую популяцию вида, тем сильнее на ее общей численности сказываются колебания урожайности отдельных лет. Лучше всего это можно проследить на примере сардин, уловы которых как в Атлантическом, так и в Тихом океане колебались только за последние три десятилетия в сотни раз. С другой стороны, уловы некоторых других видов рыб остаются удивительно стабильными. Хорошим примером этого могут служить уловы палтуса *Hipoglossus hipoglossus stenolepis* Schmidt по тихоокеанскому побережью Канады и США. За период с 1915 по 1945 г. максимальный улов этой рыбы превысил минимальный всего примерно в $2^1/_2$ раза (Thompson, 1950).

Флюктуации — колебания численности поколений различных годов рождения — выражены у разных видов рыб далеко не в одинаковой степени. У одних видов, например у сельди, трески (Hjort, 1914), урожайное поколение может превышать слабое поколение во много десятков раз. Сходная картина наблюдается у сельди и трески северной части Тихого океана. То же самое, правда, с несколько меньшей амплитудой имеет место у пикши. С другой стороны, в пределах того же бореального фаунистического комплекса как в Северной Атлантике, так и в северной части Тихого океана мы встречаем виды рыб и с очень незначительными флюктуациями. Это уже упоминавшийся палтус *Hipoglossus hipoglossus* (L.), морская камбала *Platessa platessa* (L.) и ряд других.

Рыб со значительными флюктуациями мы находим и в пределах других фаунистических комплексов. В пределах средиземноморского комплекса таковы, например, сардина *Sardina pilchardus* (L.) и пеламида *Pelamys sarda* (L.). Флюктуации обычно сильно развиты у планктоноядных рыб и у питающихся этими рыбами хищников.

Таким образом, величина флюктуаций, как это я пытался показать ранее (Никольский, 1958а, 1961а), естественно в определенных пределах, специфична для вида, является его видовым свойством.

Всякое видовое свойство есть приспособление, обеспечивающее сохранение и процветание вида. Флюктуации — это одна из сторон типа динамики стада. Как тип динамики популяции в целом, так и флюктуации как одна из его сторон являются видовым свойством; следовательно, они имеют для вида приспособительное значение.

Что общего между рыбами с резко выраженными флюктуациями? К таким рыбам относятся представители различных отрядов: сельдеобразных (сельдь, сардина), трескообразных (треска, пикша), окунеобразных (скумбрия, пеламида) и ряд других рыб. Выше мы видели, что флюктуации имеют место и среди видов различного географического происхождения, т. е. принадлежащих к разным фаунистическим комплексам. Таким образом, флюктуации могут быть у рыб, принадлежащих как к различным систематическим группам, так и различных по своему географическому происхождению. Значительные флюктуации наблюдаются лишь у тех видов рыб, у которых количество икры, продуцируемое одной самкой в год, не очень мало.

Однако сама по себе величина плодовитости не является причиной флюктуаций. Как я показал ранее (Никольский, 1961а), среди рыб и со значительными и со слабо выраженными флюктуациями мы находим рыб как с высокой, так и с низкой плодовитостью. В то же время у рыб со значительными флюктуациями, так и среди рыб, у которых флюктуации не выражены, разница в плодовитости может быть очень велика, в десятки и сотни раз (как, например, между треской и сельдью). Плодовитость атлантической сельди во многие десятки, а то и в сотни раз ниже плодовитости трески, амплитуда же флюктуаций у этих видов очень близкая. Таким образом, прямой связи между плодовитостью вида и флюктуациями величины его поколений не наблюдается. По-видимому, флюктуации у рыб так же, как это отмечено многими авторами в отношении наземных позвоночных и насекомых, как-то связаны с обеспеченностью пищей.

Такие виды, как треска, сельдь, пикша, сардины, снеток, приспособлены к очень изменчивой обеспеченности пищей, в том числе к очень лабильному кормовому ареалу и концентрации кормов. Численность популяции этих рыб при улучшении обеспеченности пищей может быстро увеличиваться, а при ухудшении обеспеченности пищей сокращаться. И. И. Николаев (1958) очень наглядно показал, что многочисленные поколения атлантическо-скандинавских сельдей, как правило, формируются на следующий год или через год после хорошего нагула маточного стада. При этом у атлантическо-скандинавских сельдей в послеличиночный период численность популяций мало сказывается на условиях нагула (Никольский и Белянина, 1959). Условия нагула этих сельдей, в том числе величина их кормового ареала, в очень значительной степени зависят от гидрологических условий года (Федоров, 1960; Шубников, 1960). У трески, нагул которой тесно связан с распространением и численностью сельди, в первую очередь ее неполовозрелых возрастных групп, условия нагула очень сильно зависят от обилия сельди. У трески так же, как и у сельди условия нагула очень сильно меняются по годам, что отражается как на количестве жира в ее печени (Hjort, 1914), так и на темпе роста (устное сообщение Т. Ф. Дементьевой).

У азовской хамсы (*Engraulis encrassicholus maeoticus* Pous.) наблюдается четкая многолетняя связь между жирностью родительского стада осенью и урожаем молоди на следующий год (рис. 95), т. е. условия нагула в значительной степени определяют урожай молоди (Тараненко, 1964).

Определенная связь существует и между условиями нагула пеламиды и численностью одного из основных видов ее корма — сардины. Видимо, сходная связь имеет место также между численностью других сардин и условиями нагула питающихся ими тунцов.

Рыбы, у которых не обнаруживается значительных колебаний урожайности, характеризуются более стабильными условиями нагула и более постоянной величиной кормового ареала. Особенно четко эта за-

кономерность выражена у различных видов камбал. Сходная закономерность часто наблюдается у разных форм одного и того же вида. Обычно у полупроходных форм, у которых обеспеченность пищей и величина нагульного ареала маточного стада изменчивее, чем у жилых форм того же вида, наблюдаются и значительно бо́льшие флюктуации, чем у жилых форм. Подобное явление хорошо выражено у плотвы и ее полупроходных форм (вобла, тарань, аральская вобла). У полупроходных форм плотвы флюктуации выражены гораздо сильнее, чем у жилых. Сходная картина, видимо, имеет место у жилого и полупроходного леща, а также у жилого и полупроходного судака.

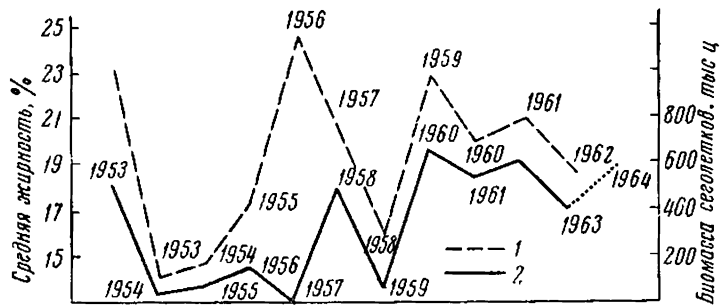


Рис. 95. Зависимость между жирностью хамсы осенью (в % к сырому весу) и биомассой сеголетков на 1 сентября (в тыс. ц) за 1957—1964 гг. (по Тараненко, 1964, с добавлениями)

1 — жирность хамсы осенью; *2* — биомасса сеголетков на 1 сентября

Таким образом, изменчивость условий нагула маточного стада теснейшим образом связана с урожайностью потомства (Николаев, 1958, 1958а; Никольский, 1961б). Флюктуации есть приспособления, выработавшиеся у рыб, живущих в условиях сильно изменчивой обеспеченности пищей, в том числе большой лабильности кормового ареала. Через изменение количества и качества продуцируемого потомства стадо производителей приспособительно отвечает на изменение условий нагула, в том числе на изменение величины нагульного ареала.

Если флюктуации есть приспособление к изменению обеспеченности пищей, то, следовательно, механизм их должен быть как-то связан с изменениями хода обмена веществ у родительских особей. Чем благоприятнее условия нагула родителей, тем многочисленнее должно быть (количество, при благоприятных условиях развития) потомство.

В отношении многих видов рыб установлено, что чем лучше были условия нагула, чем больше жиров отложено в теле рыбы, тем выше плодовитость и тем обычно больше жира отлагается в икре. Эта закономерность отмечена у салаки (Анохина, 1959, 1960а), корюшки (Белянина, 1964), воблы (Чепракова, 1960) и некоторых других рыб. И в одном и том же стаде более жирные особи оказываются и более плодовитыми. По-видимому, поскольку длина рыбы и размеры икринки коррелируют, как это отметила у салаки Л. А. Раннак (1958а), то быстрее растущие особи, т. е. нагуливавшиеся в более благоприятных условиях, продуцируют и более крупную икру. Однако подобная связь наблюдается и у видов рыб со значительными флюктуациями, и у видов рыб со слабо выраженными колебаниями урожайности по годам.

Среди рыб с резко выраженными флюктуациями нет видов, у которых икра содержала бы много жира. Так, у океанической сельди процент жира в икре колеблется от 0,47 до 4,84 (данные Нидгема, 1931; Кизеветтера, 1942, и лаборатории технологии ВНИРО); у трески, по тем скуд-

ным данным, какие мне удалось найти, жир составляет около 1,7—2,0% от сырого веса. У тех же видов рыб, у которых не наблюдается значительных флюктуаций, жирность икры обычно оказывается выше. У осетровых она составляет более 20% от сухого вещества, или 10—20% от сырого. Некоторое исключение из этого правила представляют рыбы с пелагической икрой. У этих рыб как с выраженными флюктуациями (треска, пикша), так и без флюктуаций (камбалы) количество жира в икре оказывается небольшим; причем у камбал в формировании поколения обеспеченность пищей на этапе смешанного питания, видимо, имеет меньшее значение, чем в момент перехода к донному образу жизни (на это указывал еще Гарстанг) Интересно, что и изменчивость жирности икры у видов со значительными флюктуациями, по-видимому, больше, чем у видов, у которых флюктуации не выражены. Так, например, у ходовой севрюги в устье Куры жирность икры колеблется от 12,45 до 17,06%, у осетра соответственно от 11,20 до 17,35%, а у океанической сельди от 0,4 до 4,2%, т. е. в первом случае колебания меньше чем в два раза, во втором случае более чем в 10 раз.

Все изложенное заставляет прийти к выводу, что флюктуации — это приспособление вида к изменениям обеспеченности пищей.

Изменения обеспеченности пищей могут зависеть как от изменения количества и концентрации пищи, так и от изменения продолжительности сезона нагула в результате изменения нагульного ареала или изменения численности популяции. Флюктуации выражены у видов рыб с весьма лабильной обеспеченностью пищей. Механизм флюктуаций в значительной степени связан с обеспеченностью внутренней пищей, полученной рыбой от родительского организма. Значительные флюктуации наблюдаются у видов рыб с малым количеством жира в икре и у которых (например, у сельди) рыбка на этапе смешанного питания не может долго жить без внешней пищи. Этап смешанного питания обычно является тем периодом, когда у рыб с сильно выраженными флюктуациями формируется численность поколения. Поскольку запас и качество желтка в икре связаны с условиями нагула родительского стада за предыдущий год или предыдущие годы, то, естественно, обеспеченность пищей родительского стада в значительной степени определяет урожай следующего года. Большое значение имеет, конечно, и увеличение плодовитости родительского стада при благоприятных условиях нагула. Однако рассматривать связь плодовитости стада и урожая молоди без учета качества половых продуктов нельзя.

Если недостаточная обеспеченность пищей на этапе смешанного питания может непосредственно вызывать гибель рыб и тем самым влиять на величину поколения, то на последующих этапах, хотя обеспеченность пищей и продолжает играть очень большую, часто ведущую роль в формировании половозрелого стада, но непосредственная гибель от голода становится исключительно редким явлением. На послеличиночных этапах развития ухудшение обеспеченности пищей сказывается в виде снижения активности, замедления роста, усиления выедания хищниками, увеличения заболеваний, зараженности паразитами. Это экспериментально подтверждено В. С. Ивлевым (1955) на примере гибели воблы, больной *Nascus cuticola*, а также выедания голодавшей молоди воблы щукой и личинок окуня личинками плавунца.

Более истощенные особи хуже переносят зимовку. В связи с этим в прудовом рыбоводстве приняты определенные кондиции для сажаемой на зимовку молоди.

Если кормовые условия в дальнейшем, после прохождения этапа смешанного питания, оказываются благоприятными, то все особи, слагающие поколение данного года рождения, растут более или менее сходно. Изменчивость роста у них невелика. Поскольку же у рыб время

полового созревания связано с достижением определенных размеров, то растущее в благоприятных условиях обеспеченности пищей поколение созревает в основной массе в одном возрасте. Вступление такого дружно созревшего мощного поколения в нерестовую популяцию резко отражается на ее численности в сторону значительного увеличения. Многие рыбы со значительными флюктуациями численности обладают очень большим и изменчивым, в результате изменений гидрологических условий, нагульным ареалом и часто совершают длительные миграции от мест размножения к местам нагула. У мощных поколений рыб, например трески *Gadus morhua* L. и сельди *Clupea harengus* L., миграции обычно протяженнее и нагульный ареал обширнее, чем у менее мощных поколений (Марти, 1961)

Естественно, что величина нагульного ареала определяется не только численностью стада рыбы, но и наличием подходящих условий для нагула. Так, например, похолодание в Северной Атлантике приводит к сокращению северной части нагульного ареала трески вне зависимости от численности ее стада, что сказывается на ее обеспеченности пищей и темпе роста. С другой стороны, известны случаи, когда и при наличии благоприятных условий для питания нагульный ареал полностью не осваивался треской из-за сокращения численности ее стада. То же известно и в отношении многих других рыб, таких, как сельдь, сардина, пеламида и другие, т. е. главным образом тех, у которых имеются значительные флюктуации. Как мною было показано в отношении проходных рыб, у них миграции являются приспособлением, позволяющим путем расширения нагульного ареала и освоения для нагула морских вод значительно увеличить свою численность (Никольский, 1944, 1953б) В отношении сельдевых А. Н. Световидов (1953) также отмечает, что мигрирующие сельди обладают большей численностью, чем близкие виды, не совершающие далеких миграций и, следовательно, осваивающие меньший нагульный ареал. Таким образом, увеличение протяженности миграций является важным регуляторным механизмом, повышающим обеспеченность пищей популяции в годы увеличения ее численности.

Периодические колебания численности и биомассы стад рыб

Поскольку у рыб колебания численности популяции находятся в связи (часто прямой) с изменениями обеспеченности пищей, то естественно, что климатические колебания, связанные с солнечной активностью и другими причинами, которые имеют определенную периодику, должны как-то отражаться на колебаниях численности и биомассы рыб, обусловливая периодику колебаний численности и тем самым уловов. Периодические колебания численности и биомассы животных известны с давних времен. О периодике налетов саранчи, «мышиных напастях» и других массовых изменениях численности организмов люди знали еще в древности. Такие периодические колебания численности изучены у млекопитающих и птиц (см. сводку у Формозова, 1935) и у многих насекомых (см. сводку у Andrewatha a. Birch, 1954). Андреварта и Берч указывают как наиболее обычный период колебаний численности наземных позвоночных 9—10 лет. Эта периодика относится к лисе, рыси, зайцам, ястребу, куропатке, филину и многим другим. Довольно обычна для наземных позвоночных также периодика в 4 года (лемминг, песец, полевки, канюк, сорокопут и др.).

В отношении рыб на этом вопросе впервые детально остановились Хелланд-Хансен и Нансен (Helland-Hansen a. Nansen, 1909), которые установили, что периодические колебания уловов трески связаны с температурой Атлантического течения. Весьма подробно периодику колеба-

ний стад трески и сельди изучил Йорт (Hjort, 1914), отметив связь между солнечной активностью, температурой воздуха и воды, весом гонад и весом печени трески (рис. 96). Между температурой и численностью стада, т. е. величиной уловов, устанавливается связь со сдвигом на 5—6 лет; это связывается с возрастом вступления рыб в промысел (рис. 96)

Йорт (1914) показал четкую связь между интенсивностью пятнообразования на солнце и весом печени у трески (за период 1880—1911 гг.).

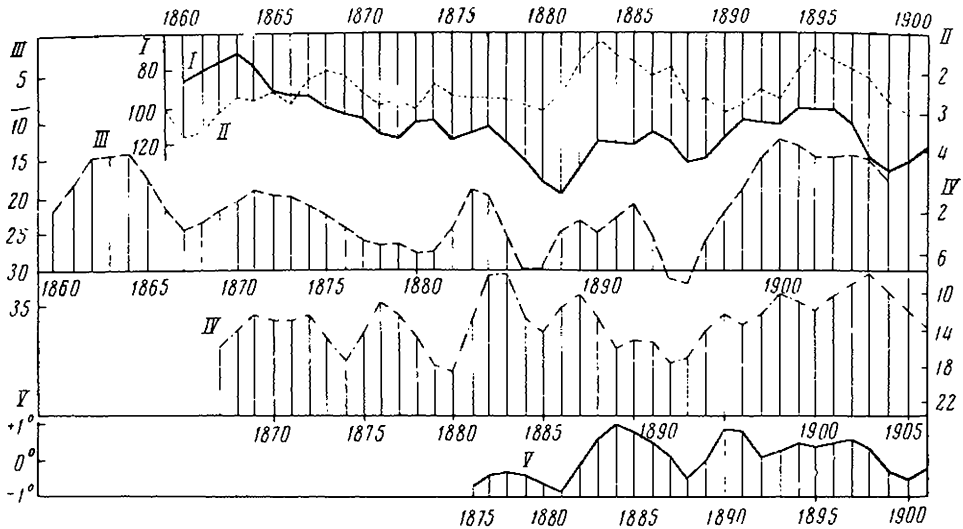


Рис. 96. Количество тресковой икры (с 1000 рыб) и жира печени (в гектолитрах с 1000 рыб) по данным уловов из района Лофотен; уловы трески (млн. шт.) в районе Лофотен за 1859—1907 гг и уловы трески (в млн. шт.) в Финмаркене за 1866—1906 гг. (по Hjort, 1914)

I — количество икры; *II* — количество печеночного жира; *III* — общие уловы трески в районе Лофотен; *IV* — уловы трески в Финмаркене; *V* — средние температуры воздуха с 1 ноября по 30 апреля у маяка Она

Эта же намеченная Йортом связь прослеживается и по настоящее время (Маслов, 1944, 1957; Rollefsen, 1949, 1954; Ижевский, 1961, и мн. др.).

Как видно из табл. 103, которая отнюдь не может претендовать на полноту сведений, периодические колебания численности отмечены у очень многих видов рыб как морских, так и континентальных водоемов. А. Н. Державин (1922) установил, что изменения численности стада куринской севрюги, как и ряда других рыб Каспия — осетра, воблы, жереха-хашама, судака,— характеризуются примерно 11-летней периодичностью. Наблюдаются, правда, менее ясно выраженные колебания численности севрюги с периодом несколько больше 30 лет.

У основных рыб Волго-Каспийского района, как указывает Н. Л. Чугунов (1928), также намечается ясная периодичность уловов (рис. 97 и 98). Эта периодичность уловов осиовных промысловых рыб Северного Каспия отмечается и в последующие годы (Танасийчук, 1959) (рис. 98).

В отношении осиовных промысловых рыб Северного Каспия — леща, воблы, сазана, судака, сельди, таким образом, намечается следующая схема связи, как это отмечалось очень многими авторами (Чугуиов, 1928; Танасийчук, 1959, и др.): интенсивность солнечиой радиации — сток Волги — урожай поколения. Уменьшеиие стока связано с ухудшением условий нагула как взрослых рыб, так и молоди. Естественно, что каждый

Таблица 103. **Периодика колебаний численности рыб**

Вид	Вод	Продолжительность периода, лет	
Acipenser güldenstädtii	Каспий	10,2	Державин, 1922
A. stellatus	Южный Каспий	10,5; 32	Державин, 1922
		3; 10,6; 30, 110	Шостакович, 1928
Clupea harengus	Район Борнхольм	3,7; 11	Jensen, 1927
	Район Богуслен	2,7; 5,0; 16,5	Шостакович, 1928
Oncorhynchus keta	Амур	10—11	Бирман, 1954
O. gorbuscha	Амур	10—11	Бирман, 1954
O. nerka	Камчатка	3—4; 5—6	Егорова, Крогиус, Куренков и Семко, 1961
Salmo salar	Северная Атлантика	9—11	Берг, 1933
Gadus morhua	Норвежское море	11	Hjort, 1914
		2,85; 5,33; 11,0	Шостакович, 1928
		2, 3/4; 8 1/2; 11, 17 1/2; 23; 57	Ottestad, 1942
Rutilus rutilus caspicus	Сев. Каспий	11	Дер 1922
		3,6	Танасийчук, 1959
Aspius aspius	Южн. Каспий	11	Державин, 1922
Abramis brama	Сев. Каспий	3,6	Чугунов, 1928
	Арал	8—11	Никольский, 1944

вид по-своему, согласно своей специфике, реагирует на эти планетарные явления, но у всех эта реакция имеет место.

Четкая периодика колебаний численности наблюдается и у рыб Аральского моря (Никольский, 1944; Никольский и Фортунатов, 1950;

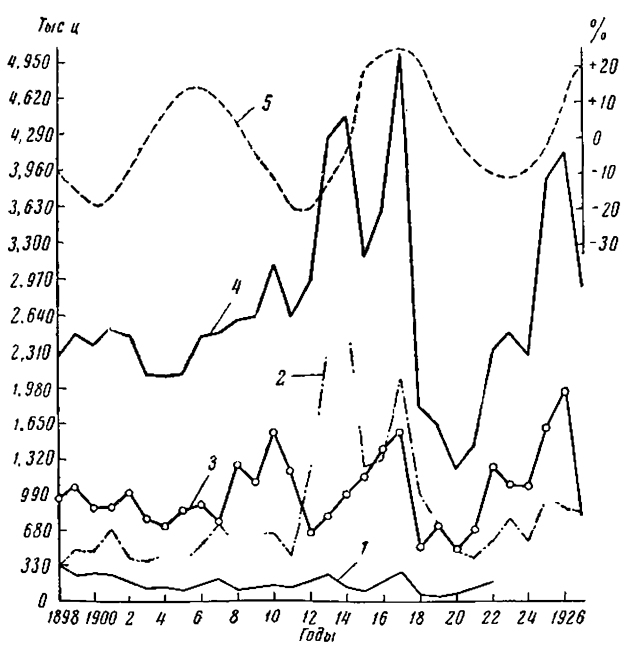


Рис. 97 Колебания уловов рыбы в Волго-Каспийском районе (по Чугунову, 1928)

1 — судак; *2* — сельдь; *3* — вобла; *4* — общий улов всех пород; *5* — колебания солнечных пятен

Фортуиатов, Курбатова и Райская, 1950; Романычева, 1958, и др.) Большие уловы леща в 1931 г. были после максимального уровня моря в 1925 г. (в уловах преобладали 6-летки); многоводный 1934 г. обеспечил

высокие уловы в 1938—1939 гг. (рис. 99); наконец, высокий улов 1941 г. был получен в результате высокого урожая молоди в 1936 г. Особо благоприятные условия создаются для леща, когда высокий уровень Арала

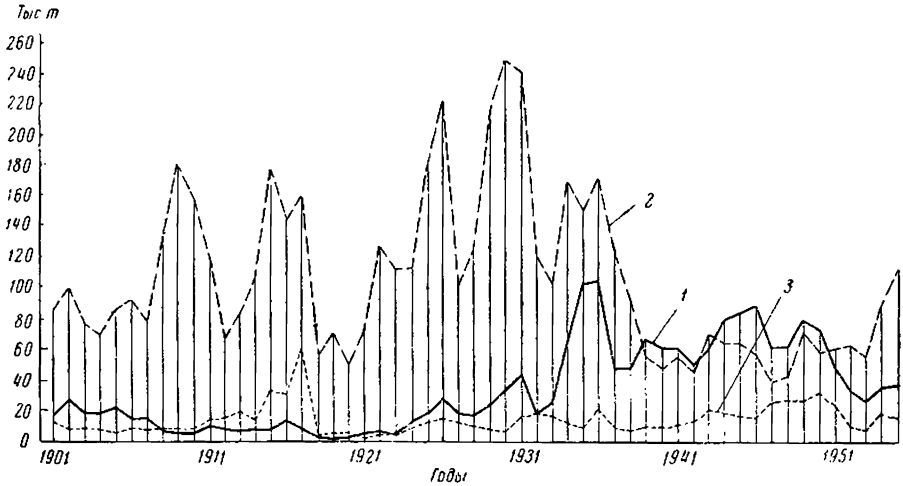


Рис. 98. Колебания уловов леща, воблы и сазана в Северном Каспи 1901—1954 гг. (по Н. И. Танасийчуку, 1959)

1 — лещ; *2* — вобла; *3* — сазан

совпадает с бо́льшим стоком рек. В годы с низким уровнем Арала условия воспроизводства, особенно леща, ухудшаются еще и тем, что лещ во время нереста концентрируется на незначительных нерестовых

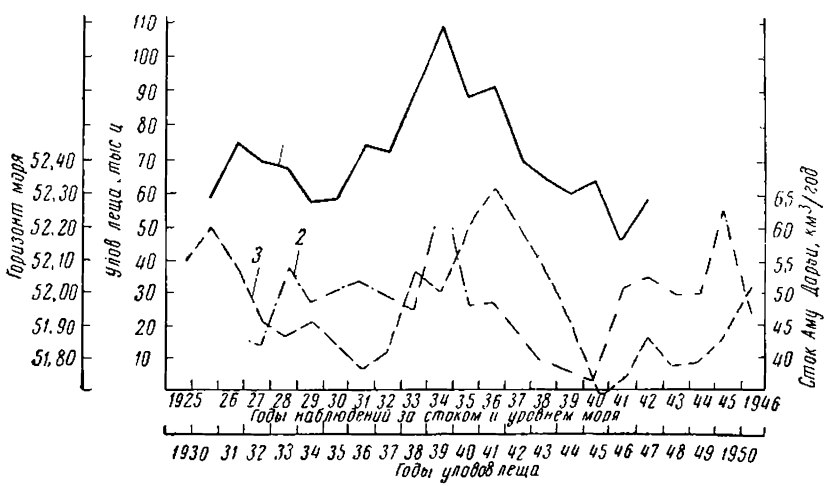


Рис. 99. Уловы леща на юге Арала в сопоставлении со стоком Аму-Дарьи и уровнем моря (по Романычевой, 1958)

1 — уловы леща (в тыс. ц); *2* — годовой сток Аму-Дарьи (в *км³/год*); *3* — горизонт моря, абсолютные отметки

Шкала уловов смещена на 5 лет (средний возраст леща в уловах)

площадях, где он легко поддается облову, вследствие чего неурожайность маловодных лет усиливается (Романычева, 1958). После 40-х годов в южной части Арала произошел некоторый сдвиг периодики, связанный с изменением строения дельты Аму-Дарьи.

Периодические колебания уловов, связанные с изменением режима стока и уровня моря, удается установить и у сазана, второй основной промысловой рыбы Арала. Интересно, что в большинстве случаев (особенно четко это видно на примере леща) максимумы уловов в Арале приходятся на минимум уловов в Северном Каспии. Так, в 1934—1936 гг по Северному Каспию уловы леща были очень высокие, а по Аралу — близкие к минимуму. В 1946 г. на Арале уловы упали, а на Каспии поднялись. Максимальный (за все годы) улов на Арале был в 1939 г., на Каспии же он был сравнительно невысоким.

Такая же разница в колебаниях численности отмечается и у аральской и каспийской воблы. Максимальные уловы аральской воблы были в 1932, 1937, 1942 и 1947 гг а каспийской — в 1930, 1934—1936, 1943 и 1949 гг. Такое несовпадение максимумов и минимумов уловов одних и тех же видов в Северном Каспии и в Арале связано, как мне представляется, с тем, что усиление поступления солнечного тепла приводит к сокращению стока рек в Северном Каспии, и наоборот, к увеличению стока рек в Арал, сток которого формируется главным образом ледниковым питанием. Искусственное изменение режима стока наших южных рек путем его зарегулирования привело к изменениям, сходным с вызывавшимися космическими причинами.

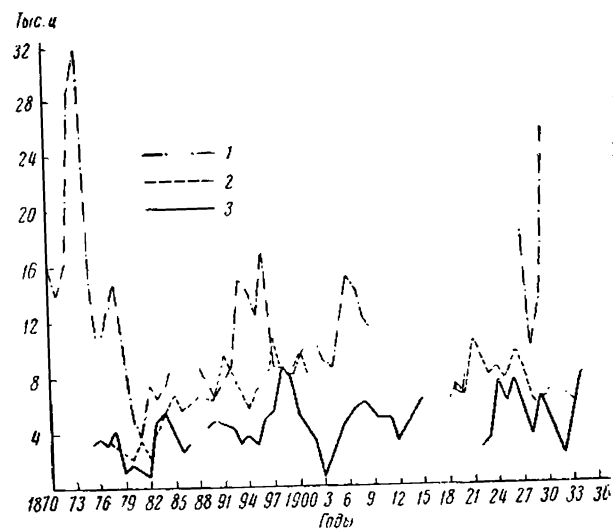


Рис. 100. Уловы лосося по годам (по Бергу, 1935)
1 — Приморская область Канады; *2* — Норвегия; *3* — бассейн Баренцева и Белого морей

Четкая периодика в 8—11 лет выражена у атлантического лосося *Salmo salar* L. (Берг, 1935). Эти периоды отмечаются в пределах всего его ареала и на Севере СССР, и в Норвегии, и в Канаде. Л. С. Берг (1935) на основе совпадения периодики колебаний численности лосося и пушных зверей приходит к выводу, что причины, определяющие численность поколений, действуют в речной период жизни. Иногда максимумы и минимумы уловов в разных частях ареала могут сдвигаться на год, но характер периодики выражен всюду очень четко (рис. 100)

Четкая периодика уловов, связанная с климатическими изменениями, выражена у дальневосточных лососей (Бирман, 1953).

Видимо, несколько иного происхождения двухгодичная периодика горбуши. Как правильно считают В. В. Васнецов (in litt.), А. Г Кагановский (1949) и Ю. Е. Лапин (1964), двухгодичная периодичность численности свойственна горбуше как виду и является ее приспособлением, выработавшимся в связи с обеспеченностью пищей в морской период жизни. Как мне удалось показать (Никольский, 1953б), разница между численностью мощного и слабого поколений у горбуши тем сильнее, чем больше общая суммарная численность поколений двух смежных лет. При снижении общей численности стада сглаживается и разница в мощности поколений четного и нечетного годов. Если же рассматривать динамику численности горбуши, суммированную по двухлетиям. удает-

ся выявить периодичность колебаний численности, как и у других дальневосточных лососей Ю. Е. Лапин (1963, 1964), как мне представляется, правильно выявил механизмы динамики численности горбуши, установив, что у горбуши поколение состоит не только из особей в возрасте 1+, но и из некоторого количества трехлеток. Относительная численность трехлеток оказывается различной в поколениях разных годов рождения, что связано с условиями, в которых живет поколение.

У красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) Дальнего озера довольно четко выражена 5—6-летная периодика уловов (рис. 101) (Крогиус и Крохин, 1954). У красной Курильского озера продолжительность периода несколько меньше, а именно 3—5 лет (Егорова, Крогиус, Куренков и Семко, 1961).

У кеты и горбуши бассейна Амура И. Б. Бирман (1954, 1957, 1959) отмечает четко выраженные 10—11-летние колебания численности. Он связывает эти колебания с колебаниями стока бассейна Амура, режимом Куросио и периодами солнечной активности. Бирман отмечает, что у осенней кеты колебания урожайности выражены менее четко, чем у летней кеты и горбуши. Как было установлено мною, урожайность летней кеты Амура резко снижается в годы с низкими зимними температурами и малым количеством снега (Никольский, 1954а)

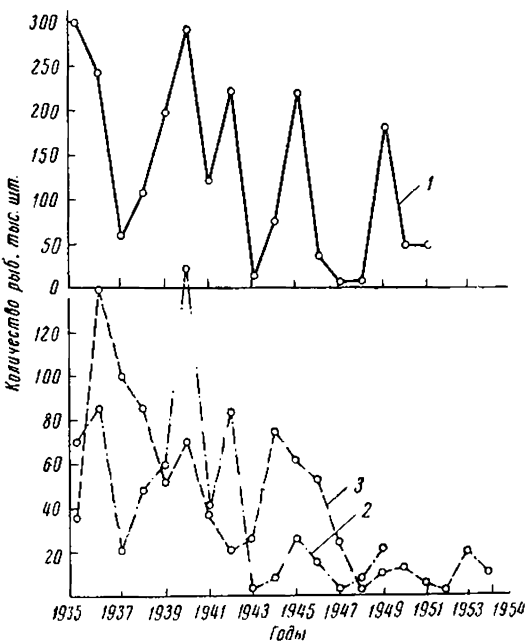


Рис. 101. Скат молоди (*1*), возврат на нерест (*2*) и пропуск производителей (*3*) красной в р. Дальней за 1935—1954 гг. (по Крогиус и Крохину, 1954)

Четкая периодичность численности отмечена И. Б. Бирманом (1959) у кеты и горбуши р. Большой на Камчатке (рис. 102). Эта периодика, видимо, связана в первую очередь с деятельностью Куросио. Она оказывается у кеты сходной с периодикой, установленной А. Н. Световидовым (1952) у сахалинской сельди. Интересно, что колебания численности камчатской кеты носят противоположный характер.

Таким образом, почти у всех видов рыб, о которых есть достаточно надежный материал по динамике численности и биомассы стада, удается выявить более или менее четко выраженную периодику в динамике численности, связанную с общеклиматическими изменениями. Характер этой периодики разными исследователями устанавливается различный. Так, Н. Л. Чугунов (1928) принимает периодику колебаний в 3, 6 и 11 лет. Оттестад (Ottestad, 1942) принимает периодичность $2^3/_4$ года, $8^1/_2$ лет, 11 лет, $17^1/_2$ лет, 23 года, 35 лет и 57 лет. Сходные периоды отмечены в росте сосны в районе Лофотен Ордингом (Ording, 1941, цит. по Оттестаду). Оттестад отмечает, что в урожайности трески и в характере роста сосны, возможно, повинны близкие факторы. Он указывает, что эти урожайные или неурожайные поколения отражаются в нерестовом стаде в течение ряда годов через 6, 7, 8 лет и это несколько сглаживает величину пика. Оттестад (1942) также указывает, что, когда пики

максимумов или минимумов разных по продолжительности периодов совпадают или близки, поколение оказывается наибольшим или наименьшим.

Г К. Ижевский (1961) в отношении разных рыб и разных бассейнов приводит периодичность в 2—3, 4—6, 8—10 и 18—20 лет. Он так же, как и Оттестад отмечает возможность усиления или сглаживания явления при совпадении периодов разной продолжительности.

Если в динамике численности большинства видов рыб можно отметить отражение этой периодичности, то характер этого отражения на динамике численности у разных видов будет часто весьма различным. Причина этих различий заключается прежде всего в том, что рыбы разного географического происхождения (например, в Атлантике представители кельтийского комплекса — шпрот, мерланг или арктического — мойва, сайка — фаунистических комплексов) поразному реагируют на похолодание и потепление. Для налима похолодание, особенно в южной части области его распространения, как указывалось выше, способствует увеличению обеспеченности пищей, а для тепловодных — наоборот.

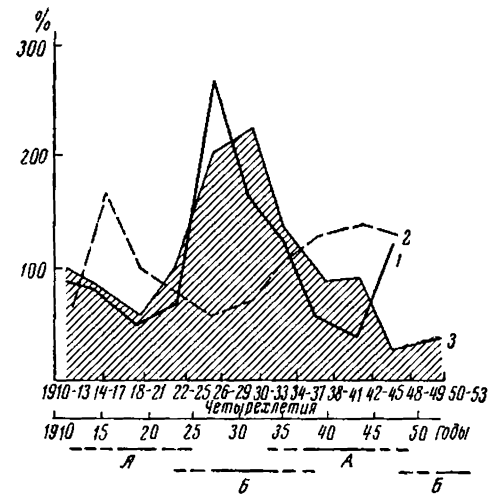


Рис. 102. Динамика уловов кеты (*1*) и горбуши (*2*) (по Семко, 1954) в районе р. Большой и уловы южносахалинской сельди (*3*) по четырехлетиям (в % к среднему улову за все четырехлетия) (по Бирман, 1959)

А — периоды похолодания моря; *Б* — периоды потепления (по А. М. Баталину, из Кагаевского, 1949, Световидова, 1952). Пунктиром показано предполагаемое начало и окончание периодов похолодания и потепления

Г К. Ижевский (1961, 1964) допускает ошибку, считая, что в пределах каждой выделяемой им области колебания численности и биомассы идут у всех видов рыб в одном направлении. Это имеет место у представителей одного фаунистического комплекса, а у представителей разных комплексов колебания часто могут идти с «обратным знаком».

Потепление в Арктике и падение уровня Каспия, проявляющиеся, как это отметил Л. С. Берг (1943), более или менее синхронно, вызовут появление урожайного поколения у южнобореальных рыб Северной Атлантики и неурожайного у северокаспийского леща. Поколение же аральского леща окажется многочисленным, так как в Арале увеличится сток вследствие таяния ледников. Таким образом, и у одного вида рыб в разных частях ее ареала одни и те же общие климатические изменения могут вызывать разную реакцию. Г К. Ижевский (1961), в частности, неправ, относя к одной зоне Северный Каспий и Арал, где у представителей основного Понто-Каспийского фаунистического комплекса колебания численности и биомассы обычно носят почти зеркальный характер.

Мощное поколение в последующие годы своей жизни далеко не всегда оказывается в благоприятных условиях обеспеченности пищей. Поэтому у большинства рыб часто имеется не прямая корреляция (как думает Ижевский, 1961) между темпом роста и численностью, а обратная. Существенные сдвиги в периодике колебаний численности и уловов связаны со структурой популяции и в первую очередь с возрастом полового созревания. Естественно, что поздно созревающие рыбы дадут увеличе-

ние уловов (по которым мы обычно судим о динамике популяции) позднее, чем рыбы с коротким жизненным циклом. Рыбы, созревающие в течение ряда лет, дадут более сглаженную картину, чем созревающие дружнее. Периодические колебания численности и биомассы популяций — эти «волны жизни», или «взрывы жизни», как их назвал В. И. Вернадский (1927, 1934),— во много раз меняют биомассу популяций и концентрацию энергетических ресурсов в них. Эти колебания биомассы популяций сказываются как на геохимических процессах, протекающих в биосфере, так и на взаимоотношениях разных групп животных в пределах соответствующих географических зон. Такие колебания численности и биомассы промысловых видов имеют большое значение и для развития промысла (Берг, 1936).

Периодические колебания численности и биомассы стад промысловых рыб, определяемые общеклиматическими причинами, часто могут сглаживаться и меняться под влиянием действия местных факторов. Очень существенное значение при этом имеет и деятельность человека. Так, например, некоторое смещение периодики урожайности полупроходных рыб Каспийского и Азовского морей в послевоенные годы в значительной мере связано с развитием гидростроительства в бассейне этих морей.

Несомненно, что во многих случаях человек в состоянии уже сейчас управлять периодикой урожайности, хотя бы, например, путем регулирования рыболовства на местах нереста в маловодные годы, не говоря уже о простейших мелиоративных мероприятиях.

Заключение

В трактовке общих закономерностей динамики стада сталкиваются те же противоположные взгляды, что и в трактовке закономерностей, определяющих отдельные звенья динамики популяций. Некоторые авторы еще продолжают объяснять динамику стада рыбы только как результат действия случайных внешних причин. В таких представлениях среда противопоставляется организму, ответы популяции на воздействие внешних условий трактуются как случайные, лишенные приспособительного значения. С этих же позиций отрицается связь родительское стадо — потомство. Урожай поколения связывается только с внешними причинами, приводящими к гибели ту или иную часть обычно находящегося в избытке пополнения.

Я пытался показать неправильность этой точки зрения. Как мне представляется, динамика численности и биомассы популяции — это закономерный приспособительный процесс, вытекающий из противоречивого единства внешнего и внутреннего, являющийся разрешением внутренних противоречий развития живого.

Популяция приспособительно реагирует на изменение обеспеченности пищей, а не как бы «принудительно» втискивается внешними факторами в определенный объем среды. Саморегуляция численности — это приспособительный процесс, это активный ответ популяции на изменение условий жизни. С представлением о приспособлениях к саморегуляции численности неразрывно связано и понимание взаимоотношений родительского стада и потомства. Популяция сама в известных пределах может регулировать интенсивность своего воспроизводства, а не только пассивно — гибелью части особей — отвечать на изменение условий жизни.

Таким образом, основные закономерности, рассмотренные в этой главе, следующие.

1. Популяции всех видов рыб, как и других организмов, обладают системой регуляторных приспособлений, направленных на обеспечение

соответствия численности и биомассы популяции ее обеспеченности пищей. Действие этих регуляторных приспособлений осуществляется автоматически, обычно через регуляцию обмена веществ.

2. Связь численности и биомассы родительского стада и потомства носит закономерный характер. Она отражается у разных видов в определенных количественных отношениях, разных при разных уровнях численности. Связь родительское стадо — потомство в известных пределах регулируется популяцией путем изменения темпа воспроизводства в связи с изменениями обеспеченности пищей. Однако, так как прямая количественная связь родители — потомство опосредуется в ряде звеньев, часто эта прямая связь нарушается, и соотношение родительское стадо — потомство носит более сложный характер.

3. Колебания урожайности поколений — так называемые флюктуации — выражены различно у разных групп рыб. Флюктуации являются приспособлением к лабильной обеспеченности пищей, благодаря которому при благоприятных условиях численность рыб быстро увеличивается. Флюктуации силько выражены у тех рыб, в желтке икринки которых жировые запасы незначительны.

4. У многих рыб, как и у других животных довольно четко выражены периодические колебания численности и биомассы, связанные с общеклиматическими изменениями и поступлением тепла в земную атмосферу Эти колебания реализуются через изменение обеспеченности пищей и увеличение тем самым выживания поколения. Такая периодика несколько различна у разных видов рыб. У рыб разного географического происхождения она преломляется по-разному, но у большинства видов эта периодика имеет место, часто несколько затушевываясь другими причинами.

Глава девятая

Биологические основы математического моделирования динамики популяций рыб

Едва ли кто из биологов отрицает необходимость использования ма тематических методов в биологических исследованиях, в частности дл популяционного анализа. Однако в понимании того, какое место зани мает математический анализ в биологии, есть разные, иногда противопо ложные точки зрения.

По одной точке зрения, важнейшая задача — это «познание поведени популяции как статистического агрегата» (Beverton a. Holt, 1957; Gra ham, 1956). Согласно этой точке зрения, задача биолога сводится к ста тистическому анализу и ограничивается установлением различных кор релятивных связей. Теоретической основой такой точки зрения служи высказывание Бертрана Рассела, что «биологические законы... подобн законам квантовой теории являются законами дискретными и статисти ческими» (Рассел, 1957, стр. 69)

Другая точка зрения исходит из того, что математический анализ биологии, включая и популяционные исследования, необходим, но толь ко как промежуточный, а не конечный этап исследования. Эта втора точка зрения базируется на представлении о специфичности форм движе ния материи. В популяционном анализе это направление конечную за дачу исследования видит в выявлении приспособительной сущности, по знании причин биологического явления. С этих позиций мы и подходи к использованию математических моделей при изучении закономерносте динамики популяций.

Математическое моделирование — это метод, пользуясь которым ис следователь получает возможность выявить механизм процесса и понят его структурные особенности. Математическое моделирование при нали чии большого цифрового материала позволяет использовать счетно-ре шающие и моделирующие устройства для более быстрой и надежной об работки материала и для более разностороннего и объективного анализ собранных материалов.

Очень важная задача, позволяющая широко применять математиче ские модели,— это разработка методики и составление прогнозов коле баний численности и возможных уловов промысловых рыб, а такж расчет оптимальных режимов эксплуатации промысловых рыб, таки режимов, которые обеспечивали бы регулярное, из года в год повторяю щееся получение с популяции наибольшего количества рыбной продук ции наиболее высокого качества. В настоящее время на выполнение эти задач, особенно на составление прогнозов возможных уловов отдельны промысловых рыб, расходуется огромное количество сил и времени, а по лучаемые результаты далеко не всегда оказываются достаточно точными Естественно поэтому, что крайне важно максимально упростить и меха низировать процессы составления прогнозов и расчет режима эксплуа тации стад промысловых рыб, обеспечив при этом высокую точност этих расчетов.

Использование в исследовательских целях быстродействующих эле

исследоваиий и подойти к разработке таких вопросов популяционной экологии, решение которых до появления электронных машин было невозможным.

Метод математического моделирования

Не вызывает сомнений, что возможность широкого использования электронно-счетных машин во всех областях исследования, включая ихтиологические, позволяет очень сильно ускорить исследования и достигнуть высокой точности получаемых результатов.

Однако, чтобы можно было в популяционном анализе использовать электронно-счетные машины, необходимо обеспечить составление программы, правильно отражающий ход интересующего нас процесса. Это — в первую очередь совокупность правил и указаний для преобразования интересующих нас величин (алгоритм процесса), которая может включать зависимости как в виде уравнений, так и непосредственно в виде таблиц и графиков. Однако для получения «работающей» математической модели процесса необходимо, чтобы эта модель была основана на тех причинных связях, на тех внутренних противоречиях, которые отражают действительную сущность развития биологического явления, а не только на внешних случайных связях, подчиняющихся только статистическим закономерностям и не отражающих сущности явления.

Что такое математическая модель? Под математической моделью я понимаю математическое выражение количественной стороны хода того или иного процесса или явления, в том числе динамики численности и биомассы популяций животных. Практически почти в каждом биологическом исследовании мы прямо или косвенно используем математические модели. Например, численное выражение среднего и амплитуды числа лучей в плавнике рыбы уже представляет собой простейшую математическую модель плавника. Применительно к математическим моделям динамики популяций, мне кажется, надо понимать уравнения или системы уравнений, которые отражают количественную сторону процесса динамики популяции и позволяют предвидеть дальнейший ход явления. Естественно, возникает вопрос, какое место в исследовании динамики популяций должно занимать математическое моделирование и как при помощи использования математических моделей способствовать успеху биологического исследования.

Процессы, протекающие в органическом мире — те внутренние противоречия, которые движут развитие, носят в основном детерминированный характер и принадлежат как к группе процессов непрерывного действия с меняющейся интенсивностью (т. е. величиной и скоростью), так и к группе дискретных процессов. Это — процессы, определяющие ход явления. Но любое природное явление — это сложное переплетение внутренних и внешних противоречий; последние как бы создают ту обстановку, в которой протекает явление. Если процессы, отражающие внутреннее противоречие живого, относятся к категории детерминированных процессов дискретного или непрерывного, в большей или меньшей степени пульсирующего действия, то внешние, независимые от популяции воздействия носят, как правило, дискретный характер и не связаны с популяцией четкой обратной связью. Приступая к построению математической модели популяции, необходимо учитывать сказанное выше.

Как известно (см. Никольский, 1959), пользуясь математическим методом, можно выявить механизм протекания явления, но не вскрыть его приспособительную сущность. Однако знание механизма биологического явления для познания его сущности совершенно необходимо, и если метод математического моделирования может способствовать выясне-

нию механизма хода явления,— в нашем случае механизма динамики популяцин,— то он должеи быть максимально использован.

Варли (Varley, 1962, стр. 381), выступая в дискуссии по применимости математических моделей при популяционных исследованиях, так изобразил место математической модели в популяционном исследовании:

биологические наблюдения, получение исходных данных → построение теоретической модели → проверка предположений и определение параметров в полевых условиях → объяснение и предсказание хода явления

Однако, как это отмечалось в обсуждении, теоретическая модель может быть использована в практических целях только после того, как она будет проверена на определении параметров в природе и превратится из теоретической модели в рабочую модель. Собственно теоретическая модель в понимании Варли — это скорее не математическая модель, отражающая ход явления, а рабочая гипотеза, основанная на предварительных биологических наблюдениях, которая дает возможность организовать исследование для определения исходных параметров, позволяющих создать уже рабочую модель, пригодную для предсказания количественной стороны хода явления, т. е. «теоретическая модель» Варли — это те биологические принципы, которые должны быть положены в основу рабочей модели.

Ближе к процессу использования счетных машин и математических моделей в разработке проблемы динамики популяций подходит схема, предложенная Д. И. Блохинцевым (1964) для работы современного физика. Эта схема такова:

Измерение (набор фактов)
Обработка полученной информации (на счетной машине)
Выводы (построение рабочих гипотез)
Проверка их на счетных машинах
Построение теорий (предсказание на будущее)

Мне только думается, что измерению (подбору фактов) также должна предшествовать гипотеза, основанная на общей методологии.

Таким образом, при исследованиях в области динамики популяций математическое моделирование должно обеспечивать более четкое представление о ходе процесса, главным образом о его количественной стороне. Математическое моделирование должно упростить процесс долгосрочного прогнозирования динамики популяций и, наконец, гарантировать надежный расчет режима эксплуатации популяций — режима, обеспечивающего наибольшую продуктивность популяции. Практическая задача, поставленная перед биологами и математиками в области построения математических моделей,— это создание такой модели, которая позволила бы автоматизировать службу долгосрочных прогнозов и использовать при расчетах оптимальных режимов эксплуатации промысловых животных счетно-решающие устройства.

Мне представляется, что ход биологического исследования динамики популяции и место в нем математического моделирования примерно таковы. На основе осмысливания имеющегося фактического материала создается писаная или неписаная рабочая гипотеза явления; на базе этой рабочей гипотезы строится программа исследования, обеспечивающая получение материалов, вскрывающих как причины, так и механизм хода явления. Эти материалы должны обеспечивать, в частности, и возможность построения математической модели хода явления. Таким образом, в создании математической модели есть два этапа: первый

(теоретическая модель в схеме Варли) рабочая гипотеза на основе собранных фактов оформляется в виде той или иной сложности уравнения; к этого рода моделям принадлежит подавляющее большинство математических моделей. Второй этап — на основе проверки рабочей гипотезы создается рабочая модель, пригодная для практических расчетов в прогностических и эксплуатационных целях. Само собой понятно, что в основе как теоретической, так и рабочей моделей всегда лежит тот или иной комплекс теоретических представлений, и чем ближе эти теоретические представления к действительным закономерностям, действующим в природе, тем правильнее и эффективнее окажется и созданная математическая модель.

Принципы построения математических моделей

Попыток математического моделирования динамики популяций было сделано очень много. Начиная с работ Росса (Ross, 1910) о динамике зараженности малярией, работ В. А. Кевдина (1915), Ф. И. Баранова (1918) и А. Н. Державина (1922) о динамике популяции рыб и кончая современными работами Бевертона и Холта (1957), Риккера (1958), Дои (Doi, 1959), Хемпеля и Зараге (Hempel a. Sahrhage, 1961), Л. И. Иванова (1963), Ларкина и Хаустона (Larkin a. Houston, 1964) и ряда других опубликована большая серия работ, в которых делаются попытки построения математических моделей для расчета будущих изменений численности и биомассы популяции. Обзор моделей, используемых при исследовании динамики популяций рыб, сделан В. В. Меншуткиным (1964б).

Все ныне существующие математические модели динамики популяций в известной степени схематично можно разделить на четыре группы:

1) модели, основанные на отношении пища — потребитель, где рыба выступает в роли потребителя;

2) модели, основанные на отношении хищник — жертва, где рыба выступает в качестве жертвы. В эту же группу моделей включаются модели, где в роли «хищника» выступает промысел;

3) модели, основанные на предположении о закономерном количественном отношении родительского стада и потомства;

4) модели, в которых рассматривается несколько взаимодействующих величин — пополнение, рост и убыль.

По принципу построения математические модели могут быть объединены в две группы: 1) с «непрерывным временем», базирующиеся на дифференциальных уравнениях, и 2) основанные на дискретном времени и строящиеся на основе структурных схем.

Модели с непрерывным временем

Впервые, насколько мне известно, дифференциальные уравнения были применены к анализу динамики популяций Россом (Ross, 1910). Дифференциальное уравнение «борьбы за существование между малярийным плазмодием и человеком», по Россу (стр. 136, 241 и т. д.), имеет следующий вид (мы даем уравнения Росса с обозначениями, принятыми Гаузе, 1933):

$$\left.\begin{aligned} \frac{dz}{dt} &= b'f'z'\,\frac{p-z}{p}\,rz \\ \frac{dz'}{dt} &= b'fz\,\frac{p'-z'}{p'}\,M'z' \end{aligned}\right\}, \qquad (12)$$

где p — общее число людей в районе; p' — число комаров в том же районе; z — число людей, зараженных малярией; z' — число комаров, содержащих плазмодии; fz' — число заразных маляриков; $f'z'$ — число заразных комаров (fz' и $f'z'$ составляют соответственно часть от z и z'); b' — количество укусов в единицу времени; z — скорость выздоровления; M' — смертность комаров; t — время (см. также Гаузе, 1933).

Ряд положений Росса, в первую очередь принятие средней «мгновенной скорости заражения» ($\frac{dz}{dt}$ и $\frac{dz'}{dt}$), вошли и в построения Ф. И. Баранова (1918). В своих построениях Баранов исходил из принципов, принятых в модели В. А. Кевдина (1915).

Ф. И. Баранов принял, что количество молоди не ограничивается величиной нерестового стада, т. е. молоди в водоеме всегда достаточно. Величина пополнения определяется количеством кормов, которое в водоеме постоянно и меняется только в результате воздействия кормящегося стада рыбы. Неселективный промысел сам по себе может менять возрастную структуру облавливаемой популяции. Согласно Баранову, по изменению возрастного состава можно непосредственно судить об интенсивности смертности, а поскольку естественная смертность принимается за постоянную величину, то все изменения могут быть отнесены к действию вылова. В итоге своих исследований воблы Баранов (1925) выводит следующую математическую зависимость:

$$\left.\begin{aligned} B_1 + yb_1 &= B \\ B_2 + yb_2 &= B \end{aligned}\right\} \qquad (13)$$

где B_1, B_2 — «основной запас; b_1, b_2 — вылов; B — естественный запас; y — коэффициент.

Имея данные об уловах за ряд лет и пользуясь приведенными уравнениями, Баранов пытается вычислить коэффициент y, который он принимает постоянным, что, однако, не соответствует действительному положению дел. Баранов исходит из положения, что уменьшение числа рыб каждой возрастной группы за малый промежуток пропорционально численности этой группы и равно:

$$\frac{dn}{dt} = k_1 n \quad (14) \quad \text{или} \quad \frac{dn}{n} = k_1 dt, \qquad (15)$$

где n — численность любой группы рыб; t — время; k_1 — коэффициент, одинаковый для всех групп. Если известен возрастной состав улова, то численность стада есть сумма отдельных возрастных групп, которая может быть изображена в виде бесконечно убывающей геометрической прогрессии, т. е.

$$N = n_1 + n_1(1-\varphi) + n_1(1-\varphi)^2 + n_1(1-\varphi)^3 + \ldots = \frac{n_1}{\varphi}. \qquad (16)$$

При этом

$$\frac{n_2}{n_1} = \frac{n_3}{n_2} = \frac{n_4}{n_3} = 1 - \varphi,$$

где φ — относительная годичная убыль рыбы, равная $\frac{n_1 - n_2}{n_1}$, т. е. относительная величина убыли принимается как постоянная величина.

В своих представлениях Ф. И. Баранов, кроме точки зрения Кевдина (имя которого Баранов, к сожалению, не упоминал), в значительной мере использовал представления и материалы Петерсена (Petersen, 1895) и Гейнке (Heincke, 1913) по камбале Северного моря.

Ф. И. Баранов (1918) был первым исследователем, использовавшим дифференциальные уравнения для оценки динамики численности рыб.

В дальнейшем дифференциальными уравнениями пользовались для моделирования динамики популяций рыб Бевертон и Хольт (1957), рабочая группа по арктической треске (1959), Гулланд (Gulland, 1962) и многие другие исследователи. В общем виде современная модель динамики популяции, базирующаяся на дифференциальных уравнениях, может быть выражена следующим уравнением (Schaefer a. Beverton, 1963):

$$\frac{1}{P} \cdot \frac{dP}{dF} = r(P) + g(P) - M(P) - F(x) + \eta, \qquad (17)$$

где P — биомасса промысловой части популяции; r — интенсивность пополнения; g — темп роста; M — интенсивность естественной смертности; F — интенсивность промысловой смертности; x — промысловое усилие; η — показатель изменений популяции в зависимости от внешних условий вне связи с величиной популяции и интенсивностью рыболовства.

Большинство изменений, внесенных в последнее время в эту схему, не носит принципиального характера, а связано с фактическими сведениями и спецификой рыболовства. Так, модель Бевертона и Хольта (1957) основана на результатах промысла донных рыб, а модель Шефера (1954) — на данных пелагического рыболовства. Принципиальной же разницы в них нет. (Подробнее о моделях этого типа см. Schaefer a. Beverton, 1963.) Однако, как правильно отметил В. В. Меншуткин (1964), «биологическая емкость» моделей, использующих дифференциальные уравнения и исходящих из принципа непрерывного времени, значительно меньше, чем структурных моделей, основанных на принципе дискретного времени. Эти модели, видимо, в первую очередь, и должны быть положены в основу при использовании электронных счетных машин.

Модели с дискретным временем

Принцип построения моделей этого типа основан на анализе в первую очередь возрастной структуры популяции, соотношения остатка и пополнения и периодичности нереста. На этом принципе основаны модели А. Н. Державина (1922), Н. Л. Чугуиова (1935), Роллефсена (Rollefsen, 1935), Г. Н. Монастырского (1940, 1952), Т. Ф. Дементьевой (1952 и др.), Г. В. Никольского (1961а, 1963 и др.), Ю. Е. Лапина (1961) и многие другие. Первоначально эти модели использовались непосредственно в прогностических целях; в последнее время сделаны попытки их программирования и использования для расчетов на электронных счетных машин (Меншуткин, 1964, 1964а, 1965). Первую модель этого типа предложил, как известно, А. Н. Державин (1922) для расчета численности куринского стада севрюги. Формула для расчета запаса, основанная на этой модели, имела следующий вид:

$$R_n = (1-x)P_n + (1-x-x_1)P_{n+1} + (1-x-x_1-x_2)P_{n+2} + \\ + \ldots + (1-x-x_1-x_2 \ldots x_{z-1})P_{n+z-1}, \qquad (18)$$

где R_n — запас рыбы к началу года n; z — предельный возраст рыбы; P_n, P_{n+1}, P_{n+2}, — уловы за ряд лет; x — процент сеголеток в улове; x_1 — то же, годовиков; x_2 — то же, двухгодовиков и т. д.

В своем построении Державин исходил из допущения постоянства возрастного состава, что может быть принято при незначительных флюктуациях численности поколений и при стабильной интенсивности рыболовства. В отношении рыб со значительными колебаниями урожайности допущение постоянства возрастного состава оказывается невозможным, и в последующих моделях (Чугуиов, 1935; Монастырский, 1940) при-

нимался уже фактически наблюденный за каждый год возрастной состав. О необходимости такой поправки к его формуле говорил в своей работе и сам Державин. Н. Л. Чугунов (1935) видоизменил формулу, предложенную Державиным, введя поправку на специфичность возрастного состава стада в каждом конкретном году. Таким образом, эта формула стала пригодной и в отношении рыб со значительными колебаниями урожайности по годам. Формула Чугунова имеет следующий вид:

$$\Sigma = (a_3 + b_4 + c_5 + d_6 + \ldots + x_n^d) + (a_4 + b_5 + c_6 + d_7 + \ldots + x_n^{d+1}) + (a_5 + b_6 + c_7 + d_8 + \ldots + x_n^{d+2}) + (a_6 + b_7 + c_8 + d_9 + \ldots + x_n^{d+3}) + \ldots x_n^{d+z}, \quad (19)$$

где Σ — промысловый запас;

a_3, b_4 c_5 x_n^d и т. д.— количество рыб разных возрастных групп.

Обнаружение на чешуе и отолитах рыб нерестовых отметок позволило в математических моделях нерестовой популяции отчленить остаток от пополнения. Это впервые сделали Роллефсен (1935, 1939) в отношении трески и Г. Н. Монастырский (1940) в отношении воблы. Формула, принятая Монастырским применительно к вобле, имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} a_2 + a_3 + a_4 + a_5 &= Sa \\ b_3 + b_4 + b_5 + b_6 + b_7 &= Sb \\ c_4 + c_5 + c_6 + c_7 &= Sc \end{aligned}$$

$$a_2 + S(ab)_3 + S(abc)_4 + S(abc)_5 + S(bc)_6 + S(bc)_7 = Sa + Sb + Sc, \quad (20)$$

где a_2—a_5 — возрастной состав пополнения; b_3—b_7 — возрастной состав повторно нерестующих рыб; c_4—c_7 — возрастной состав особей, пропустивших один нерестовый сезон.

Мы не будем останавливаться на рассмотрении многочисленных структурных математических моделей, использованных как отечественными, так и зарубежными исследователями. Хороший обзор их дан в работах С. В. Аверинцева (1948) и Г. Н. Монастырского (1940, 1952). Несомненно, что анализ возрастного состава нерестовой популяции останется и впредь одним из важных показателей, по которому наряду с другими показателями можно судить о состоянии стада промысловой рыбы.

Изложенный принцип построения моделей был использован Ю. Е. Лапиным (1961) и мною. В виде блок-схемы предложенная мною модель может быть представлена в следующем виде (рис. 103).

Математическая интерпретация этой модели [1]— аналитическое выражение алгоритма перехода от одного состояния к другому — может быть выражена следующим образом:

$$N_K^T = N_{K-1}^{T-1}(1 - F_T) + V_K R_T \Sigma_{K=3}^{6} N_K^{T-1}(1 - F_T), \quad (21)$$

где N_K^T — численность возрастной группы в возрасте K в момент времени T; F_T — вылов (или общая смертность); R_T — пополнение; V_K— возрастная структура пополнения.

Следующий этап в разработке математических моделей с дискретным временем — это включение в них элемента саморегулирования, т. е. обратной связи стадо — пополнение. Если в моделях Ю. Е. Лапина (1961) и моих (Никольский, 1960, 1961, 1963) пополнение обусловлено только внешними причинами, не зависимыми от численности стада, то в последней модели (см. стр. 142—144) (Меншуткин, 1965) уже в неко-

[1] Аналитическое выражение алгоритма этой модели любезно предложено мне В. В. Меншуткиным.

торой степени введен элемент саморегулирования. Учтено также запаздывание реакции пополнения на изменения, происходящие в стаде в связи с возрастом полового созревания. От предыдущей блок-схемы блок-схема этой модели отличается «подвижностью» возрастного состава пополнения. Основные же различия связаны с сопряженностью стада и пополнения.

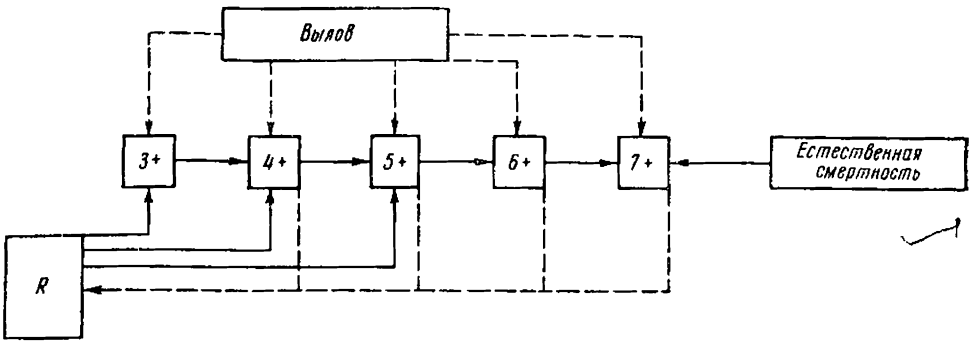


Рис. 103. Блок-схема модели динамики популяций (по Никольскому, 1963)

Конечно, все эти модели еще очень примитивны. Однако их программирование и изучение на электронно-счетных машинах, проведенное В. В. Меншуткиным (1964), показывает, что широкое использование электронных счетных машин в популяционных исследованиях и в организации рыбного хозяйства — дело ближайшего будущего.

Программирование и исследование на электронно-счетных машинах предложенных нами моделей, несмотря на их примитивность, есть необходимый этап в разработке методики использования электронных счетных машин в популяционном анализе.

Полученные результаты исследования этих моделей на электронных счетных машинах могут быть перенесены на конкретные популяции рыб лишь в той степени, в какой конкретные свойства популяции отражены в исследованных моделях (Меншуткин, 1964, 1965). Однако проведенный анализ позволяет отработать как методику моделирования, так и формы реализации моделей для получения необходимых практических результатов. Практически «емкость» электронных машин значительно больше того количества и ассортимента материала, который могут дать для переработки биологи. Несомненно, что структурные модели с дискретным временем, являющиеся значительно более емкими в отношении биологического материала, имеют большие преимущества для использования электронных счетных машин перед моделями первого типа.

Биологические основы построения математических моделей

Первая попытка моделирования процесса динамики стада рыбы и построения модели рационального рыболовства была осуществлена в 1915 г. экономистом В. А. Кевдиным (1915). Кевдин исходил из следующих положений. Он принимал, что в необлавливаемом водоеме существует подвижное равновесие между рыбными ресурсами и кормовой базой (которую он ошибочно именовал планктоном) и что величина кормовой базы и рыбных ресурсов в необлавливаемом водоеме суть относительно постоянные величины, т. е., по Кевдину, $П = кР$, где $П$ — производительная мощность кормовой базы, а $Р$ — рыбные ресурсы.

При изъятии человеком части рыбных ресурсов освобождается кормовая база (обозначаемая Кевдиным буквой C), производительная мощность которой позволяет получить дополнительный полезный прирост рыб (A). При рациональном рыбном хозяйстве улов ($У$) должен соответствовать полезному приросту, а полезный прирост соответствовать производительной мощи кормовой базы. Таким образом, при рациональном рыбном хозяйстве, по Кевдину, $A=C$ и $C=У$

В основу как этой, так и большинства других моделей кладется анализ взаимоотношений пищи и потребителя или хищника и жертвы.

Исходя из представления о постоянном перенаселении водоемов молодью или о решающем значении не зависящей от качества и количества молоди гибели на ранних этапах онтогенеза, закономерную связь родительского стада и пополнения обычно отрицают. Если же и признается прямая связь родительского стада и потомства, подчиняющаяся уравнению $R=f(St)$, то эта связь характеризуется постоянной величиной.

В первых моделях (Кевдин, Бараиов и многие другие) принималось, что кормовая база изменяется только под влиянием выедания рыбами и что между кормовой базой и стадом рыбы существует прямая количественная связь. Первой моделью, основанной на прямой количественной связи пища — потребитель, был предложенный Альмом (Alm, 1924) F/B коэффициент (Benthos fisherei production coefficient). Из моделей последнего времени к этой группе надо отнести построения Г К. Ижевского (1961), основанные на связи обеспеченности пищей и численности, и Л. Е. Антонова (1962, 1962а) о связи режима сезона нагула и численности стада промысловой рыбы.

Вторая, пожалуй, наиболее многочисленная группа математических моделей динамики популяций основана на анализе связи хищник — жертва, включая в понятие хищника и вылов. При этом в большинстве случаев естественная смертность принималась за постоянную величину.

Таким образом, большинство моделей было основано на представлении о стабильности кормовой базы, о стабильности пополнения, т. е. неограниченности числа мальков, из которых выживает лишь столько, сколько могут использовать корм, остающийся от погибающих в результате вылова рыб старших поколений. И, наконец, принималась стабильность величины естественной смертности. Единственной переменной оказывался вылов. На этом принципе в той или иной степени основаны и модель Росса (1910), и модель Ф. И. Бараиова (1918), и модель Лотка — Вольтерра (Lotka, Volterra, 1925; 1926) и ее модификации Г Ф. Гаузе (1933), А. Н. Колмогоровым (Kolmogoroff, 1936), Грэмом (1939), М. Шефером (1957), Дои (1959, 1962) и многими другими. При этом принималось, что взаимосвязь хищника и жертвы осуществляется по линии отрицательной обратной связи (Малиновский, 1960)

$$A \underset{\pm}{\overset{-}{\rightleftarrows}} Б, \qquad (22)$$

где A — хищник, а $Б$ — жертва, т. е. жертва улучшает условия жизни хищника, а хищник угнетает жертву, т. е. имеется действие по приведенной схеме (22). Такого рода связь при запаздывании реакции хищника путем увеличения его численности при увеличении численности жертвы приводит, по мнению А. Н. Колмогорова (1936), к возникновению регулярных незатухающих колебаний как численности жертвы, так и численности хищника.

Однако на самом деле характер взаимодействия хищника и жертвы много сложнее, чем это представлялось при конструировании математических моделей, основанных на этой связи. В действительности связь хищника и жертвы так же, как и связь пища — потребитель, где иссле-

дуемая нами рыба выступает уже в роли потребителя, идет не по вышеприведенной схеме (22), а по схеме плюс минус взаимодействие в обеих сторонах связи (23):

$$A \underset{\pm}{\overset{+}{\rightleftarrows}} Б. \qquad (23)$$

Хищник, поедая жертву и сокращая ее численность (действие минус), в то же время создает более благоприятные условия жизни и ускоряет темп воспроизводства оставшейся части жертвы, разряжая ее стадо (действие плюс). В свою очередь, жертва, обеспечивая увеличение численности хищника (действие плюс), при сокращении ее численности затормаживает темп воспроизводства хищника, вследствие чего сокращается численность последнего, а в случае рыболовства — снижается его доходность.

Кроме того, необходимо иметь в виду, что усиление воздействия хищников сказывается на жертве с некоторым запозданием, которое бывает меньше в отрицательном случае (непосредственном выедании) и больше в положительном случае, путем увеличения темпа воспроизводства. То же имеет место и в отношении хищника. При этом запаздывание изменения темпа воспроизводства у жертвы — рыб, как правило, с более коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью — оказывается меньшим, чем у хищника — видов с более длительным жизненным циклом и бо́льшим возрастом наступления половой зрелости. Это не учитывалось при конструировании математических моделей, основанных на схеме Лотка — Вольтерра. Наряду с некоторыми другими ошибками это и привело к неудаче при использовании таких моделей для работы на электронно-счетных машинах. Надо также иметь в виду, что двучленная замкнутая система (23), т. е. продуцент⇄консумент первого порядка, в природе встречается исключительно редко. В отношении же промысловых рыб мы, как правило, имеем дело с трехчленными пищевыми цепями (24), так называемым триотрофом, по терминологии Б. П. Мантейфеля (1961), где средний член связан прямыми приспособительными связями с крайними. Обычно же число членов в пищевой цепи, в которой участвует промысловый вид, оказывается еще бо́льшим

$$A \underset{\pm}{\overset{+}{\rightleftarrows}} Б \underset{\pm}{\overset{+}{\rightleftarrows}} В. \qquad (24)$$

Эти взаимозависимые, минимум трехчленные цепи, состоящие из взаимосвязанных двучленов, не представляют собой полностью замкнутой системы. Они находятся во взаимодействии со многими различными внешними факторами. Сложность пищевых отношений рыб хорошо показана исследованиями Е. В. Боруцкого (1960), Н. С. Гаевской (1955), Г. С. Карзинкина (1952), Б. П. Мантейфеля (1961) и др. Эта сложная система взаимосвязей далеко не всегда может быть выражена прямыми количественными отношениями. Естественно, что в системе пищевых отношений могут иметь место и воздействия тех факторов или градиентов факторов, к которым виды, слагающие систему триотрофа, не приспособлены, например сильные штормы, заморы и т. п., создающие нарушения, «помехи» в системах пищевых взаимосвязей. Значение «помех» в системах взаимосвязей потребитель⇆потребляемое, как правило, возрастает в направлении от биологического центра ареала вида к его краю.

Эти сложные отношения, возникающие на почве питания, на практике приводят к тому, что обычно об обеспеченности пищей популяции как мирной, так и хищной рыбы, т. е. о динамике триотрофа, значительно точнее удается судить не по изменению кормовой базы, а по изменению биологических показателей кормящейся популяции. Изменения же кормовой базы могут служить лишь дополнительным показателем для суж-

дения об изменениях обеспеченности популяции пищей. Из этого, конечно, не следует, что в качестве одного из исходных материалов не должны использоваться данные о динамике кормовой базы. Сбор таких данных необходим, но только это должны быть данные, действительно характеризующие кормовую базу, а не осредненные биомассы смеси из кормовых и не потребляемых рыбами в пищу организмов.

Наконец, четвертая группа моделей, куда может быть отнесена, например, модель Рессела (Russel, 1942), выделяется нами в известной степени условно, так как хотя в формуле, определяющей динамику популяции, фигурирует несколько величин, но, как правило, все, кроме одной, системы связей принимаются постоянными и анализируется лишь одна пара взаимозависимых переменных.

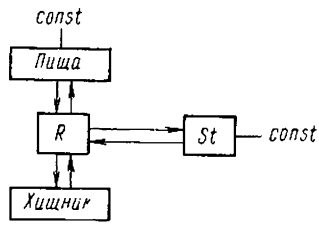


Рис. 104. Схема взаимоотношений родителей — потомства и пищевых связей в триотрофе при наличии одного переменного

R — пополнение; *St* — родительское стадо

Таким образом, до последнего времени при моделировании динамики популяций рыб исследователи обычно исходили из схемы, показанной на рис. 104, т. е. все отношения принимались постоянными, кроме отношения хищник — жертва.

Однако многие исследователи отдавали себе отчет в том, что убыль и пополнение — это взаимосвязанные процессы, это как бы система взаимозависимых переменных, находящихся и под воздействием ряда внешних случайных факторов. Как правильно отметили Хемпель и Зараге (Hempel a. Sahrhage, 1961), наличие нескольких взаимосвязанных переменных «мешало» исследователям в конструировании математических моделей, вследствие чего «для удобства работы» принималась стабильность всех взаимосвязанных членов, кроме одного. Это упрощало моделирование, но приводило к ошибочным результатам. Не случайно поэтому в последние годы раздается все больше голосов в пользу того, что для получения представления об изменениях, происходящих в популяции, легче всего можно базироваться на тех ее признаках, которые обеспечивают ее самонастройку на определенный режим существования. Эти высказывания основываются на представлении, что популяция рыб, как и других организмов, представляет собой саморегулирующуюся систему, самонастраивающуюся на определенный режим при помощи комплекса приспособлений, направленных на обеспечение определенной сбалансированности пополнения и убыли. Механизм этой регуляции осуществляется через изменение обеспеченности пищей — хода обмена — и связанных с нею качественно-количественных свойств популяции: плодовитости, качества половых продуктов, роста, темпа созревания, жирности, изменчивости признаков и свойств и др. Родительское стадо как бы настраивается при помощи своих регуляторных приспособлений на определенную интенсивность воспроизводства применительно к определенным условиям жизни. Естественно, возможности этой «настройки» не безграничны. Темп роста, время полового созревания и другие свойства, связанные с воспроизводством, у особей разных видов рыб могут ме-

няться в разной степени и далеко не безгранично. Улучшение обеспеченности пищей может оказать не безграничное влияние на изменение темпа роста. Известно много примеров (Никольский, 1953б; Крыхтин и Смирнов, 1962; Матисен, 1962), когда регуляторные механизмы популяции нарушались.

Здесь мы рассматриваем лишь те случаи, когда регуляторные механизмы у популяции работают нормально. Эти представления о популяции как о самонастраивающейся системе в последнее время развиваются очень многими отечественными и зарубежными исследователями. Делаются попытки на основании анализа изменения регуляторных механизмов выявить направление и величину изменений ее численности (Никольский, 1950, и др.; Beverton, 1953; Le Cren, 1962, и др.; Шефер, 1957) [1].

Становится все яснее, что моделирование динамики популяций, исходя из принципа «одного переменного», не может дать положительных практических результатов.

Схематически систему связей, определяющих ход процесса динамики популяции, мне кажется возможным изобразить в следующем виде (рис. 105).

Конечно, это грубая схема; в частности как пополнение, так и нерестовое стадо представляют собою систему взаимовлияющих друг на друга поколений, т.е. $R = R_1 \rightleftarrows R_2 \rightleftarrows R_3 \rightleftarrows R_4$, так же, как и $St = St_3 \rightleftarrows St_4 \rightleftarrows St_5 \rightleftarrows St_6$ и т. д. При этом характер взаимодействия как разных поколений в пополнении, так и разных поколений в нерестовом стаде будет различным. Характер взаимодействия будет определяться как численностью и физиологическим состоянием особей в поколениях, так и теми условиями, в которых они существуют.

Нас интересует в первую очередь определение величины стада и пополнения. Следовательно, нам необходимо создать систему уравнений, отражающих намеченную схему взаимозависимостей.

Математическое моделирование отношений хищник — жертва и потребитель — потребляемое, т. е. так называемого триотрофа, если не допускать чрезмерного упрощения, как это ранее делалось,— очень сложно. Оно требует учета сложнейшей системы отношений хищника и жертвы, включающих способы защиты, наличие убежищ и другие формы доступности и т. д. Если в эксперименте иногда удается промоделировать отдельные звенья этой системы отношений (см. Ивлев, 1955), то в природной обстановке сделать это с необходимой для практики точностью, как правило, оказывается невозможным. Поэтому, несомненно, гораздо легче и надежнее оценивать взаимосвязи с пищей и хищниками, т. е. процессы, происходящие в триотрофе, по изменениям биологических показателей как родительского стада, так и пополнения, по изменению тех приспособительных механизмов, которыми популяция реагирует на изменение обеспеченности пищей. Путем анализа изменений биологических показателей популяции удается уловить несравненно более тонкие изменения в условиях ее существования, чем путем непосредственного анализа динамики этих условий. Я хочу быть понятым верно. Я не отрицаю необходимости осуществлять анализ динамики условий жизни популяции, но более надежным критерием изменения условий часто является анализ изменения самой популяции (т. е. по результирующей), чем этих условий, которые обычно воздействуют на популяцию не изолированно, а в сложной и трудно учитываемой взаимосвязи с многими другими условиями.

Важнейшей системой связей, определяющей динамику популяции, является связь стада и пополнения. Эта связь значительно сложнее пря-

[1] Обзор регуляторных механизмов у популяций рыб см. у Никольского, 1960

мой количественной связи. Во многих случаях так же, как и во взаимоотношениях хищника и жертвы, потребителя и пищи, не удается наблюдать однозначной количественной зависимости между численностью стада и пополнением, но это, конечно, отнюдь не значит, что пополнение не находится с родительским стадом во взаимной связи. Родительское стадо условиями жизни как бы настраивается на воспроизводство определенного количества потомства определенного качественного состава. Естественно, поскольку эта «настройка» осуществляется автоматически, то

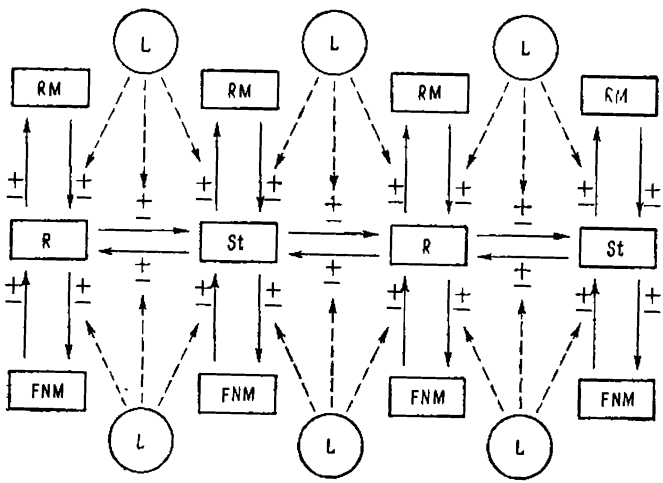


Рис. 105. Схема системы связей, определяющих ход процесса динамики популяции

R — пополнение; *St* — стадо; *RM* —обеспеченность пищей; *FNM* —смертность, как промысловая, так и от естественных причин; *L* — случайные, часто летальные, изменения среды

«заданное» в результате изменения условий жизни и в первую очередь изменений в системе триотрофа не всегда приводит к ожидаемому. Таким образом, нам представляется, что в основу математического моделирования динамики популяций должно быть положено выражение

$$R = f(St), \tag{25}$$

объединяющее систему уравнений, раскрывающих эту взаимозависимость на ее отдельных этапах. Может быть, правильнее оценивать эту зависимость не как функциональную, подчиняющуюся вышеприведенной формуле, а как корреляционную (см. Опарин, 1958), выражаемую зависимостью

$$R = \sigma_r(St). \tag{26}$$

Эта формула исходит из наличия не только основной связи, как в первой формуле, а и дополнительных взаимозависимостей. Однако это не означает, что в данном случае имеется односторонняя случайная связь.

Это уравнение тоже отражает приспособительную взаимосвязь родительского стада и потомства, но с включением и внешних случайных причин и изменений в системе триотрофа.

По качественным и количественным показателям родительского стада можно с достаточной точностью предсказать численность и жизнестойкость поколения. Сведения для количественной характеристики перестового стада, поскольку они входили в качестве исходных показателей для прогноза биостатистическими методами, накоплены нашей

наукой в большом объеме, и методика их получения разработана в общем удовлетворительно. Необходимы только бо́льшая стандартизация их сбора и обработки и сбор из года в год по определенной программе. Столь же важно упорядочить рыболовную статистику и в первую очередь статистику уловов на рыболовное усилие.

Значительно хуже обстоит дело со сбором данных для качественной характеристики нерестового стада и его половых продуктов. Мы еще очень плохо знаем характер связи качества половых продуктов с возрастом производителей при разной обеспеченности пищей. Особенно плохо изучены закономерности динамики качества молок и их влияние на качество потомства. На разработку методики получения качественной характеристики родительского стада и его половых продуктов необходимо обратить самое серьезное внимание. Отсутствие этих данных может сильно затормозить внедрение в жизнь прогнозирования урожая с использованием счетно-решающих устройств.

Нас, естественно, интересует не только численность потомства, дожившего до жизнестойкой стадии, но и ход формирования пополнения нерестового стада. Основными показателями, позволяющими характеризовать этот процесс, несомненно, являются темп роста и изменчивость размерного состава одновозрастных группировок. Г. Д. Поляков (1962) наглядно показал, какое огромное влияние на процесс роста рыб в данном поколении могут оказывать рыбы смежных с исследуемым поколений. Этот момент, несомненно, необходимо учитывать при прогнозировании величины и структуры пополнения нерестового стада.

Важнейшее значение в формировании пополнения, его численности и структуры имеет рост рыб. И, конечно, в математической модели динамики популяции должны отражаться и закономерности роста (Russel, 1942; Beverton a. Holt, 1957; Gulland, 1962, и др.)

Анализируя закономерности роста, нельзя также забывать, что имеется не только связь рост — возраст созревания, но и предельный возраст.

При построении математических моделей особое внимание следует обратить на правильную интерпретацию закономерностей формирования возрастной структуры нерестовой популяции. Как известно, возрастная структура популяции есть результат взаимодействия процессов пополнения, роста и убыли (Никольский, 1961 Лапин, 1961). Ее нельзя рассматривать лишь как прямую функцию интенсивности смертности. В трактовке причин изменений возрастного состава и по настоящее время допускаются серьезные ошибки.

Для построения математической модели и прогнозирования структуры нерестовой популяции крайне важно знать также периодичность нереста у повторно нерестующих особей. Г. Н. Монастырский (1940) безусловно был прав, когда в свою модель структуры стада воблы включил и рыб, пропустивших один нерестовый сезон. У многих рыб, например проходных, пропуск нерестового сезона, а иногда и нескольких сезонов — это закономерное явление. У этих рыб вообще не бывает особей, нерестующих каждый год подряд. Периодичность нереста меняется в связи с изменениями обеспеченности пищей, причем у рыб разного возраста это происходит по-разному.

Характер периодичности нереста специфичен для разных видов и разных популяций одного и того же вида. По биологическим показателям (упитанность, жирность, прирост длины) популяции можно бывает судить о том, какой процент повторнонерестующих рыб будет размножаться в следующем году.

При формировании исходной численности пополнения, естественно, приходится учитывать и те случайные причины, которые иногда, особенно в крайних условиях существования вида, могут очень сильно на-

рушать формирование пополнения (Ricker, 1954; Gulland, 1962; Yoshichara, 1961) Я имею в виду такие, например, явления, как промерзание нерестилищ у дальневосточных лососей, особенно у летней кеты, или падение уровня рек, вызывающее обсыхание икры многих фитофильных рыб, или штормы, вызывающие массовую гибель икры, а иногда и личинок пелагофильных рыб. Я имею в виду здесь те внешние воздействия, которые оказывают влияние на численность пополнения в первую очередь непосредственно и лишь косвенно влияют через систему триотрофа. Включение этих случайных воздействий в схему формирования прогноза урожая может быть осуществлено лишь при посредстве гидрометеорологического прогноза и далеко не всегда возможно. Часто, но далеко не всегда эти влияния приходится учитывать постфактум и вводить в виде соответствующих дополнительных поправок.

Для промышленности важен прогноз не только численности пополнения, но и его полового состава. Несомненно, что в отношении большинства видов, у которых установлена связь между численностью и половым составом популяции, по численности родительского стада и ходу нереста удается прогнозировать и половую структуру популяции (Макеева и Никольский, 1965).

Таким образом, схема прогноза рисуется мне в следующем виде. Основная зависимость, выраженная отношением $R=\sigma_r(St)$, позволяет, с учетом поправок на случайные причины — «помехи в каналах обратной связи»,— по качественным и количественным показателям нерестового стада определить исходную величину пополнения. При этом надо иметь в виду, что мы имеем здесь дело с нелинейными корреляциями. Возможно, в какой-то степени для их анализа может быть использован и метод корреляционных плеяд (Терентьев, 1960) На основе данных о росте, его изменчивости, данных о взаимовлиянии смежных поколений и смертности возможно прогнозирование величины и структуры пополнения нерестового стада (как пополнения нерестового стада в данном году, формирующегося из созревающих рыб разных годов рождения, так и структуры пополнения, сформировавшегося из рыб данного года рождения и вступающего в нерестовое стадо в течение последовательного ряда лет).

Я специально не останавливаюсь здесь на рассмотрении математической интерпретации и методов определения общей смертности. Нельзя не согласиться с Голландом (1962, стр. 211—212), что это весьма сложный комплексный вопрос. Необходимо только отметить, что смертность, которая включается в систему триотрофа, может быть во многих случаях оценена и при помощи анализа изменений, происходящих в регуляторных механизмах популяции. Надо также напомнить, что определение общей смертности непосредственно по изменению соотношения возрастных групп в популяции, особенно у рыб со значительными флюктуациями пополнения, может привести к огромным ошибкам и едва ли в большинстве случаев может быть практически использовано для составления надежных прогнозов.

Прогноз структуры остатка ведется на основе знания закономерностей динамики его возрастной структуры и периодичности нереста у рыб, находящихся в разном биологическом состоянии.

Очень важная задача, без решения которой нельзя прогнозировать допустимую величину вылова,— это определение величины изъятия, допускаемого нерестовой популяцией. Известно, что у рыб позднозревающих, с большой продолжительностью жизни, у которых пополнение составляет небольшой процент от остатка, изымаемая часть может составлять меньший процент, чем у рыб с коротким жизненным циклом и ранней половой зрелостью. К сожалению, ориентировочное определение этой величины имеется лишь у очень немногих видов рыб (кета, гор-

буша, навага, судак и некоторые другие). В настоящее время неизвестно, как меняется эта допустимая величина изъятия в пределах одной популяции в связи с изменением ее численности и структуры. Необходимо значительно усилить наши исследования в этом направлении. Величину допустимого изъятия можно определить, зная, какая численность и структура нерестовой популяции необходимы для обеспечения воспроизводства нужного пополнения.

Методика определения допустимой величины изъятия, мне думается, в значительной степени с учетом действия регуляторных механизмов, должна базироваться на структурных моделях, предложенных мною в 1960 г. Зная, при каком соотношении величины и структуры пополнения и остатка сохраняется стабильная величина популяции, можно легко определить допустимую величину общей (промысловой+естественной) смертности. Сложным представляется разделение естественной и промысловой смертности. Это очень важная и далеко еще не решенная биологами задача.

Несомненно, что методика определения величины естественной смертности у разных видов рыб будет несколько отличной. В отношении одних видов эта задача будет решаться легче, других — труднее. Но ясно одно: ихтиологам над решением этой задачи надо интенсивно работать.

Модели расчета оптимальных режимов эксплуатации стад рыб

Вторая задача, решение которой связано с использованием электронных счетных машин,— это определение такого режима эксплуатации промыслового стада, при котором удается получить максимум продукции. Это может быть достигнуто путем правильного: 1) подбора возрастного и полового состава уловов, 2) географического размещения промысла, 3) сезонного графика вылова (Никольский, 1958а). Последние два вопроса могут быть успешно решены и без сложных математических расчетов. Что же касается подбора оптимальной возрастной и половой структуры улова, то это требует сложных расчетов и получение необходимых данных может быть значительно упрощено путем математического моделирования и использования счетно-решающих устройств. При промысле, базирующемся на половозрелом стаде, а это обязательное условие для рациональной эксплуатации большинства видов промысловых рыб, задача сводится к определению такой величины, при которой взрослое стадо (St) может дать максимальную величину общей смертности, т. е. требуется найти отношение убыль — стадо при таком режиме, когда обеспечивается максимум величины убыли (в весовом выражении). Этот вопрос не является новым в экологической литературе. Подробный разбор истории математического моделирования режима эксплуатации промысловых организмов недавно сделан Ваттом (Watt, 1962)

В общей форме, видимо, правильно уравнение, предложенное Ваттом (Watt, 1962)

$$\text{Max } G_{t+1} = P_{t+1} - P_{(\min) t+1}, \qquad (27)$$

где G_{t+1} — максимальный улов за какой-то год; P_{t+1} — биомасса популяции; $P_{(\min)t+1}$ — минимальная биомасса популяции, необходимая для воспроизводства следующего максимального улова.

В решении этого уравнения наибольшую, как мне кажется, трудность представляет определение структуры изымаемой и оставляемой частей популяции, обеспечивающих максимальный улов данного и будущих годов. В этом отношении особое значение имеет расчет наиболее продуктивного возрастного состава оставляемой части популяции и возра-

стного состава изымаемой части популяции, при которой обеспечивается максимальная продуктивность, т. е. максимальные уловы наиболее высокого качества. В решении второй части вопроса кое-что уже сделано отечественными исследователями (Бервальд, 1956; Бердичевский, 1964 и др.); что же касается первой части вопроса, то в этом отношении исследований еще крайне мало. Естественно, что для организмов с разной продолжительностью жизни характер расчетных уравнений будет несколько различным. По Ватту (1962), простейшая расшифровка вышеприведенного уравнения выглядит так:

$$\operatorname{Max} P_{B\,(t:t+1)} = B_{t+1}\,(X_1\,X_2\,X_3 \quad X_n) - B_t, \tag{28}$$

где $P_{B(t\ t+1)}$ — продуктивность биомассы за период от t до $t+1$; B_t — биомасса за время t; B_{t+1} $(X_1X_2...X_n)$ — биомасса ко времени $t+1$ как функция количественных переменных $X_1...X_n$, определяющих продуктивность биомассы за период времени от t до $t+1$.

Основная трудность в решении этого, как мне представляется, в общем близкого к истине уравнения — это определение оптимальных величин биомасс отдельных возрастных групп. Кроме того, вызывает сомнение принятие постоянной величины того «гарантийного минимума» популяции, который должен оставаться для обеспечения воспроизводства. Несомненно, что этот «гарантийный минимум» должен меняться как по количеству, так и по структуре в связи с периодическими и непериодическими изменениями условий жизни. Познание закономерностей самонастройки популяции в этом отношении имеет первостепенной важности значение.

В. В. Меншуткин (1964), исследуя построенную мною модель популяции, даже на этой примитивной модели показал полную возможность расчета оптимального режима эксплуатации рыб как с длительным, так и с коротким жизненным циклом. Как видно из приводимой диаграммы (рис. 106), заимствованной мною у В. В. Меншуткина (1964), обращает на себя внимание наличие резко очертанного максимума вылова при интенсивности рыболовства $F=0{,}4$, не совпадающего с максимальными интенсивностями рыболовства. Существование такого максимума наглядно показывает реальность задачи нахождения оптимальных

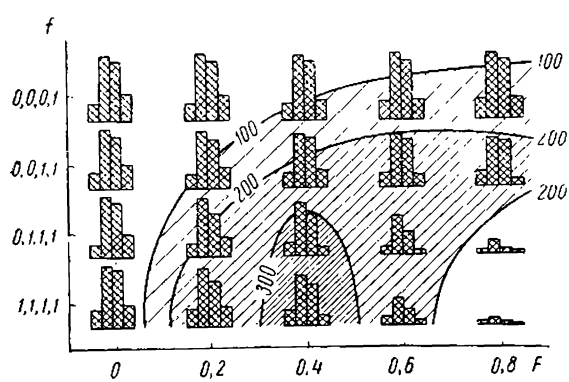


Рис. 106. Изоплетная диаграмма вылова для модели Никольского 1960—1961 гг. с указанием равновесных структур популяции

По оси абсцисс — интенсивность рыболовства (F); по оси ординат — селективность рыболовства в отношении возрастных групп (f); столбиком — возрастная структура популяции. В правом нижнем углу — режимы «перелова»; в левом верхнем углу и по всему ряду селективности (f0.0.0.1) — режимы «недолова». Интенсивная штриховка — максимальный вылов (по Меншуткину, 1964)

режимов рыболовства не только для популяции с длительным жизненным циклом и мало изменяющимся пополнением, но и для популяций рыб с относительно малой продолжительностью жизни и существенной связью между числом производителей и численностью потомства (Мейшуткин, 1964).

Мне представляется, что при расчете структуры изымаемой части стада необходимо учитывать следующие данные:

1) весовой прирост особей на каждом году жизни;

2) убыль от естественных причин у каждой возрастной группы;

3) качество половых продуктов, производимых особями разного возраста;

4) необходимое соотношение полов для наиболее эффективного воспроизводства стада.

В качестве материала для расчетов должна быть принята прогнозированная структура нерестового стада, исходя из которой и следует вести расчет оптимальной возрастной и половой структуры улова. При этом безусловно необходимо принимать во внимание взаимное влияние смежных возрастных групп на особей, слагающих эти смежные поколения (Поляков, 1962).

В итоге должна быть спроектирована такая структура изымаемой части популяции, при изъятии которой из стада обеспечивалось бы получение максимальной величины улова (по весу) и нерестовая популяция сохраняла бы полностью свои воспроизводительные свойства. Естественно, что при этом должны учитываться и величина, и структура будущего пополнения нерестового стада.

Заключение

Таким образом, чтобы иметь возможность использовать электронно-счетные машины при прогнозе возможного улова и для расчета оптимальных режимов эксплуатации стад промысловых рыб, за основу следует принять представление о популяции как самонастраивающейся системе, автоматически обеспечивающей в связи с меняющимися условиями жизни — через ряд ранее нами описанных регуляторных механизмов — изменение темпа и качества воспроизводства пополнения. Основным критерием для суждения об изменении напряженности отношений в системе триотрофа, обеспеченность пищей — стадо — смертность, должно быть изменение биологических показателей стада. Случайные причины массовой гибели могут включаться в прогностическую систему на основе гидрометеорологического прогноза. Эти случайные причины могут иметь большое значение на краю ареала вида. В биологическом же центре ареала вида эти случайные причины обычно не играют сколь-либо существенной роли. Их влияние полностью учитывается отношениями системы триотрофа.

Оценка структуры пополнения должна вестись на основе учета темпа роста рыб и взаимного влияния на рост особей численности смежных поколений. Старое представление о возрастном составе стада как прямой функции интенсивности смертности должно быть коренным образом пересмотрено. Как показано на приведенных в данной работе моделях и как это было рассмотрено нами ранее, структура нерестового стада есть результат взаимодействия трех процессов: пополнения, роста (созревания) и убыли. На основе приведенных нами структурных моделей можно расчислить соотношение величины убыли и пополнения при той или иной возрастной структуре пополнения.

В основу прогноза урожая должны быть положены качественно-количественные взаимоотношения стада и пополнения в условиях системы приспособительных трофических связей (триотрофа), на которые по-

пуляция отвечает своими регуляторными приспособлениями. В расчет оптимального режима эксплуатации должно входить определение оптимальной структуры улова, географической и сезонной дислокации промысла. Расчет структуры изымаемого улова должен основываться на знании как весового прироста рыб разного возраста, так и естественной смертности, а также качества рыб разного возраста как производителей и необходимого для воспроизводства популяции соотношения полов.

Естественно, что при этом должна учитываться видовая специфика объекта промысла. Несомненно, что при налаживании соответствующих биологических исследований ихтиологи сумеют быстро обеспечить широкое применение электронно-счетных устройств в прогностических целях. Это позволит усовершенствовать даваемые прогнозы и высвободить значительное время для дальнейших творческих поисков в направлении более глубокого познания закономерностей динамики популяции рыб. Решать эту задачу следует поэтапно, идя от более простых схем к более совершенным и сложным. Но на всех этапах разработки проблемы мы не имеем права забывать о специфике живого, о том, что мы имеем дело с живыми организмами, с их приспособительными связями со средой.

Изложенное можно резюмировать следующим образом.

1. Математическая модель динамики популяций животных должна строиться на основе знания тех внутренних противоречий, тех ведущих отношений, которые определяют ход явления.

2. Современные математические модели динамики популяций строятся на основе отношения пища — потребитель, хищник — жертва (в этот тип моделей входит и воздействие промысла), взаимосвязи родительского стада и потомства и, наконец, основываются на взаимодействии нескольких переменных.

3. Современные математические модели исходят из принципа непрерывного времени и базируются на дифференциальных уравнениях или исходят из дискретного времени и представляют собой структурные модели.

4. Принятый нами принцип моделирования исходит из закономерной связи родительского стада и потомства, которая осуществляется в системе отношений триотрофа. Случайные связи включаются в модель на основе метеорологического прогноза.

5. Разработка математических моделей должна вестись биологами в тесном содружестве с математиками. Без активного, творческого участия математиков решение этой задачи одним биологам не под силу так же, как не под силу оно и одним математикам без участия биологов.

Глава десятая

Основные методы и биологические принципы прогнозирования возможного вылова

Для успешной работы любой отрасли добывающей и обрабатывающей промышленности необходима стабильная сырьевая база, а если нельзя обеспечить ее стабильность, то хотя бы заблаговременная информация об изменениях, происходящих в величине и качестве сырьевой базы.

Если отрасли промышленности, базирующиеся на неорганическом сырье, как правило, оказываются обеспеченными стабильной сырьевой базой, то отрасли, базирующиеся на самовоспроизводящемся сырье, как правило (за исключением, может быть, лесной промышленности), не имеют стабильной сырьевой базы. Колебания урожайности организмов, являющихся сырьем, из года в год крайне сильно меняют величину сырьевой базы. Даже в сельском хозяйстве, где ведется большая работа по стабилизации урожайности, этого удается добиться полностью в отношении далеко не всех, даже основных культур. Что же касается сырьевой базы рыбной промышленности, то, как хорошо известно, в результате колебаний урожайности поколений в популяциях отдельных промысловых видов их численность и биомасса могут меняться в десятки, а иногда в сотни и тысячи раз. Работы по управлению урожайностью большинства основных промысловых рыб или еще не ведутся, или только начаты.

Ввиду сильной изменчивости сырьевой базы рыбной промышленности по годам для правильного планирования и организации добычи и обработки требуется четко работающая служба прогнозов, дающая близкие к действительности указания об изменениях, происходящих в численности, биомассе и распределении облавливаемых популяций промысловых рыб. К сожалению, в настоящее время служба как долгосрочных (прогнозы численности и биомассы), так и краткосрочных (прогнозы перемещений) прогнозов в рыбной промышленности работает обычно еще далеко не удовлетворительно. Вместе с тем на составление прогнозов ежегодно расходуется много сил и времени как научных, так и технических работников. Несомненно, что одной из важнейших задач, стоящих сейчас перед рыбохозяйственной наукой, является отработка четкой системы работы службы прогнозов сырьевой базы и оценки ее состояния.

Для рыбной промышленности важно решение двух задач: 1) оценка состояния сырьевой базы в данный момент и 2) прогноз изменений численности и биомассы стад облавливаемых рыб на будущее.

Оценка численности и биомассы облавливаемых стад рыб

Оценка величины стад промысловых рыб возможна как в абсолютных, так и в относительных показателях. Оценка абсолютной величины стада рыбы обычно заключается в определении численности или биомассы рыб, находящихся на определенной площади или в данном водоеме в целом. Обычно оценка абсолютной численности осуществляется

отдельно в отношении промысловой части стада или в отношении подрастающего пополнения, так как методики оценки как взрослых рыб, так и молоди сильно различаются.

Метод площадей

Наиболее старым, но до сих пор не потерявшим своего значения методом является так называемый метод площадей. Принцип его заключается в том, что количество добытой на определенной площади рыбы относится ко всей площади водоема или к площади, занятой данным скоплением. В ихтиологию этот метод пришел из планктологии в конце прошлого века. Он впервые был применен Гензеном и Апштейном (1897), которые на основании учета пелагической икры попытались определить общую численность нерестующего стада. Зная количество выметанных икринок в единице объема воды, среднюю плодовитость самки и соотношение полов в нерестовом стаде, они вычислили величину стада нерестящихся в данном районе рыб. Их способ расчета может быть представлен в следующем виде:

$$\frac{N}{n} \cdot s = St, \tag{29}$$

где N — общее число выметанных икринок в обследованном районе; n — средняя плодовитость самки; s — соотношение полов в нерестовом стаде; St — величина нерестового стада. В свою очередь

$$N = \frac{p}{q} \cdot Q, \tag{30}$$

где p — среднее число икринок в улове; q — обловленный объем; Q — общий объем воды в исследованном районе, где проводился учет.

Однако для определения действительно абсолютной численности нерестового стада этим способом требуется учет столь многих поправ. что практически для абсолютного учета этот метод оказывается применимым лишь в редких случаях. Погрешности метода связаны с недоучетом гибели развивающейся икры на разных стадиях, неравномерностью распределения икры в толще воды, недостатками в конструкции орудий лова, отражающимися на их уловистости. Т. С. Расс (1949) правильно указал, что, не зная коэффициента уловистости орудий лова в отношении икринок или, точнее, отношения числа выметанных икринок в единице объема к числу попавшихся в орудие лова, получить данные об абсолютной численности нерестового стада невозможно. Однако для получения относительных показателей по сравнению с предшествующими годами и с другими районами метод оценки относительной численности нерестового стада по количеству икринок в единице объема во время нереста вполне применим и в настоящее время.

Обзор работ о применении метода учета пелагической икры для оценки величины стада сделал недавно Сауидерс Инглиш (Saunders English, 1964). Этот автор считает, что рассматриваемым методом вполне возможно оценивать колебания численности стада рыбы с пелагической икрой, особенно камбал. Были также сделаны попытки оценить численность нерестового стада рыб, откладывающих икру на дно. Так Руннстрем (Rünnstrom, 1941) провел учет икры сельди *Clupea harengus* (L.) при помощи дночерпателя Петерсена у берегов Норвегии. Сопоставляя количество отложенной икры и уловы сельди в период нереста в этом районе, Руннстрем, кроме общей оценки величины нерестового стада, попытался определить и величину промысловой смертности сельди з ве еннюю путину

Стивенсон и Отрем (Stevenson a. Outram, 1953, цит. по Saville, 1964), на основе учета отложенной икры, попытались определить величину нерестового стада и величину промысловой смертности сельди Британской Колумбии. Интересно, что определение величины промысловой смертности этой сельди по возврату помеченных рыб дало за ряд лет близкую величину.

Таким образом, метод учета стада рыбы по отложенной донной икре в ряде случаев также может быть использован.

Принципы оценки численности стада на основании учета на единицу площади с последующей экстраполяцией на весь район, занятый скоплением, нашли широкое применение в дальнейшем. Обзор этих методов дан Г. Н. Монастырским (1940, 1952) и С. В. Аверинцевым (1948).

Для оценки численности объектов тралового рыболовства обычно пользуются следующей формулой:

$$M = \frac{P}{p} \frac{m}{K} K_1, \qquad (31)$$

где P — площадь района, в котором проводится учет; p — площадь, облавливаемая тралом в единицу времени; m — средний улов в единицу времени; K — коэффициент горизонтальной уловистости трала; K_1 — коэффициент вертикальной уловистости.

Для практического применения указанного метода труднее всего оказывается определение коэффициентов K и K_1, которые характеризуются видовой специфичностью и зависят от возраста и биологического состояния рыбы, времени суток, погоды и других моментов. Кроме того, кутцы тралов обладают разной селективностью при разной плотности облавливаемой популяции и при разном режиме работы; этот момент тоже приходится учитывать при оценке численности разных размерных групп рыб в облавливаемом скоплении.

Во многих случаях при оценке абсолютной численности стада методом площадей надежнее пользоваться кошельковыми орудиями лова. Принцип здесь остается тот же, что и при лове тралом, но точность учета многих рыб возрастает, так как при обработке данных лова на небольших глубинах, например в Азовском море (Майский, 1940; Смирнов, 1937), из формулы можно исключить коэффициент вертикальной уловистости, а коэффициент горизонтальной уловистости в отношении многих видов оказывается близким к 100%. Однако последний очень сильно зависит от соответствия величины орудия лова и облавливаемого скопления. Если орудие лова может обметать все скопление, то коэффициент горизонтальной уловистости обычно близок к 100%. Если же орудия лова захватывают лишь часть скопления, то уловистость резко снижается, так как рыба успевает уйти из зоны облова. Естественно, что величина коэффициента уловистости сильно зависит также от состояния рыбы.

Дальнейшим развитием метода площадей применительно к пелагическим рыбам было сочетание обловов тем или иным орудием лова с определением площадей, занимаемых косяками, с самолета (Голенченко, 1950).

Качественный скачок в развитии метода площадей связан с использованием в рыбной промышленности гидролокационных приборов, позволяющих оконтуривать скопления рыб и по интенсивности записи скопления в сочетании с опытными обловами определять — по изменениям густоты концентрации на эхозаписях — абсолютную численность рыб в скоплениях (Юданов, 1960).

В последнее время проведены интересные опыты по оценке абсолютной численности скоплений зимующей сельди путем сочетания эхометрических записей, позволяющих определить границы скопления и относительную величину концентрации рыб в разных местах скопления. и

наблюдений при помощи телевизионной камеры, позволяющей определять число рыб в единице объема воды. Таким образом удается с практически достаточной точностью определить абсолютное количество рыб в скоплении. Опытные ловы служат в этом случае как бы контролем.

Интересный комбинированный способ оценки численности скоплений сельди путем использования гидролокационных приборов, подводного телевидения и обловов разработан С. С. Федоровым, И. Д. Трускановым и И. Г Юдановым (Fedorov, Truskanov a. Yudanov, 1964)

Наконец, в небольших водоемах и изолированных бухтах абсолютный учет рыб возможен путем умерщвления всего рыбного населения теми или иными ядовитыми веществами. В этом отношении особый интерес представляют исследования Е. В. Бурмакина (1961, и др.), позволяющие определить общую биомассу рыбного населения озер различного типа и увязать их рыбопродуктивность с кормовой базой.

Несомненно, что в дальнейшем, с совершенствованием гидролокационной техники и техники подводных наблюдений, оценка методом площадей численности и биомассы стад видов промысловых рыб, образующих скопления и ведущих стайный образ жизни, будет приобретать все большее значение. Для оценки численности рыб, держащихся разреженно, метод площадей, видимо, и в дальнейшем будет иметь меньшее значение.

Методы учета численности движущихся рыб

Преимущественно для учета численности стада проходных и полупроходных рыб существенное значение имеют способы оценки количества рыбы, прошедшей за определенный отрезок времени через поперечное сечение реки. Впервые у нас этот метод оценки численности мигрирующего стада был предложен Ф. И. Барановым (1933, 1960) для учета численности мигрирующей воблы. Для учета пользовались закидным неводом.

Ф. И. Баранов принимает, что общее количество рыбы, прошедшее через облавливаемый участок реки, равно:

$$St = n \quad v \quad Y \quad T \tag{32}$$

где n — число рыб на единицу площади; v — скорость хода рыбы; Y — ширина реки в месте лова; T — время, прошедшее между последовательными заметами.

Однако таким способом лишь в редких случаях удается установить абсолютную численность прошедших рыб. Это связано с неравномерностью распределения движущихся рыб поперек русла, разной уловистостью невода в отношении рыб, встречающихся с неводом в разные фазы притонения. Этот метод более применим для учета относительной численности мигрирующих рыб.

Наиболее широко применяется количественный учет проходных дальневосточных лососей во время их нерестовой миграции. Как известно, таким образом удается в течение ряда лет учитывать численность отдельных локальных стад, заходящих для нереста в определенные реки. Такой многолетний материал накоплен сейчас в отношении ряда стад, например нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и рек Озерной и Паратунки; кеты *O. keta* (Walb.) и горбуши *O. gorbuscha* (Walb.) реки Мы и некоторых других стад. Обычно просчет проводится визуально, путем учета рыбы, периодически пропускаемой через специальные окошки в перегораживающих реку сплошных заграждениях.

На Аляске просчет проходящих к нерестилищам рыб осуществляется путем периодической киносъемки рыб, пересекающих выложенные на дне белые панели, и экстраполяцией просчетов, проведенных за ограниченные промежутки времени, на все сутки (Mathisen, 1962a).

Сделанные путем съемки просчеты затем с использованием соответствующего, определяемого эмпирически переводного коэффициента перечислялись в абсолютное количество рыб, прошедших за определенный промежуток времени данное сечение реки. В 1955 г. в среднем в день снималось 1440 кадров. Разница между данными, полученными путем непосредственного просчета и путем пересчета рыб с кинокадров, оказалась очень небольшой. В 1955 г. она составляла в среднем 1,91%.

В. Р Протасов и Ю. А. Митрохин (1960) сконструировали прибор, позволяющий просчитывать количество и измерять длину рыб, прохо-

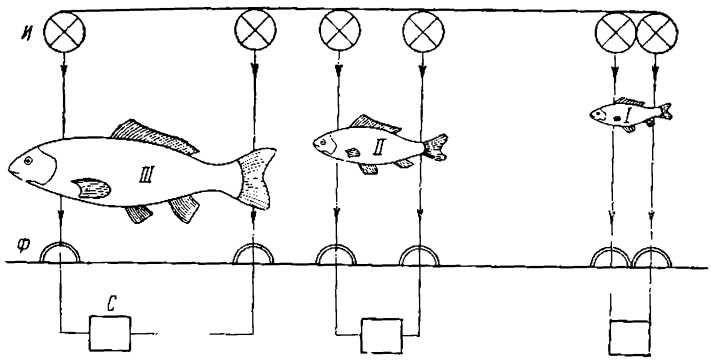


Рис. 107. Схема размещения фотоэлементов и источников света, позволяющая регистрировать рыб (по размерам Протасову и Митрохину, 1960)

Ф — фотоэлементы; *И* — источники света; *С* — счетчики: *III* — учитываемые размерные группы

дящих через определенный участок. Как видно на схеме (рис. 107), рыбы, проходящие через определенный отсек, прерывают свет; тем самым отмечаются как длина рыбы, так и число рыб, прошедших через определенное отверстие. Недостаток метода заключается в том, что он не позволяет учитывать видовую специфику проходящих рыб; кроме того, в некоторых случаях может иметь место слияние двух проходящих непосредственно одна за другой рыб. Несомненно, что в дальнейшем для количественного учета мигрирующих рыб автоматика будет использоваться значительно шире. Основная сложность заключается в обеспечении раздельного учета при совместной миграции нескольких видов (Протасов и Неймарк, 1964).

Так же, как учет рыб при нерестовой миграции, в ряде случаев оказывается возможным и учет скатывающейся молоди проходных рыб, особенно молоди лососей. Правда, лишь редко, например на некоторых нерестовых ключах Камчатки, удается осуществить абсолютный учет всей скатывающейся молоди. Обычно же учет покатной молоди ловушками дает лишь относительные величины.

Учет численности стада путем мечения

Определение абсолютной численности стада рыбы, как и любого другого промыслового вида, при помощи мечения основано на допущении, что число помеченных рыб так относится к числу пойманных рыб с метками, как количество добытых промыслом рыб относится ко всему количеству рыб промыслового размера в водоеме, т. е. имеет место следующее соотношение:

$$\frac{St}{C} = \frac{T}{c}, \qquad (33)$$

где St — промысловое стадо; C — величина вылова; T — число поме ченных рыб; c — число пойманных рыб с метками.

Однако практически, пользуясь этим соотношением, получить до стоверные данные удается весьма редко; это оказывается возможны в отношении главным образом рыб с относительно длинным жизнен ным циклом и хорошо переносящих мечение (атлантический лосос треска, лещ и др.).

Основные ошибки, связанные с применением этого метода, объяс няются недоучетом поведения помеченных рыб, которые распределя ются неравномерно среди остальных рыб стада. Часто поведение ры с метками резко отличается от поведения непомеченных рыб (Держа вин, 1922; Кузьмин-Караваев, 1939; Ricker, 1958, и др.). Процент поте рянных меток рыбами, помеченными в разном биологическом состоя нии, оказывается далеко не одинаковым, а это, естественно, влияет на результаты определения величины стада рыбы (Фортунатова и Чугу нова, 1960). Неверный результат может получаться и потому, что смертность меченых рыб оказывается иной, чем непомеченных (Par ker, Black a. Larkin, 1963) Довольно обычно ошибки в сторону зани жения процента вылова получаются оттого, что в приведенной выш формуле учитывается мечение только рыб нерестовой популяции дан ного года, а в величину улова включается как остаток (от которого надо вести расчет), так и пополнение, которое мечению не подверга лось.

В настоящее время метод мечения, как мне представляется, едва ли может иметь большое значение для оценки абсолютной численно сти стада. Его роль в анализе динамики популяций рыб сводится глав ным образом к определению некоторых показателей, в первую очеред таких, как смертность и выживание. Подробнее этот вопрос рассмат ривается в работах С. В. Аверинцева (1948), Г Н. Монастырского (1952), Риккера (1958, и др.).

Оценка абсолютной численности стада рыбы по интенсивности выедания кормов

В некоторых случаях определить поголовье стада рыбы оказывает ся возможным по интенсивности выедания ею кормов. Это определение правда, относится обычно не к локальному стаду в целом, а его отдель ным группировкам (Лебедев, 1955) Расчет осуществляется по следую щей формуле:

$$N = \frac{R}{r} \qquad (34$$

где N — число кормящихся рыб; R — общее количество корма, потреб ляемого всем стадом в единицу времени (рацион всего стада, учиты ваемый по непосредственным определениям динамики кормовой базы) r — рацион одной рыбы.

Пользуясь этой методикой, часто удается примерно оценить вели чину кормящегося стада рыбы. Сложнее обстоит дело, когда на корм вом пятне кормятся особи двух или более видов рыб. Тогда приходится путем ловов установить относительную численность каждого вида; зная средний рацион особи каждого вида, можно определить их численность исходя из того же принципа, который заложен в приведенной выш формуле. В отношении рыб-бентофагов этот метод оказывается более применимым, чем в отношении рыб-планктофагов.

Методы оценки относительной численности стада

Учет на основе анализа общих уловов и уловов на рыболовное усилие

После того как промысел достигнет определенной интенсивности, колебания уловов обычно отражают изменения численности промыслового стада. Следовательно, при более или менее стабильной интенсивности рыболовства по колебаниям уловов можно судить о колебаниях численности стада рыбы.

Колебания общего вылова обычно могут служить довольно надежным критерием изменения численности стада. Сказанное относится к годовым уловам. Изменения уловов за более короткие промежутки времени часто могут отражать не столько изменения в численности и биомассе стада, сколько сдвиги в ходе годового цикла рыбы в связи с режимом данного года. Поскольку промысел обычно бывает приурочен к определенным фазам годового цикла (миграции, нерест, нагул и др.), то сдвиги этих сезонных явлений могут сильно отражаться на величине уловов за тот или иной отрезок времени.

Естественно, что оценка изменений численности и биомассы стада по колебаниям общих уловов требует учета и технико-экономических сторон рыболовства. Совершенствование техники рыболовства, естественно, приводит к относительному увеличению вылова.

Большое значение имеют и экономические причины: наличие спроса, себестоимость добычи и обработки рыбы, наличие рабочей силы и т. д. Все это, естественно, отражается на величине уловов.

Таким образом, колебания уловов обычно четко отражают изменения численности и биомассы стада рыбы при неизменной интенсивности рыболовства. Однако, поскольку практически интенсивность рыболовства лишь очень редко остается стабильной, ее изменения приходится учитывать при анализе колебаний уловов.

Анализ общих уловов позволяет проследить как общую тенденцию изменения биомассы стада, так — при наличии раздельного учета рыб разного размера — и динамику примерного соотношения взрослого стада и пополнения. На основе анализа общих уловов удается выявить многолетние колебания величины стада и степень влияния рыболовства. Однако для того, чтобы статистику уловов можно было использовать для анализа динамики стада промысловых рыб, необходима хорошо налаженная промысловая статистика. Хорошо налаженная статистика уловов — это показатель культуры рыболовства. Очень важно, чтобы группировка статистических данных соответствовала естественным внутривидовым группировкам промысловых рыб (например, летняя и осенняя кета, ивановская и егорьевская беломорская сельди и т. п.) и чтобы на основе анализа статистики уловов можно было выявить динамику уловов отдельных локальных стад.

Основным показателем, наиболее широко используемым как для оценки состояния стада, так и при составлении прогнозов колебаний численности и биомассы промысловых рыб, является улов на рыболовное усилие. Под уловом на рыболовное усилие понимается величина улова тем или иным орудием лова или кораблем за единицу времени. Характер применяемого показателя улова на рыболовное усилие зависит от специфики промышляемой рыбы и от применяемых орудий рыболовства.

Наименее надежным, очень сильно зависящим от ряда привходящих обстоятельств является улов на выгрузку, или, что то же самое, улов на рейс судна. Обычно в научно-промысловых исследованиях используются такие показатели улова на рыболовное усилие, как улов

на замет кошелькового невода (catch per shot), улов на сетку/дрейф при лове дрифтерными сетями, улов на ящик ярусной снасти за постановку (catch per scate) и т. п. Самым распространенным показателем улова на рыболовное усилие при анализе динамики стада донных рыб является улов на час траления. Этот показатель, пожалуй, лучше всего отражает изменения в состоянии численности стада исследуемой рыбы. Естественно, что для того, чтобы улов на рыболовное усилие отражал действительные изменения, происходящие в численности и биомассе стада рыбы, необходимо, кроме достаточного количества наблюдений, позволяющих получать статистически достоверные результаты, учитывать ряд моментов, связанных как с состоянием и поведением рыбы, так и с состоянием погоды и с техническими условиями лова. Естественно, что поскольку, например, уловистость трала, как и многих других орудий, меняется в отношении многих рыб в разное время суток, то и это приходится учитывать при анализе. Существенное значение имеют технические и конструктивные свойства орудий лова (окраска дрифтерных сетей, качество поводков у ярусов и т. п.)

При анализе уловов на час траления очень важное значение имеют скорость траления и величина трала, что прямо связано с техническими показателями корабля и машины (Lundbeck, 1964)

Делались попытки использовать анализ уловов на рыболовное усилие и для оценки абсолютной численности стада. Эту цель, в частности, преследует регрессионный метод Де Лури (см. Rounsefell a. Everhart, 1953; Ивлев, 1958) Однако, как это отмечалось рядом исследователей, пользоваться этим методом для оценки абсолютной численности стада можно лишь в редких случаях, когда вылов значительно снижает численность популяции. Кроме того, этот метод предусматривает отсутствие пополнения стада в период промыслового сезона. Наконец, метод Де Лури требует наличия линейной корреляции между уловом на рыболовное усилие и общим уловом за время промысла, что, как известно, наблюдается далеко не всегда. Все сказанное делает метод Де Лури применимым, да и то с большими оговорками, лишь в очень редких случаях (о методе Де Лури см. Ивлев, 1958) Мне представляется также, что метод Де Лури слишком схематизирует биологические процессы, протекающие в водоеме.

Но если определение абсолютной численности путем анализа уловов на рыболовное усилие, видимо, имеет весьма слабые перспективы, то анализ этого показателя для оценки относительной численности стада заслуживает самого пристального внимания. Подробный обзор применимости показателя улова на рыболовное усилие сделан Гулландом (Gulland, 1964), и мы на деталях этого вопроса позволим себе не останавливаться.

Величина уловов на рыболовное усилие очень сильно зависит от качества работы служба краткосрочных прогнозов (прогнозов миграций, распределения и концентраций) и оперативной разведки. Для таких показателей, как улов на выгрузку (catch per landing), улов на рейсо-сутки и т. п., хорошая работа указанной службы часто имеет решающее значение, сокращая до минимума холостые пробеги и затрату времени на поиск. Не меньшее значение при лове отцеживающими орудиями, в первую очередь тралом, имеет поисковая техника. Введение в рыбную промышленность эхолотов, особенно введение прицельного тралирования, естественно, весьма изменило величину уловов на рыболовное усилие. Часто при снижении численности стада удается некоторое время путем совершенствования техники поиска и лова поддерживать уловы на рыболовное усилие на высоком уровне. Указанное обстоятельство приходится учитывать при анализе динамики уловов на рыболовное усилие за длительные сроки. Пользоваться

в этом случае различными поправочными коэффициентами следует очень осторожно, ибо иногда ничтожное, казалось бы, изменение в конструкции орудия или техники лова может коренным образом изменять уловистость. Однако это, конечно, не означает, что введение в ряде случаев соответствующих поправочных коэффициентов, полученных на основе биологически и статистически достоверных эмпирических сравнительных данных, оказывается невозможным. Такие коэффициенты вполне допустимы и широко применяются, например при сравнении селективности и уловистости тралов, сделанных из разных материалов, или сетей разной окраски. Правда, в последнем случае уловистость резко меняется, как уже говорилось, в зависимости от освещенности, мутности и цвета воды и ряда других факторов.

Очень существенными критериями для суждения о динамике относительной численности стада часто может служить сопоставление таких показателей, как улов на рыболовное усилие, интенсивность рыболовства и величина общего вылова. На основе сопоставления этих показателей удается получить представление об изменениях численности и биомассы стада лучше, чем при анализе этих показателей изолированно.

Учет на основе анализа уловов и возрастного состава стада

Если допустить, что естественная смертность остается более или менее стабильной из года в год, то на основе анализа возрастного состава стада и общих уловов за ряд лет, равных по числу продолжительности жизни рыбы с момента вступления в промысловое стадо и до предельно достигаемого рыбой возраста, можно определить абсолютную численность выловленных рыб данного поколения. Сопоставление рассчитанных подобным образом данных о численности отдельных поколений позволяет составить представление о динамике численности стада за прошлый период и оценить изменения, происходящие в состоянии стада. Мы здесь не останавливаемся на различных модификациях этого метода. Подробный разбор методик оценки относительной численности стада промысловых рыб на основе анализа возрастного состава стада дан Г. Н. Монастырским (1952) и Т. Ф. Дементьевой (1964).

Таковы те основные эмпирические приемы, которыми в настоящее время приходится пользоваться для оценки как абсолютной, так и относительной численности стад промысловых рыб. Несомненно, что в дальнейшем эти приемы будут совершенствоваться, причем основное направление развития методов оценки абсолютной и относительной численности стад рыб — это сочетание анализа уловов на рыболовное усилие с гидроакустическими и подводными телевизионными наблюдениями. В этом направлении должна сейчас работать как инженерная мысль, так и мысль биолога.

Однако рыбной промышленности нужно знать состояние сырьевой базы не только на сегодняшний день. Не менее важен прогноз предстоящих изменений сырьевой базы.

Принципы построения прогноза динамики стада рыбы

Если оценка сырьевой базы, таксация рыбохозяйственных угодий нужны для организации производства, для планирования объема капиталовложений и текущих затрат, то для обеспечения правильной расстановки рыболовного флота и орудий лова, подготовки соответствующих материалов и продуктов, требующихся для добычи и обра-

ботки рыбы, планирования распределения рыбной продукции необходим надежный прогноз изменений, которые произойдут в сырьевой базе, т. е. так называемый долгосрочный прогноз.

Абсолютная и относительная величина стад промысловой рыбы, как видно из изложенного, оценивается в значительной степени эмпирически, непосредственно на основе наблюдений. Наличие теории динамики стада для непосредственного подсчета рыбных ресурсов имеет меньшее значение, чем для прогнозирования, предсказания изменений, которые произойдут в величине стада промысловой рыбы.

Прогноз — предсказание дальнейшего хода любого явления — должен основываться на знании закономерностей, каким подчиняется развитие явления, ход которого предсказывается, т. е. для построения прогноза необходимо наличие теории. И чем ближе теоретические представления к действительности, тем надежнее прогноз явления.

С древних пор у всех народов предсказатели-оракулы, умеющие правильно предсказывать ход будущих событий, пользовались особым почетом и уважением. Ведь своевременное правильное предсказание природного явления позволяло заблаговременно подготовиться к нему, предотвратить его нежелательные последствия и лучше использовать его положительные стороны. С другой стороны, неверный прогноз мог принести непоправимые беды, и закономерно, что неудачное предсказание всегда считалось большим злом и незадачливые прорицатели подвергались соответствующим наказаниям. Закономерно, что Данте в «Божественной комедии» поместил прорицателей в восьмой круг ада и повернул им голову на 180°, чтобы они никогда больше не могли смотреть вперед.

В рыбной промышленности успех работы в очень большой мере зависит от наличия надежного, гарантированного от ошибок прогноза изменений сырьевой базы. Общеизвестно, как отрицательно сказывается на работе рыбной промышленности ошибка в прогнозе состояния сырьевой базы. В случае завышения величины сырьевой базы это часто приводит к огромному росту себестоимости продукции, перерасходу рабочей силы, замораживанию средств, недоснабжению населения пищей. Неверный, завышенный прогноз лишает рыбную промышленность возможности своевременно переключиться на добычу других промысловых объектов, чтобы компенсировать недолов прогнозированного объекта.

Весьма серьезные отрицательные последствия связаны и с занижением величины сырьевых ресурсов. Это может создать недохватку в нужный момент рабочей силы, необходимых материалов и продуктов, привести к порче и потере продукции, к недоиспользованию сырьевых ресурсов.

Составление надежных прогнозов — это очень важная задача, решение которой требует серьезной, разносторонней разработки. Односторонний подход при разработке методики долгосрочных прогнозов приводил и в дальнейшем всегда может привести к серьезным срывам в этом важном деле.

Как известно (Аверинцев, 1948; Дрягин, 1951; Моиастырский, 1952, и др.), современные прогнозы колебаний численности рыб строятся на основе анализа различных показателей, исходя из тех или иных теоретических представлений, положенных в основу представлений о закономерностях динамики стада рыб.

Я считаю, что все современные методы прогноза можно объединить в следующие группы:

1) прогноз, основанный на анализе статистики уловов, на представлении о решающем значении вылова в динамике стада и о постоянной величине пополнения, соответствующей величине убыли стада;

2) прогноз, основанный на представлении о наличии корреляционной связи хода гидрологических явлений и динамики численности стада,

3) прогноз, основанный на учете мощности отдельных поколений, входящих в нерестовое стадо, и на анализе соотношения пополнения и остатка.

Такое подразделение методов прогнозов в известной степени условно, но оно в общем отражает основные подходы к прогнозированию изменений численности и возможных уловов. С. В. Аверинцев (1948) подразделяет все методы прогнозов динамики стада рыб на две группы: 1) методы, основанные на анализе промысловой статистики, и 2) методы, основанные на знании отдельных сторон биологии рыбы. Г. Н. Монастырский (1940, 1952) также подразделяет все методы прогнозов на статистические и биостатистические. Выделяемые Аверинцевым (1948) и Монастырским (1952) методы прогнозов в значительной степени совпадают с выделенными мною первой и третьей группами. Во времена Аверинцева и Монастырского гидрологический прогноз динамики численности рыб не имел самостоятельного значения, поэтому, видимо, они этой группы и не выделяли. Однако в последнее время попытки построения прогнозов динамики стада рыб и возможных уловов только на основе анализа гидрологического режима водоемов становятся довольно частыми, что заставляет нас выделить и эту третью группу методов прогнозов.

Прогноз численности стада и возможного вылова на основе анализа статистики уловов

Принцип, положенный в основу этого метода прогнозов, основан на представлении, что колебания уловов соответствуют колебаниям численности и биомассы стада и что, как это предполагал Баранов (1918), изъятие компенсируется пополнением. В ряде случаев анализ статистики общих уловов сочетается с анализом уловов на рыболовное усилие (Морозов, 1932; Thompson, 1950, и др.)

Несомненно, что анализ статистики уловов, как общих, так и на рыболовное усилие, является необходимым элементом при составлении всякого прогноза динамики стада промысловой рыбы. Для составления надежных прогнозов необходима хорошо налаженная статистика уловов. Однако это отнюдь не означает, что только на основе анализа уловов как единственного показателя возможно надежное прогнозирование динамики стада. Как показывает опыт, составление прогнозов только на основе статистики уловов приводило к очень серьезным ошибкам и для практических целей не может быть рекомендовано. Обзор статистических методов прогнозов дан Монастырским (1952).

Прогнозы на основе анализа гидрологических условий водоемов

Естественно, что изменения абиотических условий в той или иной форме сказываются на условиях жизни, в первую очередь на условиях размножения и обеспеченности рыб пищей. Периодические колебания уловов, как показано выше (стр. 258—265), часто бывают тесно связаны с изменением тех или иных факторов абиотической среды: термикой, уровнем воды в водоеме, величиной стока рек и др. На рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам, изменение одного и того же фактора, например температуры, действует в противоположном направлении. Если, например, понижение температуры в Северной Атлантике создает менее благоприятные условия для рыб бореального комплекса (нап имер сель и и трески), то для рыб а ктиче-

ского комплекса (сайка, полярная камбала) эти условия оказываются более благоприятными.

Установление связи колебаний урожайности поколений с теми или иными факторами среды позволяет в известной мере ориентироваться в возможных изменениях численности стада промысловой рыбы. Несомненно, что гидрологические данные должны использоваться при составлении долгосрочного прогноза колебаний численности и биомассы стад рыб.

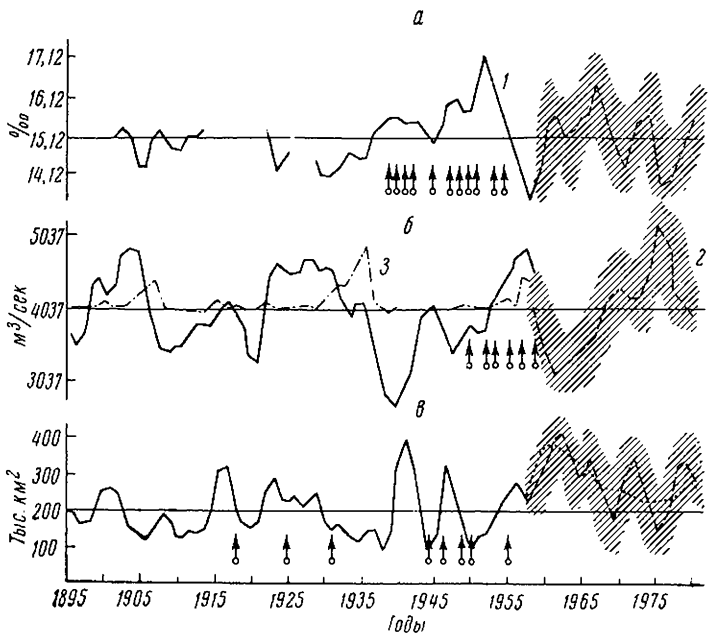


Рис. 108. Многолетние колебания (округленные данные) солености в слое 60—90 *м* в Борнхольской впадине (*а*), стока Невы, Нарвы, Даугавы и Немана (*б*), максимальной площади ледового покрова в Балтике (*в*) и годы появления урожайных поколений соответственно трески, кильки и весенней салаки (по Антонову, 1962)

1 — фактические данные; *2* — прогноз с допустимыми отклонениями; *3* — уловы кильки в Гданьском заливе (урожайные поколения рыб) Стрелки в верхней части рисунка — треска; в средней — шпрот; в нижней — салака

Так называемый фоновый прогноз, составляемый к тому же не по одному, а по нескольким гидрологическим показателям, позволяет во многих случаях (когда хорошо установлены коррелятивные связи с анализируемыми элементами среды) получить достаточно удовлетворительную ориентировку в протекающих в водоеме процессах и условиях жизни промысловых рыб (Антонов, 1962). Однако отклонения от прогноза могут быть довольно значительными. Так, если ошибка гидрологического прогноза придонной солености в Балтике дает точность в 78—88%, то естественно, что точность основанного на этих данных прогноза биологических явлений окажется еще меньше. Как видно на рис. 108, хотя отклонения могут быть весьма значительны, но общую ориентировку в ходе процессов, несомненно, фоновый прогноз дать может. Естественно, что для разных видов рыб и в разных водоемах гидрологические элементы, включаемые в фоновый прогноз, будут различными. В отношении трески Балтики это может быть приток вод из Северного моря, в отношении балтийской кильки *Sprattus sprattus*

balticus (Schneider) — сток рек, в отношении аральского леща — сток рек и уровень Аральского моря и т. д.

Однако если фоновый гидрологический прогноз должен быть необходимым элементом общего долгосрочного прогноза, то попытки по нескольким, а иногда даже по одному гидрологическому фактору давать прогнозы численности и биомассы стад промысловых рыб на каждый год могут только дезориентировать промышленность. Опыт подобного рода прогнозирования, например состояния стада арктонорвежской трески, привел к очень серьезным ошибкам и тяжело отразился на работе тралового флота и рыбной промышленности этого района в целом.

Попытки составления промысловых прогнозов только по гидрологическим показателям равносильны тому, как если бы удои молока прогнозировать по количеству травы на лугу, не зная, для скольких и каких коров этот луг служит местом выпаса.

Кажущаяся простота составления промыслового прогноза на основе гидрологических данных может создать видимость ненужности более трудоемких биологических исследований, как бы позволяя ограничиться только сбором гидрометеорологических данных и статистикой уловов. Между тем, для составления надежного промыслового прогноза необходимы сведения о состоянии облавливаемого стада. Речь, естественно, идет о прогнозе численности и биомассы популяций промысловых рыб. Что же касается прогнозов распределения и перемещений, то эти прогнозы часто могут строиться на основе анализа гидрологических условий, однако при обязательном учете общей численности и биологического состояния рыб (Lablaika a. Lishev, 1964)

Прогноз, основанный на анализе мощности отдельных поколеиий и соотношения пополиения и остатка

Прогноз состояния численности, биомассы стада и величины возможного вылова рыб, промысловое стадо которых (нерестовая популяция) состоит целиком или почти целиком из пополнения, в основном должен базироваться на знании численности и судеб подрастающего поколения и характера его вступления в промысловое стадо. Конечно, и в отношении тех рыб, у которых пополнение составляет меньше половины нерестовой популяции, для составления точного прогноза также необходимо знать судьбы пополнения, но в этом случае необходимо знать и судьбы остатка, который составляет значительную часть стада, а следовательно, и улова.

К этой группе относится большинство составляемых в нашей стране прогнозов. Методика прогнозирования, исходящая из этого принципа, подробнее всего разработана в отношении воблы и леща Каспия (Монастырский, 1940, 1952; Дементьева, 1952; Земская, 1961, и др.), судака Азовского моря (Бойко, 1964, и др.) и дальневосточных лососей (Бирман, 1954; Семко, 1961, и др.) Схема подобного рода прогноза представляется в следующем виде. На основе сопоставления уловов молоди на рыболовное усилие и величины данного поколения в промысловых уловах устанавливается определенная эмпирическая зависимость (рис. 109). На основе этой зависимости, зная улов молоди на рыболовное усилие, путем простого пересчета устанавливают будущую численность поколения в улове. Так как у большинства рыб возраст достижения половой зрелости связан с достижением определенных размеров, то путем контроля роста неполовозрелых рыб и зная размеры, при которых рыба становится половозрелой, можно достаточно точно установить, какая часть поколения в каком возрасте вступит в половозрелое стадо.

В отношении видов рыб, у которых нерестовая популяция состоит только из пополнения, на этом составление прогноза и завершается. У тех же видов, нерестовое стадо которых состоит и из повторно нерестующих рыб, необходим прогноз и величины остатка. Прогноз величины остатка (Монастырский, 1940, 1952; Дементьева, 1952, 1964, Rollefsen, 1935, 1939, и др.) ведется на основе анализа количества рыб с нерестовыми отметками в уловах и многолетних данных о выживании отдельных возрастных групп. Такова схема построения прогноза этого типа.

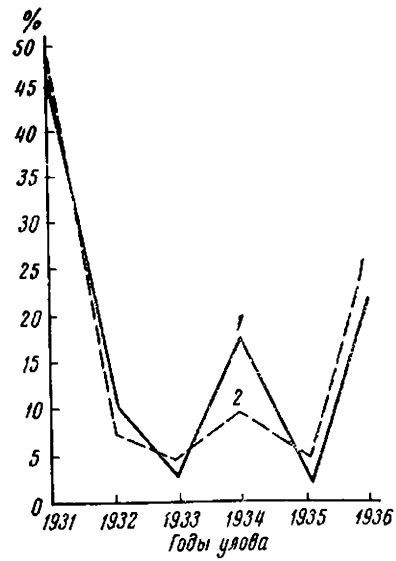


Рис. 109. Средний улов сеголетков леща (*1*) и величина поколения по убыли от лова (*2*) (по Дементьевой, 1952)

Естественно, что при построении прогноза разных видов рыб разные исследователи используют те или иные дополнительные показатели, но принцип построения прогноза остается в общем неизменным. Составляемые на основе изложенной выше схемы прогнозы улова многих видов на год вперед оправдывались довольно хорошо. Несомненно, что при дальнейшей разработке техники прогнозирования сохранятся многие приемы, применяемые в рассмотренной схеме прогноза.

Бнологические принципы построения прогноза динамики стада рыб

Долгосрочный промысловый прогноз, или, что то же, прогноз динамики численности и биомассы стада промысловых рыб, как известно, ставит своей задачей давать рыбной промышленности сведения о качественной и количественной характеристике сырьевой базы как на ближайший год, так и в перспективе. Какие элементы, как мне представляется, должен включать долгосрочный промысловый прогноз? Это в первую очередь: 1) максимальная допустимая величина вылова каждого вида рыб; 2) размерный и возрастной состав нерестового стада; 3) половая структура нерестового стада; 4) качественная характеристика (вес, жирность, упитанность) рыб каждой возрастной группы. Таким образом, в идеале рыбная промышленность по всем указанным пунктам должна иметь на каждый год информацию, позволяющую планировать свою работу на ближайший год и на будущее. На основе прогноза рыбная промышленность должна иметь возможиость планировать не только общую величину выхода продукции, но и ее сортность.

Естественно, что прогноз на ближайшнй год будет точнее, чем на близкую перспективу, а прогноз на близкую перспективу (2—3 года) будет точнее прогноза на дальнюю перспективу, но во всех случаях мы должны указывать промышленности и величину возможиой ошибки прогноза.

Долгосрочный прогноз можно подразделить на оперативный прогноз на следующий год и, так сказать, фундаментальный прогноз, который строится и на следующий год, и на перспективу.

Основные принципы оперативного прогиоза были сформулированы мною в 1950 г. (Никольский, 1950). Этот прогиоз дает лишь возможную отиосительную величину вылова по отиошению к вылову предыду-

щего года и применим лишь в условиях, когда регуляторные механизмы популяции «работают» в соответствии с изменениями условий жизни. Для осуществления этого прогноза, кроме статистических данных (величина общих уловов и уловов на усилие), данных о возрастном составе нерестового стада за ближайшие прошлые годы, необходимо знать возрастной состав пополнения за ряд лет, темп роста рыб в поколениях и кормовую базу до начала сезона нагула. При этом схема прогноза мыслится в следующем виде. Возможный вылов может быть определен равным прошлогоднему при наличии следующих условий:

1) если темп роста особей близок к среднему максимальному, при котором обеспечивается максимальная продуктивность популяции, и изменчивость роста в пределах каждой возрастной группы незначительная;

2) если возраст половой зрелости обычно не выше среднего для данной популяции, значительная часть особей созревает в минимальном возрасте половой зрелости, свойственном данной популяции, возрастной ряд впервые созревающих рыб не очень растянут;

3) если уловы, как общие, так и на рыболовное усилие, остаются из года в год относительно стабильными при постоянной (не уменьшающейся) интенсивности рыболовства;

4) если кормовая база, учтенная до начала периода нагула, близка к таковой за прошлые годы.

Если же:

1) темп роста высокий, и он не меняется в связи с изменениями численности стада;

2) половая зрелость ранняя, и возрастной ряд впервые созревающих особей сжат;

3) уловы, как общие, так и на рыболовное усилие, при стабильной ли повышающейся интенсивности рыболовства падают;

4) кормовая база высокая,— то уловы должны быть снижены, в некоторых случаях введен временный запрет промысла.

Наконец, если:

1) темп роста замедляется;

2) возраст полового созревания сдвигается на более старшие возрасты, и возрастной ряд впервые созревающих особей растягивается;

3) уловы стабильны или возрастают (как общие, так и на рыболовное усилие);

4) кормовая база до начала сезона нагула близка к таковой за предыдущие годы, а во время сезона нагула интенсивно выедается,— то возможно повышение величины вылова по сравнению с выловом за предыдущие годы. В последнем случае особенно важен контроль за состоянием кормовой базы, интенсивностью ее выедания и наличием других видов рыб и других организмов, потребляющих те же корма, что и рассматриваемый вид.

Само собой понятно, что изложенное есть грубая схема, которая должна быть соответственно дополнена и изменена применительно к отдельным видам. В изложенном виде она наиболее применима к донным и придонным рыбам со сравнительно незначительными колебаниями урожайности по годам. В отношении рыб со значительными колебаниями урожайности поколений особо необходим учет мощности отдельных поколений и их влияния на биологические показатели смежных поколений. Однако, как показывает опыт, во многих случаях (см., например, Тюрин, 1963) эта схема прогноза позволяет с практически достаточной точностью ориентировать промышленность на возможную величину вылова и необходимые изменения интенсивности рыболовства.

Естественно, что наша рыбная промышленность нуждается в более надежных, более детальных и более заблаговременных прогнозах. Этим задачам должен отвечать фундаментальный прогноз, на рассмотрении которого мы и остановимся.

В основу построения прогноза я считаю необходимым положить приведенную выше блок-схему (см. рис. 104), которая, по-моему, правильно (конечно, схематически) отражает систему связей, определяющих динамику популяции промысловых рыб и других животных организмов. Прогноз должен быть основан на знании количественно-качественных взаимосвязей между родительским стадом и потомством, определяющихся в общем виде рассмотренной выше зависимостью.

Информация, которая должна быть специфичной в отношении каждого вида рыб и сообщаться стационарными наблюдательными точками и кораблями, дает характеристику количественного и качественного состояния родительского нерестового стада. Полученные данные обрабатываются по заранее установленной эмпирической системе графиков, выражающих отношение количества родителей — количество потомства с последующей поправкой на качество родителей, их плодовитость и качество половых продуктов и на состояние кормовой базы личинок на ранних стадиях развития. По большинству видов уже на основании этих данных можно давать промышленности первый ориентировочный прогноз. Этот прогноз составляется в первую очередь на основе графика, отражающего зависимость количества потомства от плодовитости нерестового стада. Схематически, обобщенно этот график может быть представлен в виде, изображенном на рис. 94.

В пределах оптимальных соотношений (отрезок кривой *А—Б*) количественная связь родители — потомство выражена хорошо, и разброс эмпирических точек обычно невелик. Поэтому и прогнозы, приходящиеся на случаи, так сказать, оптимальных величин родительского стада, будут более точными. Сложнее обстоит дело с теми точками, которые приходятся на начальную (отрезок кривой *В — А*) и конечную часть (отрезок *Б — Г*) кривой. Здесь корреляция между числом отложенных родительским стадом икринок и количеством потомства оказывается выраженной значительно слабее, и разброс эмпирических точек оказывается много больше, чем в средней части кривой.

Кроме того, есть некоторое количество точек (точки *Д — И* на схеме), которые выпадают за пределы типичных границ отклонений. Эти точки, как говорилось выше, есть результат нарушений воспроизводства в результате воздействия случайных внешних факторов (или градиентов факторов), к которым популяция не приспособлена. Естественно, что у разных видов и в разных частях ареала вида процент таких отклоняющихся точек будет различным. Однако в условиях не изменяемого человеком режима воспроизводства даже у рыб со значительными флюктуациями (например, таких, как хамса) количество таких отклоняющихся точек не превышает 20%, обычно же их меньше.

Естественно, что получение качественно-количественной характеристики нерестового стада требует анализа очень многочисленных данных, на получение которых необходима затрата очень большого труда. Поэтому для ускорения и сокращения затраты сил крайне важно максимально механизировать получение этих данных.

К сожалению, в этом отношении у нас делается еще крайне мало и практически инженерная мысль над этими вопросами не работает. В то же время единичные имеющиеся опыты показывают, что большинство звеньев процесса обработки полученных данных вполне может быть механизировано.

Так, сконструированный Академпроектом прибор (рис. 110) по принципу шотландского счетчика икры позволяет просчитывать 20-

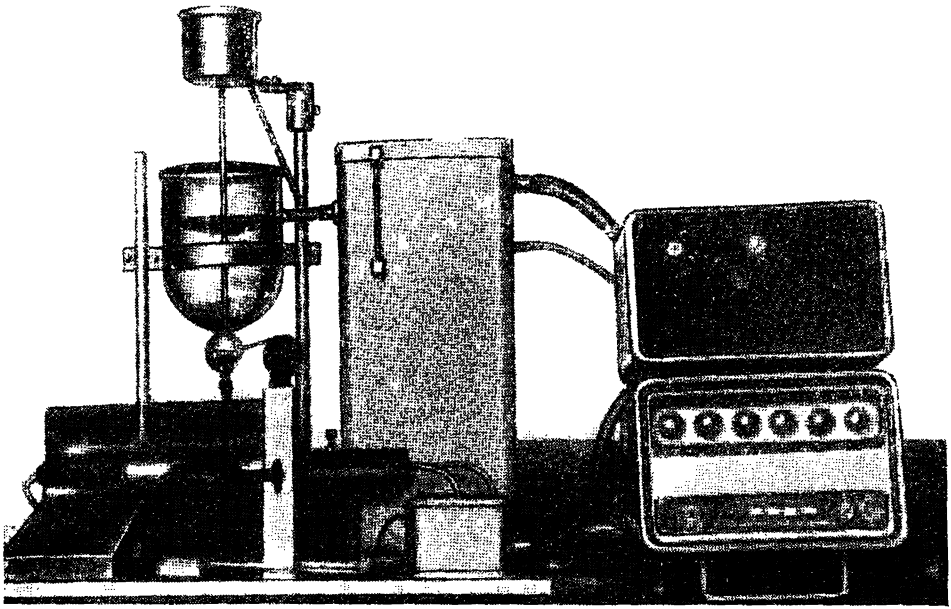


Рис. 110. Счетчик икры рыб

30 проб икры в день, причем ошибка при машинном просчете оказывается значительно ниже, чем при ручном способе просчета.

М. Мина (1965) использовал регистрирующий микрофотометр МФ-4 (рис. 111) для определения возраста трески по отолитам. Это позволяет значительно усовершенствовать процесс обработки и сделать само определение более точным и объективным. К сожалению, подобного рода примеров даже «малой механизации» у нас еще немного, и нам крайне необходимо интенсивно думать в этом направлении.

У рыб со значительными колебаниями урожайности (сельди, анчоусы, тресковые и другие) первая корректировка прогноза, построенного на основе отношения родительское стадо — потомство, осуществляется по количеству кормового планктона в местах выкорма личинок в определенное время, когда личинки находятся на этапе смешанного питания и непосредственно следующих за ним этапах (Лисивненко, 1960; Павловская, 1963). Эта корректировка проводится путем проверки полученных ранее данных на основе анализа кривой соотношения кормового планктона и численности поколения (см. схему) с включением поправки на качество поколения по данным о размерах выклюнувшихся личинок, их изменчивости и величине сухого веса желтка (Лисивненко, 1961, Blaxter a. Hempel, 1963).

У рыб с относительно незначительными флюктуациями (осетровые, лососи, ряд видов карповых) корректировка должна осуществляться не по обеспеченности личинок пищей, а по величине ската молоди (осетровые, дальневосточные лососи) или по уловам молоди за час траления на местах нагула (осетровые, полупроходные карповые, некоторые камбалы и др.). В отношении некоторых видов рыб, например трески, бывает целесообразно включать в схему прогноза как оценку кормовых условий молоди, так и данные количественного учета сеголетков на этапах после периода наибольшей смертности.

Откорректированные таким образом величины должны уже достаточно точно характеризовать величину данного годового класса. Дальнейшая работа связана с прогнозом хода роста и полового созревания

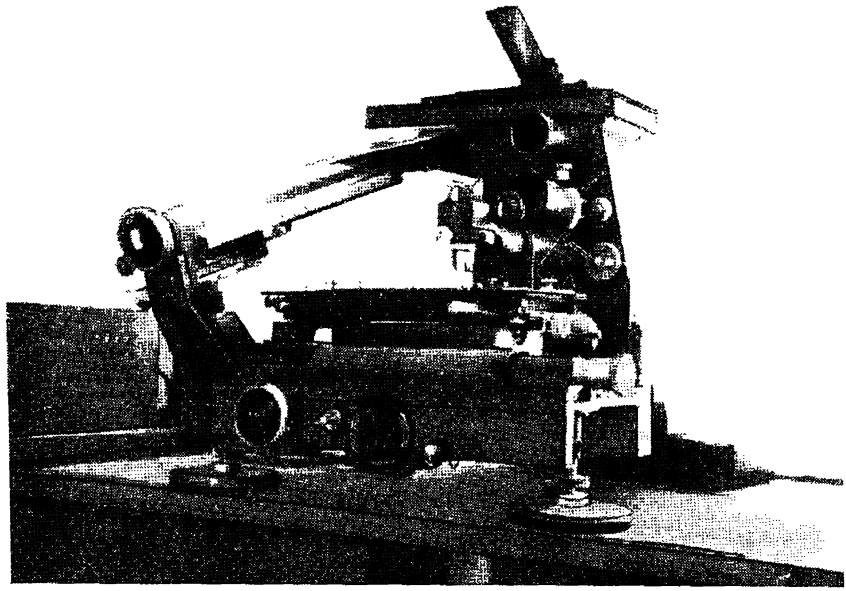


Рис. Регистрирующий микрофотометр МФ-4

пополнения. Здесь важным показателем для прогноза роста должна быть биомасса кормовой базы, учтенная отдельно для соответствующих возрастных групп. Естественно, что раздельный учет кормовой базы каждой возрастной группы необходим тогда, когда имеется значительная возрастная изменчивость в питании.

Знать степень совпадения спектров питания рыб, принадлежащих к смежным поколениям, очень важно для прогноза роста и полового созревания, так как смежные поколения могут оказывать очень большое взаимное влияние на рост особей, их слагающих, через изменение обеспеченности пищей в случае питания сходными объектами. К сожалению, до последнего времени взаимное влияние смежных поколений на их рост, как правило, недоучитывалось. Это приводило нередко к серьезным ошибкам в прогнозе срока вступления пополнения в нерестовое стадо. Прогноз взвешенного в возможном вылове возрастного состава пополнения — это очень важная часть прогноза, а в отношении видов рыб, не имеющих остатка, и его завершающая часть.

Прогнозы изменений численности и структуры остатка достаточно хорошо разработаны в нашей литературе. Прогноз основывается на учете закономерностей, которым подчиняются изменения возрастного состава стада. В основу расчетов может быть взят принцип модели, разработанный еще А. Н. Державиным (1922) и усовершенствованный Н. Л. Чугуновым (1935), Г. Н. Монастырским (1940, 1952) и Г. В. Никольским (1961, 1963). Как показывает опыт, подобные модели с дискретным временем (один год) хорошо программируются и позволяют использовать для расчетов электронные счетные устройства. Однако при расчете величины и структуры остатка, кроме темпа линейного и весового роста половозрелых особей, необходимо принимать во внимание (раньше это обычно забывалось) изменение естественной продолжительности жизни в связи с изменением возраста полового созревания и закономерности процесса старения.

Таковы, как мне представляется, биологические основы схемы построения долгосрочного прогноза. Естественно, конечно, что я отнюдь

не претендую на авторство этой схемы. В ней я попытался синтезировать опыт, накопленный как в отечественной, так и в зарубежной ихтиологии. Кроме того, я попытался учесть опыт построения биологических прогнозов в других областях хозяйства, главным образом методики прогноза численности вредителей и численности пушных зверей. К сожалению, методика прогноза в отношении вредителей и пушных зверей заставляет желать много лучшего, и оттуда я смог позаимствовать сравнительно очень немного.

Параллельно с разработкой биологического прогноза, основанного на изложенных выше теоретических представлениях, должна вестись работа и по составлению прогноза гидрологических условий, т. е. так называемого фонового прогноза. Задача фонового гидрологического прогноза состоит в том, чтобы: 1) дать характеристику условий жизни популяций на ближайшие годы; 2) выявить те факторы или градиенты факторов, которые могут вызывать массовую гибель рыб, главным образом молоди, или резко изменять условия жизни популяции; 3) помочь на основе сопоставления хода гидрометеорологических явлений и динамики уловов выявить общую тенденцию в динамике численности и биомассы популяции.

Современная рыбохозяйственная биологическая наука уже удовлетворительно владеет методикой составления оперативных прогнозов, и задача заключается в адаптировании общей схемы к специфике динамики популяций отдельных видов и обеспечении сбора необходимого количества материала должного качества. Что же касается фундаментальных прогнозов, то здесь по ряду звеньев необходима еще довольно солидная исследовательская работа. Мне представляется, что наиболее нуждаются в доработке такие разделы, как формы связей родительского стада и потомства, вопросы возрастной генетики, ряд вопросов проблемы старения и др. Особое внимание должно быть уделено механизации сбора и обработки полученных данных. В дальнейшем служба долгосрочных прогнозов организационно должна быть самостоятельной службой, находящейся в подчинении управления планирования и регулирования рыболовства (это безусловно должно быть единое управление). Конечно, работа этой службы будет нуждаться в консультативной помощи научных работников. Однако техника прогнозирования во всех звеньях должна быть разработана так, чтобы составление прогноза не требовало повседневного участия научных работников, а могло осуществляться техническим персоналом. Превращение службы долгосрочных прогнозов в механизированную инженерную службу, работающую по точной программе с надежными методами и широким использованием вычислительной техники,— это острая необходимость уже сегодняшнего дня рыбной промышленности, и над ее решением необходимо интенсивно работать. Естественно, что эта служба будет иметь свою специфику применительно к отдельным бассейнам и объектам промысла, но мне думается, что общая схема ее работы уже достаточно ясна.

Заключение

В разработке теории долгосрочного фундаментального прогноза сталкиваются три тенденции: стремление строить прогноз на основании гидрологических данных, пользуясь их корреляцией с величиной уловов или только на основании анализа уловов, как общих, так и на рыболовное усилие. В первом и втором случаях обычно полностью игнорируется состояние стада рыбы, недоучитывается биологическая специфика явления. Третья точка зрения в основу прогноза кладет биологические показатели исследуемого стада рыбы и по их изменениям выявляет изменения численности и биомассы стада. Конечно, при

этом используются и гидрологические данные, но как фоновый показатель, а не как единственная основа для построения прогноза.

Изложенное выше можно кратко резюмировать следующим образом.

1. Служба прогнозов в рыбной промышленности налажена еще далеко не удовлетворительно; вместе с тем на составление долгосрочных прогнозов расходуется много сил и средств. Для рыбной промышленности необходимы как оценка состояния сырьевой базы водоемов в настоящее время, так и прогноз дальнейших изменений в сырьевой базе.

2. В настоящее время наиболее распространенным методом учета абсолютной численности в водоеме является «метод площадей», различные модификации которого применяются в отношении разных видов рыб (восстановление величины нерестового стада по количеству выметанной икры, по траловым ловам, по лову кошельковым орудием и др.) В последнее время учет орудиями лова сочетается с анализом наблюдений гидроакустических приборов и данными подводного телевидения.

3. Для определения численности мигрирующих рыб используются как учет при помощи периодического облова движущихся стай, так и визуальные или автоматические просчеты рыб, проходящих через специально устанавливаемые заграждения. Применяется также периодическая киносъемка рыб, проходящих через положенные на дне белые панели.

4. В отношении ряда видов рыб успешные результаты может дать оценка численности стада путем мечения и последующего учета возвращенных меток. Однако при использовании метода мечения необходимо учитывать ряд возможных погрешностей, в частности изменения поведения меченых рыб по сравнению с немеченными, разную потерю меток рыбами, находящимися в разном биологическом состоянии, и т. д.

В некоторых случаях оценка численности кормящихся стад возможна по учету интенсивности выедания рыбами кормов.

5. Методы оценки относительной численности стада могут быть объединены в две группы: а) учет на основе динамики общих уловов и уловов на рыболовное усилие; б) учет на основе анализа уловов и динамики возрастного состава стада. Путем анализа общих уловов и особенно уловов на рыболовное усилие часто удается составить достаточно четкое представление о направленности изменений численности стад промысловых рыб. Это же, но обычно более точно, удается получить на основе подсчета численности отдельных поколений в уловах.

6. Определение абсолютной и относительной численности стада промысловой рыбы осуществляется в значительной мере эмпирически. Для составления же прогноза динамики стада крайне необходима теория. Чем совершеннее теория, тем точнее составляемый на основе этой теории прогноз. Современные методы прогнозов можно объединить в три группы: 1) основанные на анализе статистики уловов; 2) основанные на анализе корреляций между ходом гидрологических процессов и динамики стада рыбы (уловов); 3) основанные на учете мощности отдельных поколений и анализе закономерностей соотношения пополнения и остатка.

7 Использование рыболовной статистики — сведений как об общих уловах, так и об уловах на рыболовное усилие — является необходимым элементом при составлении любого прогноза, однако пользование только статистикой уловов для промысловых прогнозов недостаточно и приводит к большим ошибкам при прогнозировании.

8. Анализ гидрологических условий — безусловно необходимый элемент при составлении каждого прогноза динамики стада рыбы. Анализ гидрологических данных позволяет построить так называемый

фоновый прогноз, который не может служить прогнозом для оперативных действий промышленности, но необходим для общей ориентировки при составлении промыслового прогноза. Составленные только по гидрологическим данным промысловые прогнозы не могут быть надежными и приводят к серьезным ошибкам.

9. Прогнозы, основанные на учете мощности отдельных поколений, росте рыб и анализе структуры остатка, удовлетворительно оправдываются в отношении ряда видов рыб. Несомненно, что в дальнейшем элементы этой методики будут использованы при составлении долгосрочных прогнозов.

10. Современный прогноз численности и биомассы стада рыб должен дать промышленности сведения о максимально допустимой величине вылова каждого вида, размерном, возрастном и половом составе нерестового стада, качественной характеристике рыб. На основе прогноза рыбная промышленность должна иметь возможность планировать не только общую величину вылова, но и его сортность.

11. Долгосрочный прогноз мы подразделяем на оперативный, дающий сведения об относительной возможной величине вылова (больше или меньше по отношению к предыдущему году), и фундаментальный прогноз, который должен давать гарантированные от ошибок прогнозы на ближайшие годы и ориентировочные прогнозы на перспективу.

12. В основу оперативного прогноза должны быть положены данные о темпе роста, возрастной структуре пополнения и о соотношении пополнения и остатка. Важное значение при составлении оперативного прогноза имеет характеристика кормовой базы.

13. Фундаментальный прогноз строится согласно приведенной на рис. 105 блок-схеме. В основу берутся данные о соотношении родительского стада и потомства, которые корректируются на основе качественных показателей нерестового стада и кормовой базы личинок на этапе смешанного питания. У рыб с незначительными флюктуациями ведется учет молоди на жизнестойкой (обычно покатной) стадии. Эти сведения количественно характеризуют данный год.

14. Структура пополнения при составлении фундаментального прогноза выясняется путем анализа роста особей в поколениях с учетом взаимного влияния смежных поколений. При этом очень важно знать состояние кормовой базы для каждого поколения отдельно. Прогноз изменений численности и структуры остатка ведется по схеме, принятой в нашей науке (Державин, Чугунов, Монастырский, Никольский) и включающей анализ роста, периодики размножения и продолжительности жизни.

15. При составлении фундаментального прогноза должен также использоваться и фоновый прогноз, задача которого — дать характеристику будущих условий жизни популяций, выявить возможные летальные величины отдельных факторов, помочь выявить общую тенденцию в динамике стада промысловых рыб.

16. Необходима организация специальной службы прогнозов, которая работала бы по четкой схеме. Основная масса процессов должна быть механизирована и выполняться техническим персоналом при консультации научных работников. Значительное место в службе прогнозов должны занимать счетно-решающие устройства, обеспечивающие быструю и надежную переработку поступающих сведений.

Глава одиннадцатая

Основные принципы повышения продуктивности популяций рыб

В нормальном ежегодном рационе человека, определяемом в 207 *кг* (среднее для всех возрастов), на углеводы приходится 182,5, на белки 36,5 и на жиры 18,3 *кг*. По данным статистических ежегодников, издаваемых учреждениями Организации Объединенных Наций (Yearbook of Food and Agricultural Statistics и Yearbook of Fishery Statistics), общая продукция мяса и рыбы на земном шаре составила в 1958 г около 100 млн. *т* Таким образом, дефицит белка выражается величиной около 30%. По сведениям Института питания Академии медицинских наук СССР, норма потребления рыбного белка составляет 15—20 *кг* в год. За последние годы соотношение мяса, получаемого с суши (в убойном весе), и рыбы было примерно следующим (табл. 104).

Таблица 104. **Соотношение мировой продукции мяса и рыбы**

	Соотношение, %		Год	Соотношение, %		Год	Соотношение, %	
	мясо	рыба		мясо	рыба		мясо	рыба
			1955	62,5	37,5	1959	63,0	37,0
1948—1952	68		1956	62,5	37,5	1960	61,5	38,5
1953	65	35	1957	65,0	35,0	1961	60,0	40,0
1954	63	37	1958	64,5	35,5	1962	59,0	41,0

Конечно, эти цифры следует считать ориентировочными.

В 1964 г. в нашей стране мяса было получено 61% (8,1 млн. *т*), рыбы и других водных животных — 39% (5,2 млн. *т*) (газета «Правда» от 30 января 1964 г.).

Таким образом, в настоящее время суша дает около 60% животного белка, и около 40% белка изымается из морских пресных вод.

Естественно, что в разных странах количество потребляемого белка оказывается далеко не одинаковым и в некоторых оно крайне низко. Так, например, в Индии потребляется всего 6 *г* животного белка, на Цейлоне — 9 *г* в день, а в некоторых странах Африки еще меньше.

Если в настоящее время из 3,2 млрд. населения земного шара около трети недополучают белковой пищи, а четверть систематически голодает, это отнюдь не есть результат «истощения биосферы», как это иногда пытаются доказывать, а целиком объясняется неправильным ведением хозяйства. По самым осторожным подсчетам, на современном уровне знаний и при современном состоянии техники биосфера может прокормить в 10 раз больше людей, чем современное население земли (Бикой Ранджан Сен, 1962) Однако значительное повышение продуктивности биосферы возможно лишь при условии правильного ведения хозяйства, когда все его отрасли развиваются в едином комплексе с взаимным учетом интересов каждой отрасли.

Истощение в довольно многочисленных случаях природных самовоспроизводящихся ресурсов есть результат не фатального действия

всеобщего «закона убывающего плодородия», а неправильного ведения хозяйства. При правильном ведении хозяйства и в условиях индустриализации общая продуктивность биосферы не только не должна снижаться, но во многих случаях может быть значительно увеличена. Меняются характер продукционного процесса, характер конечной биопродукции, но общая продуктивность биосферы с развитием хозяйства и культуры человечества должна нарастать, и важнейшая задача естествоиспытателей — разработать теоретические основы и методику этого нарастания.

Основным источником производства продуктов питания в настоящее время служит суша, которая, если взять суммарно белки, жиры и углеводы, поставляет человечеству около 90% пищи по весу. Что касается пищевого белка животного происхождения, то, как говорилось, суша дает около 60% всей белковой пищи, а вода — около 40%. Однако если проанализировать рост «белковой продуктивности биосферы», то окажется, что рост белковой продукции популяций наземных животных много ниже, чем рост выхода продукции с вод. Так, мировая добыча водных организмов только за последние 12 лет возросла с 19,39 млн. *т* в 1948 г. до 41 млн. *т* в 1961 г. Прирост же продуктивности суши много ниже. В то же время капиталовложения для получения единицы прироста продукции с суши значительно выше, чем с вод. Если принять за 100% стоимость производства килограмма говядины или производства 1000 калорий говядины, то стоимость производства рыбы выразится в следующих цифрах (табл. 105).

Таблица 105. **Относительная стоимость производства 1000 *г* белка и 1000 калорий в СССР (по данным за 1957 г.)**

Вид продукции	Стоимость производства, %		Вид продукции	Стоимость производства, %	
	1000 *г* белка	1000 калорий		1000 *г* белка	1000 калорий
Говядина	100	100	Судак	28	38
Сельдь соленая атлантическая	84	65	Сазан	34	38
Треска мороженая	24	50	Карп прудовый	57	46

В Польской Народной Республике стоимость производства сельди составляет 69, а трески — 39% от стоимости производства говядины [1]

Несомненно, что и в дальнейшем выход продукции с вод будет нарастать значительно более быстрыми темпами, чем производительность суши. Хотя, конечно, такое разделение общей продуктивности биосферы на продуктивность суши и продуктивность вод в известной степени условно, это взаимосвязанные процессы. Биосток с суши в значительной мере определяет продуктивность прилежащих вод океана. В свою очередь помет рыбоядных птиц — гуано — служит важным источником удобрений для сельскохозяйственных растений.

Современное рыбное хозяйство носит в значительной степени экстенсивный характер. Из общей добычи рыбы и других животных и растительных ресурсов водоемов лишь около 1% получается в результате искусственного разведения. Более 60% добываемой в настоящее время рыбы вылавливается нерегламентируемым промыслом. К сожалению, и в настоящее время человек еще подходит к ресурсам водоемов в значительной степени как охотник и собиратель диких плодов, не думая об их воспроизводстве. При развитии других отраслей хозяйства очень слабо учитываются интересы рыбного хозяйства, что также отрицательно сказывается на продуктивности водоемов. Чтобы человечество было обес-

[1] Эти данные любезно сообщены мне В. М. Шпарлинским.

печено в достаточном количестве рыбной пищей, человеку необходимо в отношении и животных, и растительных ресурсов водоемов превратиться из охотника и собирателя диких плодов, в животновода и землепашца. Надо, чтобы рыбное хозяйство развивалось гармонично в общем комплексе с другими отраслями хозяйства, превращаясь из промысла в рациональное рыбное хозяйство, основанное на прогрессивной теории и владеющее совершенной биотехникой. При рациональном хозяйстве случаи перелова, подрыва рыбных запасов, некоторые примеры которого мы рассмотрели выше, окажутся невозможными.

Обязательным условием построения рационального рыбного хозяйства должно быть познание объективных законов, которым подчиняется динамика стад промысловых рыб — сырьевой базы рыбного хозяйства. Пока мы не знаем закона природы, он, существуя и действуя помимо, вне нашего познания, делает нас рабами; слепой необходимости». «Раз мы узнали этот закон, действующий (как тысячи раз повторял Маркс) *независимо* от нашей воли и от нашего сознания,— мы господа природы» (Ленин. Соч., т. 14, стр. 177). Познавая естественные закономерности, человек в известной степени подчиняет свою деятельность этим закономерностям, но, находясь в зависимости от природных закономерностей, человек в то же время становится господином природы, может предвидеть ход природных явлений и управлять ими (Гурвич, 1961).

Биологические основы рационального рыбного хозяйства

Под рациональным рыбным хозяйством, в той его части, которая связана с эксплуатацией и воспроизводством сырьевой базы, я, следуя К. М. Бэру, Н. Я. Данилевскому, В. К. Бражникову, В. И. Мейснеру и другим отечественным биологам-рыбохозяйственникам, понимаю хозяйство, обеспечивающее:

1) получение с водоема в целом или с эксплуатируемой популяции промысловой рыбы максимальной рыбной продукции наиболее высокого качества;

2) получение этой продукции с минимальной затратой сил и средств;

3) воспроизводство стада промысловых рыб на высоком уровне, допускающем регулярную интенсивную эксплуатацию стада.

Поскольку продуктивность популяций промысловых организмов и водоема в целом очень сильно зависит от уровня хозяйства, то чем выше общий уровень хозяйства, и в первую очередь чем более развиты наука и техническая культура, тем выше достигаемая продуктивность хозяйственно ценных организмов. В. И. Мейснер (1932) правильно указывал, что для правильного развития рыбного хозяйства, как всякого хозяйства, необходим план. Оно не может развиваться стихийно. В области эксплуатации и воспроизводства сырьевой базы этот план должен предусматривать:

1) на каких видах рыб и в каком их соотношении надо базировать вылов в данном водоеме или районе;

2) когда, в какое время года и в каком возрасте надо вылавливать промысловых рыб;

3) какое количество рыбы каждого вида допустимо к вылову;

4) какой комплекс рыбоводно-мелиоративных работ необходим для воспроизводства стада промысловых рыб;

5) где, какими орудиями и способами вылавливать промысловых рыб.

Что такое биологические основы рыбного хозяйства?

Рыбное хозяйство, как и всякое хозяйство, в своем развитии должно опираться на научную базу, которой в данном случае служит рыбохозяйственная наука. Я согласен с Т. Б. Берляндом (1961), что рыбохозяй-

ственная наука — это самостоятельная комплексная дисциплина, а не конгломерат фрагментов биологических, технических, химических и экономических наук. Опираясь на эти дисциплины, рыбохозяйственная наука ставит перед собой свои специфические вопросы, определяемые спецификой рыбного хозяйства. Комплексность рыбохозяйственной науки определяется тем, что она включает элементы наук, изучающих разные формы движения материи (Никольский, 1954) Разрабатывая теоретические основы и технические проблемы рыбного хозяйства, рыбохозяйственная наука нуждается в получении от соответствующих наук специфических сведений; это полностью относится и к биологии, от которой рыбохозяйственная наука получает комплекс сведений, необходимых ей для разработки теории и методики эксплуатации и воспроизводства сырьевой базы. Этот объем сведений и представляет собой то, что понимается под термином «биологические основы рыбного хозяйства».

В понятие биологических основ рыбного хозяйства входят закономерности, на основе которых строятся рациональная эксплуатация и воспроизводство сырьевой базы. Это — закономерности размножения, индивидуального развития и роста промысловых видов рыб, закономерности межвидовых и внутривидовых отношений, в первую очередь пищевых и отношений хищник — жертва. Это — закономерности, которым подчиняется смертность разных видов рыб.

Знание условий жизни, необходимых рыбе на всех этапах онтогенеза, нужно рыбному хозяйству для разработки эффективных мер абиотической и биотической мелиорации и искусственного рыборазведения (Исаев, Карзинкин, Кожин, Никольский и Черфас, 1965) Важным разделом мелиоративных работ является и акклиматизация.

В объем биологических основ рыбного хозяйства входит и комплекс сведений о закономерностях, которым подчиняются поведение, рецепция, ориентация, миграции рыб и в первую очередь, пожалуй, те закономерности, которым подчиняется поведение рыб в стае. Этот комплекс знаний необходим рыбному хозяйству для разработки эффективных методов добычи рыбы.

Наконец, в объем биологических основ рыбного хозяйства входит круг вопросов главным образом морфо-физиолого-биохимического комплекса, необходимых для совершенствования обработки, утилизации и хранения рыбного сырья, для получения рыбной продукции наиболее высокого качества.

В настоящей работе рассматривается лишь та часть биологических основ рыбного хозяйства, которая связана с эксплуатацией и частично с воспроизводством сырьевой базы. Попытаемся рассмотреть, опираясь на изложенное в предыдущих главах, основные пути повышения продуктивности водоемов посредством как повышения продуктивности популяций используемых видов рыб, так и реконструкции фауны и подбора такой формы поликультуры, которая обеспечивала бы наиболее полное и эффективное использование кормовых ресурсов водоемов. При этом надо еще раз подчеркнуть, что система мероприятий по построению рационального рыбного хозяйства должна охватывать такой комплекс рыбохозяйственных угодий, который включал бы все необходимые элементы среды, обеспечивающие прохождение жизненного и сезонного цикла промысловых видов рыб на всех этапах жизни (нерест, нагул, зимовка) Этот вопрос детально рассмотрен многими авторами (Мейснер, 1933; Берлянд, 1961, и др.), и в подробности его мы вдаваться здесь не будем. Отметим, однако, что в практической работе рыбного хозяйства рыбоводно-мелиоративные и рыбоохранные мероприятия часто планируются по административным районам без учета единства стад промысловых рыб, составляющих сырьевую базу отдельных административных районов.

Каждый водоем имеет свою специфику, подлежащую обязательному учету при построении рационального рыбного хозяйства, но по отношению ко всем водоемам и всем объектам рыбного хозяйства необходимо учитывать и ряд общих закономерностей, на понимании и использовании которых также должны базироваться принципы построения рационального рыбного хозяйства.

Рациональное использование кормовых ресурсов водоемов

Важным условием повышения продуктивности водоемов является максимально полное и эффективное использование промысловыми рыбами естественных кормовых ресурсов.

Выше нами рассмотрены основные закономерности пищевых отношений у рыб. На знании этих закономерностей необходимо базироваться при проведении мелиоративных работ.

При современном использовании кормовой базы как морских, так и пресноводных водоемов огромная часть кормовых ресурсов не используется промысловыми организмами, а попадает в «трофические тупики» и бесполезно теряется. Например, в планктоне бореальной области Мирового океана таким тупиком, не дающим выхода промысловой продукции, в значительной мере являются кишечнополостные, в первую очередь гребневики и медузы, которые в очень малой степени утилизируются рыбами. Между тем, эти организмы потребляют огромное количество планктона, служащего пищей рыб, а иногда (медузы) потребляют и молодь промысловых рыб. Массовое появление этих потребителей кормового для рыб планктона может сильно сказываться на условиях нагула промысловых рыб (Мантейфель, 1941). Так, например, массовое появление гребневика Bolinopsis в заливах Белого моря сильно снижает численность кормового планктона, которым питается сельдь, и последняя бывает вынуждена переходить на несвойственное ей питание бентическими организмами. То же самое может иметь место и в случае массового появления медуз. Видимо, таким же трофическим тупиком являются в планктоне северных морей и щетинкочелюстные, потребляющие большое количество кормового планктона, а сами почти не используемые в пищу промысловыми организмами.

Подобная картина наблюдается и в отношении бентоса. По широко известным данным Торсона (Thorson, 1956), в Северном море более 90% выедаемых кормов потребляется бесполезными или почти бесполезными с промысловой точки зрения организмами, в первую очередь иглокожими, которые промысловыми организмами потребляются в очень малой степени, сами же уничтожают огромное количество рыбного корма. Ликвидация этих трофических тупиков позволила бы высвободить много кормов, которые могли бы с успехом быть использованы промысловыми рыбами. Сходное положение наблюдается и в континентальных водоемах, где кормность и планктона и бентоса для рыб может быть значительно повышена путем сокращения их потребления бесполезными организмами. Например, в отношении кормового планктона это в первую очередь может быть достигнуто сокращением выедания его хищными ракообразными, а кормность бентоса можно повысить прежде всего путем уменьшения выедания его хищными насекомыми, как личинками, так и взрослыми. Однако управление кормностью как пресноводных, так и морских водоемов возможно лишь на основе глубокого знания экологии и в первую очередь питания и пищевых отношений водных беспозвоночных. К сожалению, наши знания в этой области еще сравнительно недостаточны.

Биотехника регуляции численности вредных водных беспозвоночных может, естественно, быть самой различной. Это — и нарушение необходимых условий жизни на тех или иных звеньях жизненного цикла, например осушка прудов, колебание уровня водохранилищ во время размножения тех или иных видов в прибрежной зоне и т. д. Это может быть и создание большей доступности вредных беспозвоночных для хищников, которые ими питаются, или, наконец, вселение в водоем тех промысловых видов, которые питаются вредными организмами или организмами, составляющими трофические тупики. Сказанное о водных беспозвоночных полностью относится и к вредным рыбам. Однако при проведении этих мероприятий необходимо учитывать всю сложность пищевых отношений, складывающихся в водоемах, чтобы путем уничтожения сорного вида не переключить хищников на питание промысловым видом или при сокращении численности хищников не способствовать увеличению численности сорных видов.

Существенный способ повышения продуктивности биосферы — это сокращение числа звеньев в пищевых цепях.

Как известно, на каждом звене пищевой цепи от продуцентов к консументам первого, второго и последующих порядков происходит значительная потеря продукции. Для построения единицы тела растительноядной рыбы нужно от 20 до 70 весовых единиц растительности. Для построения единицы массы мирная рыба, питающаяся беспозвоночными, потребляющими растительность, должна съесть кормовых организмов от 10 до 30 и более (по весу) Для построения же единицы массы хищной рыбы надо 5—10 единиц массы мирных рыб.

Таким образом, если в качестве хозяйственно ценной продукции будет использована хищная рыба, то продукции получится в 5—10 раз меньше, чем при хозяйственном использовании мирных рыб. Естественно поэтому, что в целях повышения продуктивности водоемов желательно максимум продукции получать уже в виде фитофагов, т. е. второго звена пищевых цепей. Например, путем использования в хозяйстве растительноядных рыб — белого амура, белого толстолобика, растительноядных видов тиляпии — удалось значительно увеличить продуктивность тропических и субтропических вод. Получение продукции в виде растительноядных рыб возможно с естественных водоемов только в низких и умеренных широтах (примерно до 55° с. ш.) (Алиев, 1961; Веригин, 1961). В высоких широтах выход хозяйственно ценной продукции возможен только в виде третьего и четвертого звеньев пищевых цепей. Но так как кормовые коэффициенты у растительноядных рыб могут часто быть очень высоки, иногда может оказаться рентабельнее использовать в качестве хозяйственно ценного биопродукта организмы третьего звена пищевых цепей. Это целесообразно в том случае, если кормовые организмы, потребляющие растительность, имеют низкий кормовой коэффициент (как, например, это наблюдается у дафний).

Однако даже и в низких широтах, где значительная часть продукции может быть получена в виде растительноядных и детритоядных форм, часть растительных кормов практически всегда не может быть использована промысловыми рыбами, и хозяйство приходится строить, частично получая продукцию в виде третьего, иногда четвертого и последующих звеньев трофических цепей. Таким образом, максимум продукции обычно может быть получен путем организации хозяйства, построенного на использовании нескольких видов рыб, потребляющих в пищу организмы разных звеньев пищевых цепей. Для континентальных водоемов выбор такого состава ихтиофауны, который обеспечивал бы максимальную продуктивность водоема,— это рабочий метод повышения продуктивности, доступный уже сегодня, но несомненно, что в ближайшем будущем он будет доступен и в отношении морских водоемов.

Реализация проекта наиболее продуктивного состава ихтиофауны в качестве одного из важных приемов включает и акклиматизацию. В каждом водоеме далеко не все кормовые ресурсы используются хозяйственно ценными организмами-биопродуктами. В каждом водоеме есть трофические тупики. Перестройка пищевых связей в водоемах таким образом, чтобы все кормовые ресурсы в конечном итоге превращались в мясо хозяйственно ценных объектов,— это перспективный метод повышения продуктивности водоемов, т. е., говоря словами Е. В. Боруцкого (1960), необходимо, чтобы кормовые ресурсы водоемов превратились бы в кормовую базу. Хотя, как мы только что говорили, при получении продукции с водоемов наиболее эффективно используются корма при коротких пищевых цепях — растительноядными и детритоядными рыбами, однако осуществить использование всей «первичной продукции» хозяйственно ценными организмами практически невозможно. В каждом водоеме, естественно, далеко не все виды растений и бактерий могут быть использованы промысловыми видами организмов, поэтому максимальная продукция получается обычно не при монокультуре растительноядных промысловых организмов, а при поликультуре [1], и, в частности, при такой поликультуре, где часть хозяйственно ценной продукции получается и за счет трехчленной пищевой цепи, среднее звено которой составляют беспозвоночные, питающиеся главным образом бактериальной пленкой или не потребляемыми рыбами растениями. В некоторых случаях в поликультуру приходится включать и такие трофические цепи, которые заканчиваются хищной промысловой рыбой; при этом, естественно, сокращается величина продукции в весовом выражении, но часто может получиться значительный выигрыш качества, например при озерном хозяйстве, базирующемся на щуке, поедающей мелкую плотву и окуня. Эмпирически поликультура с давних времен является основной формой озерного хозяйства и прудового рыбоводства, но теоретически этот вопрос еще плохо разработан.

Естественно, что при проектировании формирования продуктивности водоемов, в частности при конструировании желательных пищевых связей, необходимо в первую очередь базироваться на анализе пищевых отношений рыб послеличиночного возраста. Однако, конечно, приходится учитывать и пищевые отношения, которые могут сложиться у рыб и на первых этапах внешнего питания. Основной метод решения этой задачи — подбор таких видов, у которых есть некоторый разрыв во времени прохождения личиночного периода, при условии, конечно, чтобы личиночное развитие этих рыб совпадало по времени с развитием необходимых для них кормовых организмов.

При формировании продуктивности водоема, основывающейся на поликультуре, необходимо учитывать рассмотренную ранее закономерность, а именно: в высоких широтах спектры питания у рыб (а видимо, и у беспозвоночных), как правило, шире,— виды существуют при более лабильной кормовой базе, в большей степени являются эврифагами. В более низких широтах пищевые ниши рыб, как правило, уже, виды являются более стенофагами — они существуют при более стабильной кормовой базе. Поэтому в высоких широтах максимальная продуктивность будет обеспечиваться при меньшем числе видов в поликультуре, но занимающих более широкие экологические ниши, а в более низких широтах набор видов будет больше, но экологические ниши видов,

[1] Термины монокультура и поликультура я употребляю здесь в расширенном понимании — применительно не только к прудовому рыбоводству, но и к естественным водоемам. Несомненно, что более или менее скоро грани между прудовым рыбоводством и рыбным хозяйством, во всяком случае во внутренних водоемах, настолько сгладятся, что термины поликультура и монокультура можно будет применять с полным основанием и по отношению к естественным водоемам.

...ающих поликультуру, будут уже. Естественно, что при подборе видов для акклиматизации как в монокультуре, так и в поликультуре надо стремиться вводить в водоемы такие виды, которые давали бы самую высокую «оплату корма», т. е. эффективнее всего использовали бы корма (Васнецов, 1951)

Акклиматизация нового вида в водоем может осуществляться тремя путями, а именно:

1) когда в водоем вселяется такой вид, который будет использовать кормовые объекты, ранее не использовавшиеся местной промысловой фауной. Примеры этому — акклиматизация китайских растительноядных рыб в водоемах Каракумского канала или вселение в Каспий кефали. В результате этого мероприятия в водоеме создается новая пищевая ниша, расширяется кормовая база водоема;

2) когда в водоем вселяется новый ценный промысловый вид, который использует те же корма, что и менее ценные представители местной фауны или представители, менее эффективно использующие корма. Примерами такой акклиматизации может служить вселение во многие водоемы леща и сазана или вселение форели во многие водоемы южного полушария;

3) когда в водоем вселяется ценный хищный вид, который потребляет малоценных и непромысловых представителей местной фауны. Примерами подобного рода акклиматизации может служить вселение севанской форели гегаркуни в оз. Иссык-куль, судака во многие озера умеренных широт, акклиматизация американского черного окуня и змееголова в ряде замкнутых водоемов.

Естественно, что самым надежным, наиболее гарантированным от неудач методом акклиматизации является создание новых пищевых ниш в водоеме, вселение таких видов, которые использовали бы ранее неиспользуемые промысловыми рыбами корма. В этом случае во избежание возможных неожиданностей желательно знать потенциальный возможный спектр питания вселяемого объекта, чтобы предвидеть возможные изменения пищевых отношений в водоеме.

Более сложен и требует большей осторожности второй случай, т. е. вселение на замещение. При этом в первую очередь речь должна идти о таких видах, ценность которых безусловно выше ценности представителей местной фауны, даже если в новых условиях рост их несколько замедляется и товарные качества ухудшаются. В этом отношении на первое место должны быть поставлены осетровые и значительная часть видов лососевых рыб. Что касается осетровых, то их акклиматизация в тех водоемах, где они водились, а сейчас отсутствуют, является, конечно, первоочередной задачей вне зависимости от того, кормовую базу какой местной промысловой рыбы они будут использовать.

Проводя акклиматизацию на вытеснение, т. е. с целью замены менее ценного вида более ценным, надо иметь в виду, что в программу этой работы должны быть включены не только акклиматизация и воспроизводство вселяемого вида, но и подавление численности того вида местной фауны, «на место которого» вселяется новый вид.

При акклиматизации на вытеснение, когда вместо менее ценного вида местной фауны вселяется более ценный, необходимо учитывать экологические свойства как вселяемого, так и вытесняемого видов. Если условия водоема, куда вселяется новый вид, изменчивы, то более эврибионтный вид, как вселяемый, так и вытесняемый, оказывается в более благоприятных условиях, чем стенобионтный, т. е. узко приспособленный. В стабильных условиях картина складывается обратная, преимущество получает стенобионтный вид.

При акклиматизационных работах надо учитывать, что в пределах сложившейся фауны (фаунистическом комплексе) пищевые отношения

между видами, питающимися сходными группами кормов (бентосом, планктоном и др.), ослаблены благодаря расхождению спектров питания, т. е. вследствие различного видового состава пищи. Как говорилось, основные пищевые связи в сложившейся фауне направлены по вертикали от продуцентов к консументам первого и второго порядков. Наоборот, при наличии в водоеме видов различных фаунистических комплексов, например в Амуре китайского, арктического, бореального происхождения, наиболее обостренные пищевые отношения складываются между рыбами, питающимися сходными группами кормов, т. е. занимающих сходные пищевые ниши между бентофагами, планктофагами, хищниками. Естественно, что та же закономерность наблюдается и при вселении в сложившуюся фауну представителей другой фауны. При этом обычно, но, конечно, далеко не всегда наиболее напряженные пищевые отношения возникают между рыбами старших возрастных групп, не между личинками и мальками.

Не менее сложен и третий случай акклиматизационных работ, когда в водоем вселяется хищный вид в расчете на то, что он будет потреблять непромысловых и сорных представителей местной фауны. И в этом случае крайне важно выяснить потенциальный спектр питания вселяемого хищника. При выборе объекта акклиматизации среди хищных рыб в первую очередь, как мне представляется, надо ориентироваться на те ценные в товарном отношении виды, которые приспособлены питаться относительно мелкой добычей и не могут потреблять крупные объекты. Конечно, в случае акклиматизации таких высокоценных видов, как хищные осетровые и некоторые другие рыбы, из этого правила должно быть сделано исключение.

При акклиматизации хищных рыб необходимо учитывать также, что в разных фаунах напряженность отношений хищник — жертва оказывается различной. В фаунах более низких широт отношения хищник — жертва обычно напряженнее, чем в высоких. В водоемах низких широт хищники обычно приспособлены питаться более защищенными жертвами; в свою очередь виды-жертвы оказываются более защищенными или характеризуются более интенсивным темпом воспроизводства, который компенсирует повышенную гибель в результате выедания хищниками. Поэтому при соприкосновении фаун более низких широт с более высокоширотными фаунами хищники фаун более низких широт обычно легче переходят на питание видами высокоширотных фаун, чем хищники фаун высоких широт видами более южного происхождения (естественно, в северном полушарии) Виды-жертвы более высокоширотного происхождения оказываются менее защищенными от хищников низких широт, приспособленными к меньшему прессу хищников. Аналогичная закономерность имеет место и в отношении взаимосвязей паразит — хозяин. Обычно в низких широтах отношения паразит — хозяин оказываются более напряженными.

Существенное значение в повышении кормности водоемов могут и должны иметь вводимые в водоем удобрения. Вопросы теории удобрений применительно к водоемам подробно рассматривались в нашей литературе (Карзинкин, 1952, 1964; Винберг, 1952; Винберг и Ляхнович, 1965; Мартышев, 1958, и др.). Однако если в прудовом хозяйстве удобрения служат одним из обычных методов повышения продуктивности прудов, то в отношении естественных водоемов мы делаем лишь первые шаги применения удобрений. Принципы применения удобрений в прудовом рыбоводстве и в естественных водоемах будут, видимо, несколько различными. Если удобрение в прудах — это кормление главным образом планктонных водорослей, то в естественных водоемах — это главным образом введение в водоем таких преимуществено редких элементов, которые имеются в недостаточном количестве и ограничивают развитие

кормовых и промысловых организмов. Наиболее перспективным путем удобрения морских водоемов мне представляется создание условий для развития кормовых организмов в те моменты жизни промысловых рыб, когда степень обеспеченности пищей наиболее сильно влияет на их смертность. В первую очередь — это, видимо, момент перехода с желточного на внешнее питание и прилежащие к нему этапы внешнего питания. Если бы в это время удалось управлять кормовой базой молоди, это имело бы огромное значение для получения устойчивых урожаев, особенно у рыб со значительными флюктуациями.

Обеспечение воспроизводства стада

В связи с развитием хозяйства во многих случаях, как хорошо известно, мы сталкиваемся с нарушением естественного воспроизводства хозяйственно ценных организмов. Изменение режима рек и их зарегулирование, загрязнение водоемов, включая участки морей, и многие другие формы деятельности человека часто приводят к нарушению условий естественного воспроизводства стад промысловых рыб. Ввиду этого во многих случаях приходится переходить частично, а иногда и полностью на замену естественного воспроизводства искусственным разведением промысловых рыб. В отношении рыб с однократным нерестом в течение жизни, т. е. принадлежащих к видам с нерестовой популяцией первого типа, известен ряд примеров, когда все стадо успешно воспроизводится только путем искусственного разведения на рыбоводных заводах. Таково, например, положение с некоторыми стадами лососей, входящих для размножения в некоторые реки Сахалина. Сложнее обстоит дело с искусственным воспроизводством стад видов рыб с повторным нерестом, т. е. принадлежащих к популяциям второго и третьего типов. В случае нарушения естественного размножения этих рыб необходимо обеспечить сохранение для повторного нереста производителей, у которых были взяты икра и молоки (Кожин, 1964) Молодь, получаемая от повторно нерестующих рыб, оказывается приспособленной к более изменчивым условиям развития и, обладая бо́льшим запасом желтка, к меньшей обеспеченности пищей, чем молодь, полученная от впервые нерестующих родителей. Если при искусственном воспроизводстве невозможно сохранить производителей для повторного нереста, необходимо сохранить естественный нерест, хотя бы незначительной части стада, обеспечив при этом путем системы мелиоративных мероприятий высокий коэффициент промыслового возврата от естественного нереста. Это в первую очередь нужно сделать в отношении осетровых рыб, для которых сохранение повторно нерестующей части стада совершенно необходимо.

Таким образом, в большинстве случаев искусственное разведение должно сочетаться с обеспечением естественного воспроизводства на естественных или искусственных нерестилищах. С учетом того, к какому типу нерестовой популяции принадлежит воспроизводимое стадо, и должно планироваться соотношение величины пополнения, воспроизводимого путем естественного нереста и путем искусственного воспроизводства. К сожалению, в настоящее время при гидростроительстве все воспроизводство даже таких рыб, как осетровые, часто планируется только путем заводского разведения. Между тем и в условиях гидростроительства во многих случаях вполне возможно путем хотя бы создания искусственных нерестилищ сохранить естественный нерест и обеспечить наличие в стаде нужного количества повторно нерестующих рыб. Это требуется для получения не только высококачественного пополнения, но и хорошей товарной рыбы, ибо у большинства видов рыб повторно нерестовавшие особи значительно ценнее в пищевом отношении, чем рекруты.

Таким образом, для расширениого воспроизводства, особенно в условиях гидростроительства, стад промысловых рыб, кроме видов с однократным нерестом в течение жизни и видов, биотехиика разведения которых не связана с гибелью пронзводителей, необходимо сочетание естественного переста с искусственным воспроизводством. Между тем, если разработке биотехники рыбоводства у нас уделяется некоторое внимание, то в области создания искусственных нерестилищ проходных рыб в нижних бьефах плотин и разработки принципов интенсивной мелиорации нерестилищ делается еще крайне мало, а без этого нельзя решить проблемы расширенного воспроизводства стад промысловых рыб с повторным нерестом.

Опыты, проведенные в отношении как литофильных, так и фитофильных проходных рыб, показали, что искусственные нерестилища вполне могут быть использованы ие только в виде нерестовых каналов для размножения лососей (см. отчеты Совместной Канады — США Лососевой комиссии за ряд лет), но и для воспроизводства других рыб — шемая, рыбец, тарань, лещ, судак и др. (Белый, 1963; Билий, 1963). Конечно, икру и молодь, получаемую от естественного переста, можно выращивать на рыбоводных заводах; основная проблема заключается в получении высококачественной молоди от повторно нерестующих рыб и в сохранении производителей для воспроизводства потомства в следующем году.

Биотехника рыбоводства, ставящая своей целью выращивание пополнения стада, способного жить в естественных водоемах, должна исходить из знания характера взаимосвязей разводимой рыбы и ее среды на всех этапах онтогенеза. Нужно знать амплитуду приспособленности вида к условиям жизни. Неверно думать, что биотехника должна обязательно имитировать природные условия развития рыбы, но, вырабатывая биотехиику, нельзя выходить за рамки видовых приспособлений разводимой рыбы. Как известно, условия естественного воспроизводства рыбы часто оказываются весьма неблагоприятными, и коэффициент промыслового возврата может быть очень низок и сильно колебаться из года в год. Задача рыбоводства — не только компенсировать утрату или ухудшение условий естественного воспроизводства, но и при ненарушенных условиях размножения повысить коэффициент промыслового возврата, компенсируя интенсивный вылов.

Биотехника рыбоводства должна иметь целью обеспечить наибольший выход полноценной продукции с минимальной затратой сил и средств. При борьбе с «дикими» рыбами необходимо, чтобы применяемая биотехника не нарушала связей разводимого вида со средой. Молодь рыб, выпускаемая с рыбоводиых заводов в естественные водоемы, должна обладать тем комплексом естественных приспособлеиий (я имею в виду морфо-физиологические свойства, включая поведенческие реакции), которые обеспечивали бы ей жизнь, рост и созревание в естествеиных водоемах.

Иначе обстоит дело в тех случаях, когда человек может управлять онтогенезом рыбы на всех этапах развития до момента превращения ее в товарную продукцию. При этом, меняя морфо-физиологические свойства выращиваемой рыбы, ои соответственно измеияет и ее среду. Например, выводя высокотелых или бесчешуйных карпов, он не помещает их в водоемы, где им приходится преодолевать быстрое течеиие, и охраняет бесчешуйных рыб от повреждеиий кожи. Таким образом, человек сам формирует среду для домашних форм рыб, как и для других домашних животиых, обеспечивающую их существование.

Товарное рыбоводство — это, иесомиенио, одна из самых прогрессивиых форм рыбного хозяйства, когда все звеиья жизненного цикла рыбы находятся под контролем человека. Правда, в иастоящее время рыба,

получаемая от прудового рыбоводства, составляет еще очень небольшой процент общей величины рыбной продукции. Однако в дальнейшем значение товарного рыбоводства как «холодноводного» (разведение форели, палии, хариуса, сигов), так и особенно «тепловодного» (разведение главным образом карпа, а также ряда других карповых рыб и Tilapia) будет возрастать.

Как хорошо известно, продуктивность прудового рыбоводства во много раз выше продуктивности рыболовства в естественных водоемах. Если продуктивность морских и пресноводных рыболовных участков за последние десятилетия в большинстве случаев остается неизменной, а в ряде районов снижается, то продуктивность прудовых хозяйств неуклонно увеличивается. Так, средняя продуктивность прудовых хозяйств РСФСР в 1930 г. была около 2 *ц/га*, а в настоящее время она составляет около 5 *ц/га*. Максимальная же продукция, получаемая даже в умеренных широтах, достигает 30 *ц/га* и более; в субтропической и тропической зонах она еще и намного выше. Несомненно, что дальнейшее развитие рационального рыбного хозяйства пойдет по пути осуществления все большего управления продуктивностью как континентальных, так и морских вод, где вполне возможно интенсивное рыбоводство путем выращивания товарной рыбы в лагунах.

При формировании структуры пополнения очень существенное значение имеет подбор соответствующего родительского стада. Известно, что пол и другие качества получаемого потомства определяются не только биотехникой инкубации икры и выращивания молоди, но и в не меньшей степени качеством и условиями жизни родительского стада. От возраста и условий нагула родителей очень сильно зависит как соотношение полов в потомстве, так и запас желтка в икринке и ряд других качественных показателей развивающегося организма. Поэтому при рыбоводном процессе подбор производителей, позволяющий обеспечить необходимую структуру пополнения, имеет первостепенное значение.

Для обеспечения успешного хода рыбоводного процесса крайне важно правильно понимать закономерности формирования и регуляции плодовитости у рыб. Изменения плодовитости часто взаимосвязаны с изменением запаса желтка в икринке, т. е. изменение плодовитости родительского стада может определить режим кормления молоди на первых этапах внешнего питания. Правильный подбор производителей должен также обеспечить разнокачественность пополнения, необходимую для существования популяции промысловой рыбы, в естественных водоемах.

Как при разработке биотехники рыбоводства, так и при мелиорации естественных водоемов крайне важно знать специфику отношений развивающегося организма со средой на каждом этапе онтогенеза и характер перехода с одного этапа развития на другой. Знание экологических и морфо-физиологических закономерностей развития объектов рыбоводства на каждом этапе онтогенеза необходимо как для отработки правильной биотехники и допустимых ее изменений на каждом этапе, так и для своевременной ее смены. Так, если, как указывалось выше, рыбы на ранних этапах онтогенеза оказываются в большей степени стенофагами и смена пищи при переходе с этапа на этап совершается более резко, чем на более поздних этапах, то это значит, что на ранних этапах онтогенеза контроль за характером корма и его сменой должен быть более строгим и заменять корма нужно осторожнее, чем на более поздних этапах. Это справедливо в отношении большинства экологических групп рыб, и исключений из этой закономерности известно очень мало.

Существеннейшее значение для рыбоводных работ имеет знание закономерностей роста рыбы. Рыбовод должен обязательно знать связь роста на первых этапах онтогенеза с ростом в последующие периоды жизни, связь роста и возраста полового созревания, чтобы суметь фор-

мировать наиболее продуктивную структуру популяции промысловой рыбы.

Для успешного формирования пополнения путем рыбоводства необходимо также знать закономерности естественной смертности как от абиотических, так и от биотических причин. Без знания летальных границ действия абиотических факторов на каждом этапе онтогенеза нельзя, естественно, осуществлять эффективный контроль за режимом инкубации и выращивания. Не менее важно знать и биотические причины смертности. Если при заводском выращивании обычно удается в значительной степени снять непосредственное выедание хищниками, то в отношении паразитов и болезней этого пока сказать нельзя. К сожалению, эффективность работы многих рыбоводных заводов еще по настоящее время часто определяется степенью поражения рыб паразитами и болезнями. Как хорошо известно, огромнейшее значение в формировании пополнения промыслового стада имеют сроки и режим выпуска продукции рыбоводных заводов в водоем. Молодь каждой рыбы приспособлена скатываться с нерестилищ и переходить на места нагула на определенном или определенных этапах онтогенеза; выпуск раньше или позже, чем на этапе ската, может вызвать повышенную смертность. Как недодержка, так и передержка выращиваемой молоди на рыбоводных заводах нежелательна и может привести к увеличению смертности.

Важнейший рычаг управления продуктивностью популяций промысловых организмов — это регламентация воздействия хищников на стадо рыбы и увеличение таким путем выхода промысловой продукции.

Биотическая мелиорация при регламентации воздействия хищников на популяцию промысловой рыбы может осуществляться путем сокращения численности хищника, в ряде случаев охраной мирной рыбы в период интенсивного питания хищников и тем самым переключением их на потребление сорных, а иногда и вредных организмов (см. главу II) Биотехника защиты, особенно молоди ценных промысловых видов, от хищников разработана еще недостаточно. В некоторых случаях такой защитой может быть создание специальных укрытий (shelters) для молоди, где она оказывается недоступной для хищников (Hubbs a. Eshmeyer, 1938); в других случаях, если хищник приходит к местам концентрации молоди и на ее миграционные пути, защитой может быть недопущение его к местам скоплений (Никольский, 1950) Возможно применение и некоторых других приемов. Однако в большинстве случаев регулировать воздействие хищников приходится путем сокращения их численности. Часто хищник поедает не только ценный промысловый вид, но и виды, питающиеся теми же кормами, что и ценный промысловый вид. В таких случаях, уничтожая хищника, мы тем самым не только охраняем ценный промысловый вид, но и виды, потребляющие его корма, ухудшая этим обеспеченность пищей ценного вида и продуктивность его популяции. В качестве примера можно напомнить хотя бы взаимоотношение молоди нерки — красной — с гольцом (Salvelinus) и колюшкой. Голец питается как молодью нерки, так и колюшкой, потребляющей те же корма, что и молодь красной. Ограничив численность гольца, мы резко ухудшаем условия питания молоди нерки в озерах, вследствие чего замедляется ее рост, задерживается скат в море и, возможно, увеличивается смертность в море. Поэтому при регуляции численности хищника в некоторых случаях одновременно приходится сокращать и численность объектов его питания, не имеющих промыслового значения.

Особо перспективно и часто технически легче ограничивать численность вредных водных беспозвоночных, которые поедают икру, молодь, а часто и взрослых рыб. Этот вред может быть весьма значительным. Методика регламентации численности вредных водных беспозвоночных обычно очень примитивна и малоэффективна. Видимо, существенное

значение здесь должны иметь методы создания искусственных концентраций и последующего отлова. Некоторые опыты в этом отношении, например привлечение вредных водных насекомых на «черный» цвет и последующий их отлов (Мазохин-Поршняков, 1957), дали обнадеживающие результаты. Во всяком случае разработка методов биотической мелиорации, основанной на знании закономерностей естественной смертности,— это очень важный рычаг управления продуктивностью популяций.

Рациональная эксплуатация хозяйственно ценных популяций

Очень важный метод повышения продуктивности популяций промысловых организмов — это их рациональная эксплуатация. Как говорилось выше, популяции любого вида организмов, как растительных, так и животных,— это непрерывно работающий трансформатор энергии. Это — система, получающая энергию из внешнего мира и перерабатывающая ее согласно своей видовой специфике, строящая из нее свою биомассу и отдающая энергию обратно во внешний мир. Естественно, что у разных видов организмов и при разных условиях этот процесс протекает с разной интенсивностью и характеризуется у каждого вида своей качественной спецификой. При разных режимах жизни популяции соотношение энергии, идущей на построение ее биомассы, т. е. тела слагающих ее организмов, и на поддержание жизни оказывается весьма различным. Задача в том и заключается, чтобы разработать такие режимы «работы» популяции хозяйственно ценных организмов, которые позволяли бы при минимуме потребляемых популяцией ресурсов получать максимальное количество хозяйственно ценной продукции нужного ассортимента и качества.

Таблица 106. **Возможная рыбная продуктивность при получении хозяйственно ценной продукции в виде растительноядных (второе звено пищевых цепей) и бентосоядных (третье звено) рыб по сравнению с современной продуктивностью, принятой за 100%**

Бассейн	Бентофаги, %	Растительноядные рыбы, %
Северный Каспий	160	1260
Арал	140	1120
Амур	225	1726
Енисей	176	1110

В общем виде задача заключается в том, чтобы при имеющихся в водоеме кормовых ресурсах получать максимум рыбной продукции наиболее высокого качества. Для этого необходимо в первую очередь, чтобы промысловыми организмами использовался максимум кормовых ресурсов, и использовался бы наиболее эффективно, т. е. при минимальном кормовом коэффициенте. Выше мы говорили, что чем большее количество рыбы можно получить в виде второго звена трофических цепей, т. е. растительноядных рыб, тем обычно выше общая продуктивность водоема. Однако добиться того, чтобы вся съедаемая в водоеме животными растительность непосредственно шла на построение тела хозяйственно ценных организмов, практически не удается. Если бы это можно было сделать, то, конечно, прирост продукции весьма возрос бы. Как видно из табл. 106 (Никольский, 1956), в разных бассейнах нашей страны улов можно было бы весьма увеличить, если бы получать всю рыбную продукцию в виде второго звена пищевых цепей.

Естественно, что в северных широтах относительная роль растительности, потребляемой в пищу хозяйственно ценными организмами, будет много меньше, чем в водоемах низких широт. При построении рационального рыбного хозяйства на том или ином водоеме очень важна задача правильно спланировать видовой состав уловов. Это, конечно, не только биологическая, но в значительной мере и экономическая проб-

лема. Экономист должен решить, что́ в настоящее время важнее: получить, например, с Азовского моря 1 *кг* судака или 5—7 *кг* бычков и тюльки; либо с озер Белоруссии 1 *кг* щуки или 7—10 *кг* мелкой плотвы и окуня. В зависимости от того, в виде какого звена пищевой цепи целесообразно получать хозяйственно ценную продукцию, необходимо будет планировать и состав уловов, а если окажется целесообразным базировать уловы на хищной рыбе, то планировать и такой режим эксплуатации хищной рыбы, который обеспечивал бы получение максимума продукции. Если же будет признано целесообразным получать основную продукцию в виде мирных рыб, то численность хищной рыбы должна быть тем или иным способом ограничена. Однако при этом надо учесть сказанное выше о снятии при этом пресса хищника как с промысловых, так и с непромысловых видов, часто потребляющих ту же пищу, что и промысловые.

Однако в большинстве водоемов та или иная часть кормовых ресурсов как первого, так и второго звеньев трофических цепей не может быть использована ни молодью, ни взрослыми промысловыми рыбами. В Амуре, например, значительная часть русловых личинок Chironomidae используется только мелкими пескарями, которые в свою очередь уже служат пищей промысловым хищным рыбам. Поэтому во многих водоемах определенная часть вылова всегда должна планироваться и в виде хищных рыб. Планирование видового состава уловов должно основываться на знании пищевых отношений в водоеме еще и потому, что чрезмерная интенсификация промысла одного вида часто может приводить к увеличению численности других, обычно менее ценных видов (часто принадлежащих к другим фаунистическим комплексам), популяции которых развиваются за счет кормов, недоиспользуемых интенсивно облавливаемыми популяциями промысловых видов. Такие примеры известны в отношении и морских, и пресноводных рыб (Larkin, 1963)

Таким образом, при планировании интенсификации вылова того или иного промыслового вида одновременно надо увеличивать вылов и малоценных видов, потребляющих те же корма, что и ценный промысловый вид. Очень важно также, чтобы основное промысловое изъятие осуществлялось уже после того, как популяция промысловой рыбы в данном сезоне использовала свою кормовую базу, т. е. закончила основной период нагула. В отношении полупроходных рыб наших южных морей — леща, сазана, судака и других — это должна быть осень, в отношении лососей — начало нерестовой миграции и т. д.

При расчете величины вылова промысловых видов рыб в водоеме приходится учитывать происходящие в нем в разные годы изменения кормовой базы. Если кормовая база обеспечивает тому или иному виду в данном году бо́льший прирост биомассы популяции, то величину его вылова можно увеличить. При этом надо иметь в виду, что максимальная продуктивность популяции достигается не при максимальном или минимальном индивидуальном темпе роста особей, а при средних величинах темпа роста. При самом быстром росте, т. е. в разреженных посадках, корма используются менее полно и эффективно, чем в посадках средней плотности. В переуплотненных посадках соотношение поддерживающего и продуцирующего кормов меняется в пользу первого, и общая продуктивность популяции также снижается. Сказанное хорошо иллюстрируется приведенными выше примерами (стр. 101—103).

Наконец, очень важный метод более полного освоения кормовой базы водоема — это соответствующий подбор возрастной структуры стада, при которой полнее всего осваиваются корма. У большинства видов рыб, особенно в умеренных и низких широтах, и у достигших половой зрелости рыб состав пищи и нагульные площади рыб разного размера и возраста различны. Следовательно, интенсивно облавливая старшие

возрастные группы и сокращая их численность, мы оставляем недоиспользованной часть кормовых ресурсов, которыми не питаются особи младших возрастных групп, а иногда остаются без должного использования и кормовые ресурсы отдельных районов, где кормятся только старшие возрастные группы. Так, например, повторно нерестующие особи атлантическо-скандинавских сельдей осваивают для нагула более западные и северные районы Атлантики (район Шпицбергена), чем впервые нерестующие особи (район Баренцева моря). Сокращение численности старших возрастных групп сельди приводит к недоиспользованию кормовой базы этих районов (Марти, 1956).

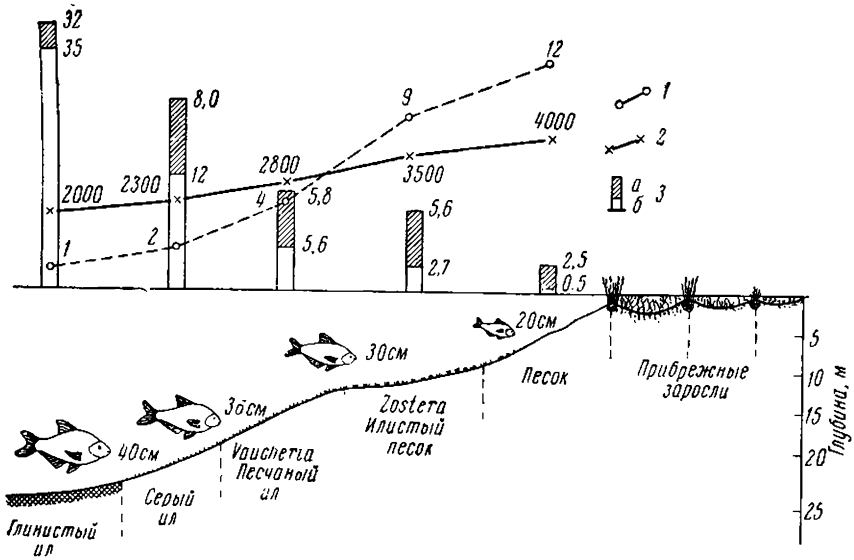


Рис. 112. Распределение средней биомассы бентоса в июне 1951 г., суммы градусо-дней и продолжительность пребывания рыбы на биотопах (по Бервальду, 1961)

1 — продолжительность пребывания рыбы на каждом биотопе (в мес.); *2* — количество градусо-дней в году; *3* — биомасса бентоса (в *г/м²*) (*а* — моллюски без раковин, *б* — мотыль). Числа возле контуров рыб показывают средний размер нагуливающегося леща (в *см*)

Важно, как это отмечает Марти (1956), что разница в распределении связана с размерами в большей степени, чем с возрастом рыбы. Быстро растущие особи младших возрастов, близкие по размерам к рыбам старших возрастов, мигрируют на нагул вместе с последними.

Лещ Аральского моря старших возрастов осваивает более глубокие части Аральского моря, занятые грунтами в виде серого ила с высокой биомассой мотылей, которые совсем не осваиваются младшими возрастными группами леща (рис. 112; Бервальд, 1961). Различия в составе пищи и в местах нагула отмечены также у леща Каспия и леща Азовского моря (Бердичевский, 1964). У арктической трески *Gadus morhua morhua* L. самые старые и повторно нерестующие особи держатся в основной массе западнее и севернее, чем впервые нерестующие. Более крупная треска также менее привязана ко дну, чем впервые нерестующая. Различен, как известно, и состав пищи трески разных возрастов. Особи старших возрастов речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. в Балтийском море питаются крупными моллюсками, держащимися глубже, чем моллюски, которыми кормятся более мелкие и молодые особи камбал (Желтенкова, 1954) Подобных примеров различий в составе потребляемых кормов и местах нагула особей разного размера и возраста в пределах популяции одного и того же вида можно привести очень много (Бердичевский, 1964).

Конечно, у рыб старших возрастных групп эффективность использования кормов («оплата корма») обычно ниже, чем у более молодых. Однако из этого вовсе не вытекает необходимость перестраивать популяции промысловых рыб так, чтобы они состояли почти исключительно из впервые нерестующих рыб, тем более что состав пищи повторно нерестующих рыб, как указывалось, обычно отличен от состава пищи впервые нерестующих, и влияние численности поколений рыб старшего возраста обычно почти не отражается на росте особей во впервые созревающих поколениях (Поляков, 1962).

К сожалению, мы еще очень плохо знаем, как у разных видов промысловых рыб меняется с возрастом «оплата корма» — соотношение поддерживающего и продуцирующего кормов, как меняется это соотношение в зависимости от количества потребляемого корма и режима потребления. Исследования по этим разделам физиологии питания и роста необходимо интенсивно развивать. Конечно, наличие большого количества старых рыб в популяции, у которых снизилась или частично утрачена способность воспроизводства, с точки зрения продукционных возможностей популяции обычно нецелесообразно. Однако надо иметь в виду, что у рыб старших возрастов, как показано выше, процесс стареиия, качество продуцируемых половых продуктов, периодичность размножения очень тесно связаны с обеспеченностью пищей. Если кормов много, то регулирование рыболовства путем резкого сокращения численности рыб старших возрастов может быть и нецелесообразным; в случае же низкой обеспеченности пищей наличие старых рыб в популяции может резко снижать ее продуктивность.

При планировании возрастного состава уловов необходимо знать возрастную структуру впервые созревающих особей, ее изменения в связи с изменением условий жизни и периодичность нереста (нерестится ли одна и та же особь каждый год или нет и какова периодика нереста). Надо знать и характер связи возраста полового созревания с продолжительностью жизни, а также возрастную структуру стареющих особей.

Таким образом, характер использования популяцией кормовой базы служит важным критерием для расчета режима ее эксплуатации.

Существеннейшими показателями, по которым должен строиться расчет режима эксплуатации стад промысловых рыб, служат как нарастание массы тела у особей разного возраста, так и общая величина биомассы отдельных возрастных групп, являющаяся результирующей процесса весового роста особей в данном поколении. У большинства видов рыб нерестовых популяций второго и третьего типов максимальные весовые приросты приходятся на особей среднего возраста, обычно повторно нерестующих. У леща, например,— это 6—7 лет, у судака —4—5 лет и т. д. (Бервальд, 1956; Бердичевский, 1961, 1964).

Значительно сложнее расчет убыли популяции. Непосредственное определение убыли по возрастному составу стада даже на основе средних многолетних данных может приводить к очень значительным ошибкам, особенно в отношении видов рыб со значительными флюктуациями. Поэтому приводимые расчеты носят, естественно, лишь ориентировочный характер. Правда, у таких относительно крупных рыб наших южных водоемов, как лещ и сазан, не говоря уже об осетровых, естественная смертность в среднем возрасте, видимо, как правило, очень невелика. Несколько больше, но также очень незначительна она у таких рыб, как треска, морской окунь и др. Если принять даже завышенные нормы естественной смертности, то и тогда переход основного воздействия промысла на более старшие возрастные группы дает очень значительное увеличение выхода рыбной продукции, а так как крупная рыба обычно ценнее как пищевой продукт, то при этом улучшается и качество улова.

У арктической трески при перенесении основного вылова с особей в возрасте 7+ на особей в возрасте 9+ в результате естественной смертности (по данным рабочей группы по треске Международного Совета по изучению моря, см. Сборник научной информации ВНИРО, № 14, 1959) теряется около 20% особей, а прирост биомассы получается около 125%. У плотвы соответственно при вылове в среднем возрасте 4 года теряется по сравнению с выловом в возрасте 5 лет около трети улова. У среднерусской же плотвы естественная смертность в возрасте от 4+ до 6+ очень невелика.

Как видно из табл. 107, весь улов аральского леща в перспективе может быть на 176% больше, чем в 1939 г., при вылове одного и того же количества особей, но в более старом возрасте.

Много примеров подобного рода потерь при нерациональной эксплуатации приведено в отношении рыб наших южных морей Л. С. Бердичевским (1961, 1964).

Таблица 107. **Зависимость величины вылова от возрастного состава улова аральского леща (по Бервальду, 1956; расчет ведется условно на 10 млн. экз. леща)**

Возраст	Возрастной состав улова, %	Число экземпляров, тыс. шт.		Вес улова,
		1939		
3-летки	5,5	550	280	1 540
4-летки	52,9	5 290	480	25 482
5-летки	36,7	3 670	650	23 855
6-летки	4,5	450	810	3 645
7-летки	0,3	30	1 000	300
8-летки	0,1	10	1 200	120
9-летки	—	—	1 400	
Итого	100,0	10 000		54 942
		1941 г.		
3-летки	0,2	20	280	56
4-летки	12,9	1 290	480	6 195
5-летки	42,1	4 210	650	27 365
6-летки	33,6	3 360	810	27 216
7-летки	11,0	1 100	1 000	11 000
8-летки	0,1	10	1 200	120
9-летки	0,1	10	1 400	140
Итого	100,0	10 000		72 092
		Перспектива		
3-летки	—	—	—	
4-летки	2,0	200	480	960
5-летки	10,0	1 000	650	6 500
6-летки	20,0	2 000	810	16 200
7-летки	50,0	5 000	1 000	50 000
8-летки	10,0	1 000	1 200	12 000
9-летки	8,0	800	1 400	11 200
Итого	100,0	10 000		96 860

Примечание. Средний вес особей леща принят из предположения, что основной лов приходится на второй квартал.

Естественно, что повышение биомассы вылова с популяции путем регулирования возрастного состава уловов дает значительный эффект лишь в отношении рыб с относительно продолжительной жизнью и малой смертностью на средних возрастах. У рыб с коротким жизненным циклом, у которых остаток в нерестовом стаде составляет малый процент от пополнения, перенесение вылова на более старшие возрасты, как правило, дает малый эффект.

Важное значение для повышения продуктивности популяций имеет правильная сезонная дислокация уловов. Выше уже говорилось, что для более полного использования кормовой базы вылов желательно осуществлять по окончании сезона нагула промысловой рыбы, когда она максимально использовала свою кормовую базу. В наших южных морях это время обычно приходится на осень. В северных районах большинство основных промысловых рыб оказываются наиболее упитанными и жирными также осенью; к этому времени у них обычно бывает и максимальный привес тела. Естественная смертность у промысловых рыб с относительно длительным жизненным циклом за период от начала до конца нагула обычно невелика.

Конечно, не у всех рыб и не во всех географических широтах наблюдается значительная сезонная динамика интенсивности питания, а следовательно, жирности и упитанности. Очень невелика сезонная динамика интенсивности питания и жирности, например, у щуки. Слабо выражена сезонная динамика интенсивности питания у ряда тропических рыб; жирность и упитанность многих из них также существенно не меняется в разные сезоны.

В умеренных и частично высоких широтах, в отличие от экваториальных и тропических вод, у популяций животных и особенно у рыб резко выражена сезонность концентрации энергетических ресурсов. Как правило, максимальной биомассы популяция рыб достигает к осени, когда заканчивается сезон ее нагула. К этому же времени в популяции концентрируется и наибольшее количество жиров. Так, треска в водах Исландии содержит весной на 18% меньше жира и белка, чем осенью. Вес печени у трески в Баренцевом море осенью намного (до 70%) выше, чем весной. Беломорская корюшка содержит осенью на 21% больше энергетических ресурсов, чем весной. Только во время нереста самки корюшки теряют около 60% накопленных в организме жиров, из которых около 50% выбрасывается в икре и идет на обеспечение желточного питания потомства, а 10% расходуется на покрытие расхода энергии во время размножения. Аральский лещ осенью содержит на 50—60% больше жира, чем весной, и одновозрастные особи половозрелого леща весят осенью на 12—20% больше (Бервальд, 1956, 1961). Близкая картина наблюдается и у сельди; основной ее улов, правда, несколько меньший, чем трески, приходится на весеннее время, и при этом теряется около 15—20% питательных веществ.

Таким образом, только путем перенесения основного сезона лова трески, корюшки, леща и других рыб с весны на осень общий улов мог бы быть значительно увеличен и намного возрос бы и выход жира.

Если в настоящее время основная добыча рыбы часто осуществляется не в то время, когда рыба бывает наиболее жирной и упитанной, то, как известно, основная причина этого заключается в том, что в определенные периоды года, обычно в период размножения, рыба оказывается легче всего доступной для облова. Легкость добычи товарно менее ценной рыбы оказывается экономически выгоднее, чем добыча товарно более ценной рыбы в другое время года, но труднее поддающейся облову. Ввиду этого перед специалистами по технике лова и ихтиологами, занимающимися изучением поведения рыб, возникает очень важная задача — разработать такие способы добычи, которые сделали бы рентабель-

ным вылов рыбы, когда она как пищевой продукт находится в наиболее ценном состоянии, но при современном уровне техники рыболовства оказывается трудно доступной для добычи.

Достижение максимальной продуктивности эксплуатируемых популяций рыб требует также правильной дислокации добычи рыб в пространстве. Современная концентрация вылова многих рыб (например, воблы, сахалинской сельди и др.) на нерестилищах часто не только дает продукцию далеко не лучшего качества, но и нарушает ход естественного воспроизводства. Во многих случаях значительный прилов молоди объясняется не только мелкой ячеей в орудиях лова, но и добычей в таких местах и в такое время, когда в районах лова скапливается большое количество молоди, как это имеет место, например, с молодью минтая на Канинской банке. Правильная дислокация добычи рыбы в пространстве часто позволяет обеспечить необходимый возрастной состав уловов и без регулирования размеров ячеи. Это особенно важно в отношении тех видов рыб, у которых регулирование размеров особей в уловах при помощи ячеи бывает мало эффективным (например, сельдь)

Таким образом, продуктивность стад промысловых рыб может быть повышена путем: 1) планирования правильного возрастного состава уловов; 2) правильного сезонного графика лова; 3) правильной дислокации добычи в пространстве; 4) установления определенной нормы вылова. Естественно, что режим эксплуатации популяций разных видов будет иметь ряд общих черт, но вместе с тем он будет характеризоваться и своей существенной спецификой. Как указывалось многими авторами, вылов всех видов рыб, за очень редкими исключениями, должен базироваться на созревающих или уже достигших половой зрелости особях. В отношении рыб, нерестующих раз в жизни (нерестовая популяция первого типа), или рыб с очень незначительным процентом повторно нерестующих особей установление минимальной меры допускаемых к вылову особей при облове нерестовых популяций, мигрирующих к местам размножения, безусловно нецелесообразно. Это относится, например, к дальневосточным лососям и атлантическому лососю, к омулю, большинству проходных сельдей и ряду других рыб. Регулированием размерного и возрастного состава особей в нерестовом стаде можно добиться наибольшего эффекта у рыб с длительным жизненным циклом, у которых повторно нерестующие рыбы составляют значительный процент от всей популяции.

В низких широтах, где жизненный цикл рыб обычно короче, регулирование возрастного состава нерестового стада у многих промысловых рыб, как правило, не может дать сколь-либо значительного увеличения уловов.

Расчет желательного возрастного состава уловов должен базироваться на следующих показателях:

1) приросте (индивидуальном) веса рыбы разных возрастов;

2) изменении биомассы каждой возрастной группы (включая анализ естественной смертности на разных возрастах);

3) спектре питания каждой возрастной группы и характере использования популяцией кормовой базы в целом;

4) «оплате корма» разными возрастными группами при разных соотношениях концентраций корма и кормящейся рыбы;

5) качестве половых продуктов, продуцируемых особями разного возраста;

6) темпе роста особей разных поколений.

Общий расчет необходимой структуры изымаемой популяции несколько варьирует из года в год в зависимости от состояния кормовой базы и численности отдельных поколений в пополнении (последнее корректируется через изменения темпа роста).

В отношении даже основных промысловых рыб мы еще не имеем пока полного комплекса необходимых данных для расчета оптимального возрастного состава уловов, но в этом случае приходится базироваться хотя бы на минимальном наборе необходимых сведений.

Неправильно ориентировать вылов таким образом, чтобы уловы большинства промысловых рыб состояли почти исключительно из быстрорастущих впервые нерестующих особей (Терещенко, 1913; Чугунов, 1928, и др.). При такой эксплуатации стад, как правильно показано Л. С. Бердичевским (1964), общий выход рыбного мяса оказывается ниже, чем при эксплуатации многовозрастной популяции. Кроме того, потомство, получаемое от впервые нерестующих рыб, обычно обладает меньшим запасом желтка и в изменчивых условиях часто оказывается менее жизнестойким, чем потомство, получаемое от повторно нерестующих рыб. Как указывалось выше, очень важным элементом, обеспечивающим высокую продуктивность стада, является установление нормы вылова (Никольский, 1950).

Однако я считаю весьма вредным противопоставление «контингента вылова» правилам рыболовства (Бараиов, 1918, 1925). Выше было показано, как значительно может меняться возможный вылов в зависимости от того, в каком возрасте и в какое время года добыта рыба. Поэтому научно обоснованная, допустимая норма вылова должна сочетаться с определенной регламентацией режима эксплуатации, а не противопоставляться ей. Общее нормирование вылова и дислокация вылова по районам должны входить в общую систему мероприятий, слагающих единую систему рациональной эксплуатации стад промысловых рыб.

Для разработки правильной сезонной и пространственной дислокации добычи необходимо опираться на данные о: 1) сезонной динамике биологических показателей у разных возрастных групп в популяциях промысловых рыб (жирность, упитанность, прирост веса, ход созревания половых продуктов и др.); 2) дислокации в пространстве рыб разного возраста и биологического состояния и закономерностей их перемещений; 3) закономерностях, которым подчиняются образование концентраций промысловых рыб, места и время их образования.

Биологические основы построения правил рыболовства

Необходимость регламентации вылова рыб в целях сохранения их запасов и обеспечения воспроизводства стала ощущаться уже в древние времена. В первый период своей истории рыболовное законодательство опиралось главным образом на религиозные обряды и поверья. Так, например, у прибалтийских славян до захвата их земель Тевтонским орденом были священные озера и реки, где лов рыбы был запрещен. К. М. Бэр (1854) высказывает предположение, что, возможно, это были нерестилища лососей, считавшиеся святыми местами, и доступ туда не разрешался. В древнем Китае верили, что рыбака, поймавшего и не выпустившего обратно в воду самку с текучей икрой, постигнет «кара божья» — он больше не будет иметь детей (Chen a. Lin, 1935). Возможно, что «рыбные посты» были связаны также с необходимостью ограничить вылов рыбы в определенное время года (Fulton, 1911). Несомненно, что во многих других религиях некоторые правила и обряды были связаны с необходимостью охраны рыбных ресурсов.

Насколько мне известно, самое древнее гражданское рыболовное законодательство было у сумерийцев, живших в Междуречье между нижним течением Тигра и Евфрата, около четырех тысячелетий назад. У сумерийцев были запретные для рыболовства районы и специальные лица, осуществлявшие надзор за рыболовством. В Китае около трех

тысяч лет назад существовала специальная служба рыболовного надзора и устанавливались запретные для рыболовства сезоны в целях охраны нерестующих рыб (Walford, 1958). В Индии весьма совершенное рыболовное гражданское законодательство относится к 246 г. до н. э. Это так называемый колонный закон царя Ашока (King Asoka pillar edict.), посвященный охране животных ресурсов страны, включая и рыб (Нога, 1950). В этом замечательном документе для охраны рыбных ресурсов запрещается лов рыбы в определенные дни дождливого периода, совпадающие с определенными фазами луны, когда происходит нерест основных пресноводных промысловых рыб Индии. Интересно, что в этом же законе перечислялись ядовитые рыбы, которых запрещалось употреблять в пищу.

В России некоторые общие положения об охране рыбных ресурсов были изданы, по-видимому, при царе Алексее Михайловиче, а специальное рыбохозяйственное законодательство появилось при Петре Первом. Это законодательство касалось лова крючной снастью главным образом осетровых (Вешняков, 1886; Кузнецов, 1902). В 1743 г. в Астрахани был создан впервые в нашей стране специальный орган — «рыбная контора» для надзора за рыбными промыслами края.

Рыболовное законодательство, призванное обеспечить охрану и воспроизводство рыбных ресурсов, фактически уже на первых этапах своего становления превратилось в орудие охраны интересов отдельных групп рыбопромышленников, конкурировавших с другими. Так, например, создание запретной зоны перед устьями Волги имело целью не столько охранять рыбные ресурсы, сколько защищать интересы крупных речных рыбопромышленников (Мейснер, 1932). Уже в древнем Риме, где внутренние водоемы были частной собственностью (Thomazi, 1947), рыболовное законодательство носило четко выраженный классовый характер. В нашу задачу не входит дать обзор истории рыболовного законодательства. Это осуществлено в ряде капитальных работ (Бэр, 1854; Вешняков, 1886; Кузнецов, 1902; More a. More, 1903; Alvard, 1932; Fulton, 1911; Graham, 1956; Fort a. Brayshaw, 1961; Cooley, 1963, и ряд других).

Регулирование рыболовства возникло и долгое время осуществлялось применительно к рыбным ресурсам внутренних водоемов. Рыболовное же законодательство, касающееся открытых морских вод, было с древних времен (Бэр, 1854) направлено на защиту интересов рыбаков данной страны по отношению к рыбакам других стран (Fulton, 1911). Однако уже в конце прошлого столетия и в ряде районов морского рыболовства стало остро ощущаться снижение уловов, вызванное чрезмерной интенсификацией рыболовства, а в отношении некоторых видов стали уже проявляться признаки перелова. Все это заставило государства, в экономике которых рыболовство играло существенную роль, ставить вопрос о необходимости международного регламентирования добычи некоторых промысловых рыб. Заслуга в постановке вопроса о необходимости международной регламентации морского рыболовства принадлежит созданному в 1902 г. Международному Совету по изучению моря — старейшей международной рыбохозяйственной организации, очень много сделавшей для разработки биологических основ рыбного хозяйства и теоретических вопросов ихтиологии. В настоящее время есть ряд международных соглашений, так сказать «международных правил рыболовства», направленных на сохранение и воспроизводство тех объектов мирового рыболовства, которые эксплуатируются рыбаками разных государств (см. Сборник Международных соглашений о рыболовстве, 1961).

В нашей стране и за рубежом до недавнего времени существовали две точки зрения на методику регулирования рыболовства. По одной точке зрения, которую отстаивал Ф. И. Баранов (1918, 1925, 1946, 1956 и др.) регулирование рыболовства должно осуществляться только путем уста-

новления нормы — контингента — вылова. Все же остальные меры якоб
только связывают инициативу рыбаков и мешают правильной организ
ции рыболовства. В 1946 г., ссылаясь на американский опыт организаци
промысла палтуса, Баранов писал: «Заслуга американцев в том, что он
прямо и сознательно, не прячась за разные оговорки, стали на точку зр
ния контингентирования уловов и последовательно ее проводят». И да
лее, цитируя высказывания «Pacific Fisherman» № 6, 1945, он пише
«Раз установлен контингент, то всякие другие ограничения рыболовств
лишь увеличивают издержки производства, не принося пользы рыбны
запасам».

По другой точке зрения, правила рыболовства — это тот рычаг, кот
рый одновременно с установлением ежегодной нормы вылова позволяе
рыбной промышленности обеспечивать высокую продуктивность попул
ции промысловых рыб и рыбохозяйственных угодий в целом. Согласн
этой точке зрения, правила рыболовства не противопоставляются норми
рованию вылова, а составляют вместе с нормированием добычи единую
систему мер управления продуктивностью эксплуатируемых популяци
рыб. Очень показательно, что сами американцы по отношению к промы
лу палтуса уже в 1946 г. вынуждены были наряду с нормированием вы
лова ввести промысловую меру и запретить промысел в определенны
местах и определенными орудиями, если имеет место значительный при
лов молоди (Никольский, 1948).

В последнее время и Ф. И. Баранов (1962) пришел к выводу о недо
статочности контингента вылова и необходимости установления опред
ленного режима рыболовства. В 1962 г. он писал: «Разумеется, мы
считаем рациональным промысел, основанный на вылове маломерно
рыбы. Но мы хотели показать, что охрана маломерной рыбы не може
улучшить положение[1], да это доказано и столетним опытом. В основ
организации рационального рыбного хозяйства должны быть положен
иные принципы. Прежде всего необходимо выяснить, каков должен бы
качественный и количественный состав стада, обеспечивающий наибол
ший годичный прирост (и улов).

Далее, необходимо установить, каков должен быть качественный
количественный состав улова, допускающий стабилизацию желательно
состава стада. На этой основе должен быть разработан план эксплу
тации водоема, устанавливающий, где, когда, какая рыба и в како
количестве должна вылавливаться. И тогда, надо думать, не потребует
дальнейшего регулирования рыболовства». Но то, что предлагает Бар
нов (1962), и есть регулирование рыболовства. Жаль, что Баранов н
сослался при этом на тех ихтиологов, которые давно об этом говори
(Бервальд, 1956, 1961; Бердичевский, 1961, и др. Мейснер, 1933; Никол
ский, 1956, 1958, 1958а).

Таким образом, сторонники регулирования рыболовства путем толы
установления контингента вылова вынуждены были согласиться с нео
ходимостью регламентации размеров вылавливаемых рыб, районов
времени вылова. Поэтому можно с удовлетворением признать, что в н
стоящее время наши ученые держатся единой точки зрения, разработа
ной ихтиологами и сочетающей установление нормы вылова с регламе
тацией мест, времени и размеров вылавливаемых рыб.

Каковы же пути регламентации рыболовства и какие положени
должны быть отражены в правилах рыболовства?

[1] Ф. И. Баранов ошибается, считая, что большое количество молоди может отр
зиться на росте половозрелых особей. Обычно этого не бывает, так как молодь и взр
лые рыбы питаются разной пищей. Кроме того, особенно в условиях индустриализац
и изменения режима водоемов в результате нарушения условий размножения часто н
блюдается острая недохватка молоди. Это же происходит нередко и в естественн
водоемах. Неурожаи молоди, как известно, наблюдаются у самых различных экологи
ских групп рыб.

Выше мы рассмотрели методы, позволяющие определить ежегодную норму изъятия, т. е. норму или контингент вылова. Рассмотрим теперь, какие меры нужны для получения необходимого размерного состава улова и определения рациональных мест и времени лова.

В большинстве стран земного шара, в которых есть рыболовное законодательство, кроме статей, запрещающих применение средств добычи рыбы, уничтожающих все живое (уничтожение рыбы взрывами и отравляющими веществами и др.), все меры регулирования, направленные на рационализацию рыболовства, можно объединить в следующие группы: 1) установление мест, запретных для лова рыбы (closed area), 2) установление времени, запретного для добычи рыбы (closed seasons), 3) установление разрешаемых размеров добываемой рыбы (legal size) и минимальных, разрешаемых к употреблению размеров ячеи орудий лова (minimum mesh size), а также размеров других орудий лова, например рыболовных крючков. В ряде правил рыболовства, начиная с первых правил рыболовства, введенных в Англии в 1278 г., установлены минимальные расстояния между выставляемыми орудиями лова и регламентируются некоторые способы применения разрешенных орудий. Например, в правилах рыболовства Волго-Каспийского бассейна запрещался замет неводов «в замок», т. е. одновременно с обоих берегов реки.

Вот, собственно, тот набор мер регулирования, направленных на охрану рыбных ресурсов и повышение продуктивности облавливаемых популяций рыб.

Естественно, что всякое планирование и регламентирование, в том числе рыболовства, может достичь цели лишь в том случае, если оно основано на знании того, что планируется и регламентируется, в нашем случае — знании экологии рыбы.

Важной мерой повышения продуктивности облавливаемых популяций служит исключение из районов рыболовства тех мест, где держатся молодь и неполовозрелая рыба, мест размножения, особенно в тех случаях, когда при лове на нерестилищах уничтожаются отложенная икра и молодь.

В настоящее время запрет рыболовства в том или ином водоеме или участке водоема очень редко бывает круглогодичным. Обычно он устанавливается на определенный срок, связанный с тем или иным звеном жизненного цикла рыбы.

Рассмотрим биологические основы установления запретных мест и сезонов лова. Установление закрытых для рыболовства сезонов и районов специфично для каждого вида рыбы и района рыболовства, а также несколько меняется из года в год в связи с условиями погоды.

Очень важной мерой воспроизводства стада промысловой рыбы служит пропуск к местам размножения необходимого количества производителей нужного качества с соблюдением должного соотношения полов. Особое значение правильное установление запрета имеет в отношении проходных и полупроходных рыб. Правильно рассчитанный «ступенчатый запрет» лова этих рыб во время хода должен обеспечить достаточно полное освоение нерестовых площадей полноценными производителями, а также необходимый половой состав последних. Расчет запрета лова во время нерестового хода должен базироваться на знании структуры ходовых косяков и размерно-половой структуры нерестовой популяции. Огромное значение имеет правильное установление сроков действия этого запрета. Как отмечает В. И. Мейснер (1932, стр. 60—64), неверно установленные сроки запрета часто не только не достигают цели, но могут принести существенный вред. Во всяком случае сроки запрета лова во время хода должны быть адаптированы к каждому основному промысловому виду, обеспечивая пропуск необходимой части стада на нерестилища и возможность вылова установленной части стада. Естественно,

что общая продолжительность и «структура» запрета должна найти отражение в правилах рыболовства, но в каждом конкретном году календарные сроки его действия должны увязываться с условиями погоды и численностью нерестового стада.

Запрет лова на местах размножения призван обеспечить успешный нерест и развитие молоди до той стадии, пока она покинет нерестилища. Особенно важна регламентация рыболовства на нерестилищах по отношению к литофильным и фитофильным рыбам, у которых во время лова на нерестилищах обычно не только нарушается процесс нереста, но часто уничтожается много икры. Регламентация лова на нерестилищах требует знания как сроков нереста, так и характера дислокации производителей на нерестилищах. Нельзя запрещать лов на местах, где нерестуют преимущественно впервые нерестующие рыбы, и разрешать облов на местах нереста повторно нерестующих производителей, и наоборот.

Важное значение по отношению к ряду видов рыб имеет установление запретных мест лова в тех районах, где расположены места нагула молоди и неполовозрелых особей. Подобного рода ограничительные меры особенно необходимы в отношении таких донных рыб, как камбалы, численность стада которых очень сильно зависит от концентрации молоди часто на сравнительно незначительных кормовых площадях. Ограничение лова на местах концентрации молоди имеет важное значение также в отношении тех видов рыб (в первую очередь сельди), которые, проходя даже через крупную ячею орудий лова, оказываются уже нежизнеспособными.

В ряде правил рыболовства запрещается лов на местах зимовки. Как известно, во время зимовки многие как морские (океаническая сельдь, многие камбалы), так и проходные и полупроходные (осетровые, карповые) пресноводные рыбы образуют плотные скопления, легко поддающиеся облову. Молодь многих рыб образует зимовальные скопления отдельно от взрослых. Естественно, что лов в местах скопления зимующей молоди должен быть запрещен.

Сложнее обстоит дело со взрослыми рыбами. Если известна величина зимовальиого скопления, то вылов части зимующих особей, особенно в начале зимовки, когда рыбы бывают товарно наиболее ценными, сам по себе не вызывает возражений: при разумном нормировании он не может отрицательно сказаться на продуктивности популяции. Однако, как известно, для успешной зимовки рыба должна накопить достаточное количество резервных веществ, которые обеспечивают у нее процесс обмена веществ в период зимовки. Если рыба находится в пассивном состоянии, интенсивность обмена веществ у нее низкая; если же ее тревожить, то, естественно, интенсивность обмена и расход энергетических резервов у нее увеличиваются, и зимовка, а также последующий нерест проходят менее успешно. Поэтому если промысел необходимо вести во время зимовки, то его надо осуществлять в концентрированные сроки, преимущественно в начале зимовки. Целесообразнее же всего концентрировать промысел большинства видов (лещ, сазан, лососи, осетровые, сельди) в период зимовальной миграции. В это время, как было показано выше, обычно рыбы товарно наиболее ценны и вместе с тем не нарушается нормальный ход их зимовки.

Дислокация рыболовства должна определяться не только и, пожалуй, не столько запретными районами. Дислокация вылова должна планироваться на основе знания распределения рыб разного возраста и их биологического состояния и обеспечивать определенный качественный и количественный состав улова.

Важной мерой управления продуктивностью облавливаемых популяций путем изъятия определенного размерного состава служит мини-

мальная «промысловая мера», т. е. установление минимальных размеров разрешаемой к вылову рыбы. До недавнего времени в отношении большинства промысловых рыб считалось, что промысловая мера должна устанавливаться таким образом, чтобы охранять от вылова рыб, не достигших еще возраста половой зрелости (Мейснер, 1933). Однако у видов рыб, у которых большинство особей нерестует несколько раз в жизни, как показано в ряде работ (об аральском леще — Бервальд, 1956; о ряде промысловых рыб — Бердичевский, 1964), для обеспечения наиболее высокой продуктивности популяций необходимо, чтобы основу уловов составляли не впервые нерестующие, а повторно нерестующие особи.

Для определения рационального возрастного состава уловов, а тем самым промысловой меры необходимо знать темп весового роста рыб, максимальную продолжительность их жизни, величину естественной смертности за каждый год после достижения половой зрелости. Как известно, у многих повторно нерестующих рыб в необлавливаемых популяциях максимальная биомасса отдельных возрастных групп приходится не на возраст первого нереста, а на более старые возрастные группы. У ряда видов рыб естественная смертность половозрелых рыб среднего возраста оказывается незначительной и естественная убыль не приводит к снижению общей биомассы последующих возрастных групп, а наоборот, общая биомасса нарастает. Так, общая биомасса трески (после годов военного запуска) нарастает до 11 — 13-летнего возраста (Rollefsen, 1954); у леща Аральского моря нарастание биомассы, видимо, продолжается до 8—9-летнего возраста. Однако, как правильно указывал еще В. И. Мейснер (1932), при установлении промысловой меры и связанных с этим минимальных размеров ячеи в орудиях лова необходимо учитывать разницу в возрасте и размерах рыб разного пола. В противном случае путем такого «регулирования» рыболовства легко нарушить необходимую размерно-половую структуру популяции и свести к минимуму количество особей того или иного пола в нерестовом стаде, а тем самым, естественно, нарушить и воспроизводство стада.

Необходимо подчеркнуть, что одинаково опасны как недооценка установления промысловой меры и минимальной разрешаемой ячеи в орудиях лова, так и переоценка значения этих мер. Регламентация размеров вылавливаемых рыб требует постоянного контроля, что часто связано с затратой значительного труда и времени. Поэтому в отношении тех видов рыболовства, где промысловой меры можно не устанавливать, ее вводить не надо. Нет необходимости устанавливать промысловую меру на рыбу при облове мигрирующих на нерест видов рыб с нерестовой популяцией первого типа и рыб с очень незначительным остатком — таких, как лососи, проходные сельди, омуль и некоторые другие сиги (сырок, тугун и др.), корюшка. Однако минимальная промысловая мера безусловно необходима при лове лососей на местах нагула в море. Соблюдение этой меры должно обеспечиваться установлением как минимального размера ячеи в дрифтерных лососевых сетях, так и минимальных размеров крючков, употребляемых при ярусном лове. Устанавливая промысловую меру, нужно стремиться обеспечить ее реализацию путем ведения лова в тех местах и в то время, где и когда держатся рыбы нужных размеров. Нужно стремиться к тому, чтобы вылов рыбы нужного размерного, полового состава и биологического состояния осуществлялся орудиями лова, не требующими «пропуска рыбы через ячею».

Пропуск большинства сельдевых и других нежных рыб через ячею орудий лова все равно приводит к гибели основной массы особей, прошедших через ячею, и фактически регулирование размера вылавливаемых рыб оказывается фикцией. В отношении более жизнестойких рыб (многие тресковые, карповые, окуневые) регулирование размерного состава

размерами ячеи сетных орудий рыболовства вполне возможно и часто вполне целесообразно, причем в таких случаях необходимо учитывать все формы селективного действия размеров ячен, т. е. отбор рыб разной упитанности и жирности, разного пола, с разной степенью зрелости половых желез.

Устанавливая размеры ячеи в орудиях рыболовства, нужно учитывать и то, что при этом часто искусственно создается «запуск рыболовства» в отношении мелких малоценных видов, которые усиленно размножаются и создают неблагоприятные условия для жизни ценных промысловых видов, поедая их корма, а иногда и икру. Особенно характерный пример этому — превращение в результате неправильной организации рыболовства лещево-судаковых озер в плотвично-окунево-ершовые. Поэтому регулирование ячей размеров вылавливаемых ценных промысловых рыб не должно устранять воздействия рыболовства на малоценных рыб, потребляющих те же корма, которыми питаются промысловые рыбы, лов которых регламентируется.

Формы регулирования численности непромысловых рыб весьма разнообразны, но при осуществлении этих форм нельзя забывать о воздействии рыболовства на все виды, связанные пищевыми отношениями.

Таким образом, современные правила рыболовства должны быть не столько сводом санкций за неправильные формы эксплуатации сырьевой базы, сколько руководством к наиболее рациональному использованию стад промысловых рыб — такому использованию, которое обеспечивало бы максимальную продуктивность облавливаемых популяций.

Сказанное о правилах рыболовства в территориальных водах в значительной степени может быть распространено и на международные соглашения, регламентирующие эксплуатацию стад промысловых рыб, облавливаемых рыбаками разных стран. Современные довольно многочисленные международные рыболовные соглашения (см. Сборник международных соглашений о рыболовстве, Van Cleve a. Johnson, 1963, и др.) основаны в значительной степени на тех же принципах, что и правила рыболовства во внутренних водах. Эти соглашения предусматривают установление определенной ячеи в орудиях лова, способов лова, величины орудий рыболовства и др. Часто устанавливается общая норма (квота) вылова для каждой страны, участвующей в соглашении (например, конвенция между Канадой и США о палтусе, Советско-Японская конвенция о лососях Тихого океана и др.). В некоторых случаях устанавливаются запретные сроки и районы рыболовства и т. д.

Таким образом, и в отношении промысловых ресурсов, эксплуатируемых разными странами, вполне возможно повышение продуктивности популяций промысловых организмов путем соответствующей регламентации промысла на основе международных соглашений. Я не могу согласиться с мнением Мейснера (1933, стр. 57), что международные соглашения о регулировании рыболовства не имеют перспективы. Современный опыт говорит об обратном. Несомненно, что путем регламентации рыболовства в международных водах можно значительно повысить продуктивность стад промысловых рыб Мирового океана.

План рациональной эксплуатации сырьевой базы рыбной промышленности

Общеизвестно, что всякое рациональное хозяйство носит плановый характер. Это полностью относится и к эксплуатации сырьевых ресурсов водоемов. План эксплуатации рыбных ресурсов должен включать в качестве необходимой составной части и план воспроизводства. Рациональное рыбное хозяйство предполагает прямую количественную связь между объемом работ по воспроизводству и величиной улова.

Я не буду подробно останавливаться на планировании комплекса мероприятий, связанных с организацией сырьевой базы. Основы планирования сырьевой базы хорошо освещены Мейснером (1932), который считал, что для составления плана необходимо установить:

1) на каких видах рыб следует базировать хозяйство, какие из них наиболее выгодны по сумме своих биологических, экономических и технических свойств;

2) когда надо вылавливать рыб, в какое время года и в каком возрасте;

3) где, в какой части водоема должен быть организован лов с точки зрения биологической, экономической и технической целесообразности;

4) какое количество рыбы допустимо к вылову при условии сохранения наивысшей мощности ее в водоеме;

5) какими способами и орудиями лова следует, по биологическим, экономическим и техническим соображениям, ловить рыб.

Все эти положения полностью сохраняют силу и в настоящее время.

Остановимся на части плана, предусматривающей, так сказать, сбор урожая, т. е. на планировании вылова.

Для организации правильной эксплуатации и воспроизводства сырьевой базы необходимо в каждом бассейновом управлении рыбной промышленности иметь службу сырьевой базы, в функции которой должны входить: 1) составление долгосрочных и краткосрочных прогнозов состояния и распределения сырьевой базы; 2) планирование вылова; 3) планирование и реализация мероприятий по воспроизводству.

Планирование вылова включает в первую очередь установление нормы вылова (контингента) отдельно по видам промысловых рыб. Этим самым обеспечивается необходимое изъятие и тех видов, которые представляют малую ценность и могут недолавливаться, и ценных промысловых видов, в отношении которых при нерегламентируемом рыболовстве возможен перелов. При рациональном рыбном хозяйстве установленная на данный год или квартал норма вылова того или иного вида не может быть превышена. Редкие исключения допустимы лишь с ведома службы сырьевой базы и подлежат специальному контролю. Ведь перевыполнение плана при рациональном хозяйстве, построенном на научной основе, показывает, что в планировании были допущены какие-то просчеты, недоучтены какие-то резервы. Если в процессе эксплуатации стада промыслового объекта или водоема в целом выявляются какие-либо неиспользованные возможности, то они должны быть тщательно проверены и, как правило, включены в план добычи на следующий год или квартал.

Когда рассчитана общая норма вылова, должен быть спланирован размерный состав уловов видов рыб с относительно длинным жизненным циклом (многие тресковые, камбаловые, карповые, окунеобразные, сиги, осетровые и др.). Лов рыб с коротким жизненным циклом должен базироваться на облове нерестовой популяции главным образом во время или перед началом нерестовой миграции, причем размерная и возрастная структура уловов должна соответствовать структуре нерестовой популяции.

На основе знания закономерностей распределения и концентраций рыб разного биологического состояния и динамики этого состояния планируется географическое и сезонное размещение вылова. Естественно, что сезонный график вылова и его пространственная дислокация, так же как размерно-возрастная структура уловов, спроектированные биологами, подлежат рассмотрению с экономической и технической точек зрения, но данные, основанные на анализе закономерностей динамики сырьевой базы, должны служить основой, на которой планируется хозяйство. Создавая эту основу, необходимо опираться на теорию динамики стада рыб.

Заключение

Изложенное в этой главе может быть кратко резюмировано следующим образом.

1. Современный пищевой баланс человечества испытывает большой недостаток белка, но это не есть результат истощения белковой продуктивности биосферы, а связано с неправильным ведением хозяйства, продуцирующего белковую пищу, в частности рыбного. Путем осуществления системы мелиоративных (включая акклиматизационные), рыбоводных и регуляторных мероприятий можно во много раз увеличить выход рыбных продуктов, обеспечив ими с избытком человечество.

2. Рациональное рыбное хозяйство характеризуется получением рыбохозяйственных угодий максимальной рыбной продукции наиболее высокого качества, с минимальной затратой сил и средств и расширенным воспроизводством сырьевой базы.

3. Под биологическими основами рыбного хозяйства понимается нами комплекс биологических знаний, необходимых для построения рационального рыбного хозяйства. В этот комплекс входят морфо-экологофизиологические сведения, необходимые для управления продуктивностью популяций промысловых рыб и рыбохозяйственных угодий в целом, а также сведения по физиологии и экологии поведения рыб, необходимые для эффективного рыболовства. Наконец, в понятие биологических основ рыбного хозяйства входит комплекс биологических знаний, необходимых для совершенствования обработки, хранения и утилизации рыбного сырья.

4. Важный метод повышения продуктивности рыбохозяйственных угодий — обеспечение максимально полного использования промысловыми рыбами естественных кормовых ресурсов водоемов. Эта задача может решаться разными способами: сокращением численности бесполезных видов животных — потребителей тех же кормов, которые потребляют и рыбы; сокращением длины трофических цепей, конечным звеном которых является промысловая рыба; акклиматизационными мероприятиями, включающими как вселение рыб, потребляющих те же корма, что и менее ценные аборигены, так и создание новых пищевых ниш. Одним из способов является также удобрение водоемов.

5. Необходимой составной частью мероприятий по повышению продуктивности популяций промысловых организмов является обеспечение воспроизводства популяции. Эта задача решается как путем повышения эффективности естественного нереста с использованием для этого комплекса методов абиотической и биотической мелиорации, так и путем искусственного рыборазведения и выпуска подрощенной молоди в естественные водоемы. В отношении рыб, нерестовая популяция которых состоит из пополнения и остатка, для обеспечения полноценного воспроизводства стада, как правило, необходимо сочетание размножения на естественных нерестилищах с разведением на рыбоводных заводах. При этом достигается сохранение более ценных производителей — повторно нерестующих рыб.

6. При рыбоводстве, обеспечивающем пополнение стад рыб в естественных водоемах, человек обязан биотехническими средствами сохранять приспособительные связи развивающейся рыбы с ее средой. В прудовом рыбоводстве, где все звенья жизненного цикла рыб управляемы, человек, меняя морфо-физиологические особенности разводимой рыбы, сам создает для нее соответствующую среду.

7 Правильная эксплуатация стад промысловых рыб — это также важный метод повышения их продуктивности. В общем виде задача заключается в том, чтобы энергетические ресурсы, поступающие извне, перерабатывались популяцией промысловых организмов с максималь-

8. Правильная организация эксплуатации рыбных ресурсов водоемов включает в качестве важной меры планирование должного соотношения видов рыб в улове. Это соотношение должно быть таким, чтобы корма в водоеме использовались с максимальной эффективностью, т. е. сохранялся наиболее ценный состав биомассы промысловых видов и не допускалось интенсивное развитие рыб, представляющих малую пищевую ценность, за счет кормов ценных видов.

9. Эффективное использование кормов в водоеме связано с правильной сезонной дислокацией вылова, когда основная масса рыбы вылавливается по окончании сезона нагула и использования кормовой базы. Наиболее эффективное использование кормов и максимальный прирост общей биомассы достигаются при высоком, но не максимальном индивидуальном росте рыб в популяции. Повышение эффективности использования кормовых ресурсов в водоемах достигается и правильным соотношением возрастных групп в уловах, поскольку рыбы разного возраста осваивают в водоеме разные корма.

10. Подбор правильной возрастной структуры уловов должен базироваться на знании темпа нарастания индивидуального веса с возрастом рыб, динамики старения и естественной смертности, хода полового созревания, а также изменения с возрастом рыб соотношения продуцирующего и поддерживающего кормов. Путем перестройки возрастной структуры уловов в направлении увеличения процента рыб старших возрастов часто удается значительно повысить продуктивность популяции рыб с повторным нерестом.

11. Продуктивность популяций промысловых рыб можно повысить путем правильной сезонной дислокации вылова. Максимум вылова должен приходиться на тот сезон, когда рыба оказывается наиболее товарно ценной и уже завершила основной сезон нагула. В отношении большинства рыб умеренных широт эта мера может дать большой эффект. В тропической зоне, где сезонные явления выражены менее резко, эта мера обычно не столь эффективна.

12. Реализация в уловах планируемого возрастного состава и вылов рыбы в планируемый сезон года связаны с приуроченностью уловов к определенным географическим районам, где в данное время держится рыба определенного возраста или определенного биологического состояния. Поэтому в план рациональной эксплуатации стада промысловой рыбы должно входить также планирование географического распределения уловов.

13. Обеспечение вылова рыбы в определенный сезон года и в определенном возрасте требует значительного усиления физиологических и экологических исследований по изучению поведения и рецепции рыб, а также исследований по технике добычи. В результате таких исследований должны быть разработаны эффективные способы лова, позволяющие рентабельно добывать рыбу тогда, когда она товарно наиболее ценна.

14. План рациональной эксплуатации стада промысловой рыбы должен включать допустимый лимит вылова на каждый год, возрастной состав уловов, сезонный график вылова и географическую локализацию уловов. Противопоставление нормы (контингента) вылова иным формам регулирования рыболовства неправильно и может отрицательно сказаться на продуктивности популяций промысловых рыб.

15. Правила рыболовства, возникшие в ряде стран, видимо, еще до начала нашей эры, преследовали цель охраны рыбных ресурсов от оскудения, но фактически обычно были направлены на защиту интересов какой-либо одной общественной или экономической группы.

16. Рыболовное законодательство первоначально возникло для охраны рыбных ресурсов внутренних вод и проходных рыб. В отношении

открытых морских вод законодательство с древних времен было направлено на защиту интересов рыбаков той или иной страны и лишь с конца прошлого столетия стало оказывать некоторое влияние и на упорядочение эксплуатации сырьевых ресурсов.

17. Рациональная эксплуатация рыбных ресурсов должна предусматривать установление как ежегодной нормы вылова, так и определенных правил рыболовства, обеспечивающих наибольшую продуктивность облавливаемых популяций.

18. Правила рыболовства, направленные на обеспечение высокой продуктивности стад промысловых рыб, должны: а) регламентировать рыболовство во времени и пространстве, т. е. ограничивать лов в тех местах и в то время, где и когда это наносит ущерб состоянию и воспроизводству стад промысловых рыб; б) обеспечивать вылов рыб необходимого размера и возраста и в наиболее ценном товарном виде.

19. Установление размерного и возрастного состава уловов должно основываться на знании темпа весового роста, динамики биомассы каждой возрастной группы, хода естественной смертности. Регулирование размерного и возрастного состава может осуществляться как добычей в определенных местах и в определенное время, так путем регламентации орудий рыболовства, в первую очередь установления определенных размеров ячеи в сетных орудиях. При этом необходимо учитывать характер селективного действия орудий рыболовства.

20. При регулировании вылова ценных промысловых рыб нельзя создавать в водоемах условия, благоприятствующие развитию сорных и малоценных видов рыб, оказывающих влияние на кормовую базу ценных видов. При регламентации рыболовства надо учитывать необходимость постоянного регулирования тем или иным способом численности малоценных видов.

21. Современные правила рыболовства — это не столько свод санкций о неправильных формах эксплуатации рыбных ресурсов, сколько руководство к наиболее рациональному использованию стад промысловых рыб. Правила рыболовства в форме международных соглашений о рыболовстве должны распространяться и на ресурсы Мирового океана, облавливаемые рыбаками разных стран.

22. Рациональное рыбное хозяйство должно предусматривать наличие специальной службы сырьевой базы, в функции которой входит составление прогнозов состояния сырьевой базы, планирование и организация сырьевой базы, обеспечение ее правильной эксплуатации и расширенного воспроизводства.

23. План эксплуатации сырьевой базы должен включать количественное и качественное нормирование вылова, географическую и сезонную дислокацию добычи рыбы и соответствующую дислокацию рыболовного флота и орудий рыболовства.

24. Биологические основы планирования и организации эксплуатации сырьевой базы при составлении плана добычи и воспроизводства рыбных ресурсов должны сочетаться с техническими основами и быть просмотрены через призму экономики.

Глава двенадцатая

Дальнейшие задачи в области изучения динамики популяции рыб

Заканчивая рассмотрение проблемы динамики стада рыбы, необходимо кратко остановиться и на дальнейших задачах, которые возникают перед биологией в разработке этой проблемы.

В разработке общебиологических вопросов проблемы динамики популяций, как мне представляется, в настоящее время основное внимание исследователей должно быть сосредоточено главным образом на дальнейшем изучении двух групп вопросов: 1) закономерностей изменчивости и особенно энергетики и механизмов изменчивости особей в популяциях и 2) приспособлений к саморегуляции численности, энергетической и экологической сторон этого процесса. Разработка этих вопросов необходима для решения проблем управления как филогенезом, так и онтогенезом, познания механизмов, обеспечивающих стабильность и изменчивость видов и высших таксономических категорий. Большие задачи стоят в области разработки и таких вопросов динамики популяций, которые важны для развития рыбного хозяйства.

Если генеральной линией развития рыбного хозяйства в прошедший период было освоение новых районов и объектов рыболовства, то уже в ближайшем будущем, хотя задача освоения новых объектов сохранит свою актуальность, на первое место все в большей степени будет выдвигаться проблема интенсификации рыбного хозяйства, проблема повышения продуктивности популяций промысловых организмов и рыбохозяйственных угодий в целом.

Соответственно этим задачам хозяйства должны планироваться и задачи науки. За ближайшие пять, максимум десять лет, как мне представляется, рыбохозяйственная биологическая наука должна завершить в отношении всех основных объектов и районов рыболовства разработку принципов, методов и техники составления долгосрочных прогнозов, как оперативных, так фоновых и фундаментальных, превратив службу прогнозов в инженерную службу. Большое внимание при этом должно быть уделено механизации и автоматизации как сбора и обработки первичного материала, так и составлению окончательных расчетных данных по всем звеньям прогноза. Наша наука много работает в этом направлении, но ей, по-моему, недостает целеустремленности и нередко мешает боязнь оторваться от старых неверных традиционных представлений. После завершения указанной работы и превращения службы прогнозов в инженерную службу за научными работниками останутся только консультативные функции, а это значит, что освободится большая армия исследователей, занятая сейчас составлением конкретных прогнозов. Силы этих исследователей могут быть направлены на углубление разработки перспективных проблем, стоящих перед нашей наукой. В общей форме перспективная задача биологической рыбохозяйственной науки мне мыслится как выявление биологических закономерностей и разработка методов управления динамикой численности и биомассы популяций промысловых организмов в целях повышения их продуктивности.

Разработка этой проблемы должна создать научную базу для перестройки рыбной промышленности в направлении активного управления сырьевой базой. Если разработка круга вопросов, связанных с созданием теоретических основ прогнозирования динамики популяции требовала

в первую очередь изучения чисто экологических вопросов, то создание теории управления продуктивностью популяций требует разрешения в первую очередь комплекса эколого-физиологических проблем. Ведь естественно, что основной метод управления продуктивностью — это регулирование комплекса обменных процессов, протекающих в организме.

Первоочередной задачей эколога в дальнейшей разработке проблемы динамики популяций является выявление приспособительной сущности протекающих в организме и популяции процессов, а это в свою очередь позволяет лучше понять механизмы их становления, характер и параметры действия. Кардинальная задача — это познание закономерностей морфо-эколого-физиологической изменчивости, определяющих как процесс онтогенеза, так — и на это должно быть обращено особое внимание — разнокачественность особей в популяциях. Проблема разнокачественности, ее биологический смысл и механизмы регуляции — это одна из важных проблем современной биологии. Мы, ихтиологи, должны внести в ее разработку достаточно весомый вклад. Несомненно, что очень важный раздел, в разработке которого наука и у нас и за рубежом сильно отстала,— это возрастная генетика и вопросы старения организма. Между тем с вопросами возрастной генетики связано очень много важных сторон проблемы управления продуктивностью популяций как рыб, так и других животных. Успешное решение многих вопросов регулирования рыболовства и вопросов рыборазведения очень сильно зависит от развития исследований в области возрастной генетики.

Серьезнейшее внимание должно быть уделено изучению круга эколого-физиологических вопросов, связанных с проблемой обеспеченности пищей популяций промысловых рыб. Проблема регуляции кормовых коэффициентов и максимально полного и эффективного использования кормов не только при искусственном разведении, но и, пожалуй, в первую очередь в естественных водоемах — это, как мне представляется, очень важная и перспективная проблема. Естественно, что познание закономерностей обеспеченности пищей связано с разработкой ряда гидробиологических проблем и в первую очередь с выяснением характера пищевых взаимоотношений рыб и беспозвоночных и выработкой методов повышения кормности водоемов путем регуляции численности хищных беспозвоночных — потребителей рыбьих кормов.

Для повышения продуктивности популяций очень важно познание закономерностей роста рыб — закономерностей, определяющих характер роста и соотношения процессов накопления в организме резервных веществ и построения тела рыбы. Очень важная и крайне слабо разработанная проблема — это познание закономерностей, определяющих соотношение темпа индивидуального роста особей и темпа роста биомассы популяции. Последние вопросы уже входят в раздел эколого-физиологических исследований, которые ставят своей задачей выяснить такую структуру популяции каждого вида и режим ее «работы», при которых обеспечивается при минимальном расходовании кормов максимальный выход хозяйственно ценной продукции. Раздел экологии, часто называемый биоэнергетикой популяций, несомненно заслуживает самого пристального внимания со стороны экологов и физиологов. Границы и возможности этого раздела экологии пока еще недостаточно ясны, но несомненно, что познание закономерностей аккумуляции и трансформации энергии популяциями разной структуры, принадлежащими к разным видам промысловых организмов,— это очень актуальная проблема, теснейшим образом связанная с познанием хода биопродукционного процесса.

Уже современное рыболовство стало мощнейшим фактором в жизни рыб, и роль его, несомненно, будет все больше усиливаться. Наряду с прямым, непосредственным влиянием на стада промысловых рыб рыбо-

ловство оказывает и огромное косвенное влияние, последствия которого скажутся, возможно, через длительное время, а некоторые, например селекция по полу, уже начали сказываться. Ввиду этого в наших исследованиях необходимо уделить серьезное внимание изучению всего многообразия форм селективного действия рыболовства. В связи с тем, что в добыче рыбы все большее значение приобретают бессетевые способы лова, крайне важно изучить закономерности селективного действия этих способов лова. Такие исследования теснейшим образом связаны с познанием закономерностей рецепции и поведения рыб разного возраста, пола и находящихся в разном биологическом состоянии. Проблема селективности орудий и способов рыболовства, несомненно, заслуживает того, чтобы биологи ее интенсивно разрабатывали.

Я остановился лишь на некоторых вопросах проблемы динамики стада рыб, разработка которых мне представляется важной и перспективной. Я не касался многих важных, так сказать, традиционных вопросов, которые занимают большое место в наших перспективных и ежегодных планах. Разработка этих вопросов, несомненно, необходима, но они имеют уже достаточно длительную историю и пути их решения ясны, поэтому на их рассмотрении я позволю себе не останавливаться. Несомненно, что многие из задач, стоящих перед советской ихтиологией в разработке проблемы динамики стада рыб, являются общими для ихтиологов всех стран (Шефер, 1957; Graham, 1956; Walford, 1958; Rollefsen, 1960; Bohl, Mann u. Wünsche, 1962, и мн. др.). В разработке проблемы динамики стада рыб международная кооперация весьма желательна, так как в повышении продуктивности гидросферы заинтересованы народы всех стран.

Новые вопросы, вставшие перед биологией в области проблемы динамики стада рыб, естественно, требуют некоторой перестройки методики исследования и в первую очередь усиления экспериментальных исследований: я имею в виду не столько классический лабораторный эксперимент (в этом отношении у отечественных ихтиологов есть и определенный опыт и традиции), сколько развитие экспериментальных исследований в природной обстановке. Для налаживания этих исследований нашей науке предстоит очень серьезно поработать над выработкой методики работы и соответствующей аппаратуры. В этом отношении опыт, имеющийся и у зарубежной науки, весьма ограничен.

Хозяйственная деятельность человечества часто ставит исключительные биологические эксперименты. Достаточно упомянуть хотя бы гидростроительство. К сожалению, мы очень слабо используем эти эксперименты для решения наших научных проблем. Мы оказываемся плохо подготовленными и к началу эксперимента, и плохо следим за его ходом, а следовательно, не можем делать и полноценных выводов. Несомненно, что эксперименты, возникающие в результате хозяйственной деятельности человека, надо шире использовать в научных целях, к ним надо хорошо готовиться, начиная наблюдения заблаговременно, до начала эксперимента.

Поскольку с разработкой проблемы динамики стада рыбы в большой мере связано обеспечение научных основ для создания обильной, устойчивой, разнообразной и высококачественной сырьевой базы рыбной промышленности, то естественно, что от успеха решения стоящих перед нами задач во многом зависит и успех развития рыбной промышленности.

Разработка проблемы динамики популяций имеет и огромное общебиологическое значение для решения таких проблем, как проблема вида, видообразования и изменчивости, проблемы онтогенеза и многие другие; и в этом отношении на нас, ихтиологах, лежит большая ответственность, обязывающая нас сделать все от нас зависящее для дальнейшей успешной разработки рассматриваемой проблемы.

Литература

Абдельмалек С. А. 1963. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых планктоноядных рыб в районе Великой Салмы Кандалакшского залива Белого моря. Дисс.

Аверинцев С. В. 1948. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., Пищепромиздат.

Азбелев В. В. и Лагунов И. И. 1958. О соотношении полов у семги.— Зоол. журн., т. 37, № 10.

Алиев Д. С. 1953. Ихтиофауна пресноводных озер Западного Узбоя.— Труды Мургабск. гидробиол. станции, вып. 2.

Алиев Д. С. 1961. Опыт получения потомства от дальневосточных растительноядных рыб в условиях Туркмении.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (21).

Алявдина Л. А. 1951. Состояние и распределение нерестилищ осетра и севрюги на участке р. Волги Саратов — Камышин.— Труды Саратовск. отд. Касп. фил. ВНИРО, т. I.

Амброзов А. И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C. V.) залива Петра Великого.— Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (ТИНРО,) т. 6.

Амброз А. И. 1956. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепровско-Бугского лимана. Изд-во АН УССР

Андреев В. Г 1949. Повышение уловистости речных закидных неводов.— Рыбн. хоз., № 1.

Анисимова И. М. 1956. Некоторые особенности инкубации икры карпа в зависимости от возраста производителей.— Изв. Моск. рыбоводно-мелиор. опытн. станции, т. 1.

Анисимова И. М. 1956а. Гонады двадцатилетних карпов.— Там же.

Анохин П. К. 1962. Теория функциональной системы как предпосылка к построению физиологической кибернетики. Биологические аспекты кибернетики. Изд-во АН СССР.

Анохина Л. Е. 1959. О связи плодовитости и жирности салаки *Clupea harengus membras* L.— Докл. АН СССР, т. 129, № 6.

Анохина Л. Е. 1960. О связи плодовитости, изменчивости размеров икринок и жирности беломорской сельди *Clupea harengus pallasiaris-albi* Berg.— Докл. АН СССР, т. 133, № 4.

Анохина Л. Е. 1960а. О характере изменений плодовитости салаки *Clupea harengus membras* L., нерестящейся в Рижском заливе, в связи с изменениями ее жирности.— Труды Латв. отд. ВНИРО, вып. 3.

Анохина Л. Е. 1962. Некоторые вопросы плодовитости сельди Онежского залива.— Докл. АН СССР, т. 142, № 6.

Антонов А. Е. 1962. Многолетние изменения гидрологических условий в южной части Балтийского моря и их влияние на промысел. Автореф. дисс.

Антонов А. Е. 1962а. Фоновой прогноз относительной урожайности некоторых промысловых рыб Балтийского моря.— Рыбн. хоз., № 11.

Антонов А. Е. и Скорняков В. И. 1958. Особенности распределения сельди в районе Доггер-банки осенью 1957 г.— Труды БалтНИРО, вып. 4.

Анухина А. М. 1962. Материалы по экологии беломорской наваги *Eleginus navaga* (Pall.).— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 1 (22).

Анухина А. М. 1963. О связи качества икры наваги с численностью поколений. Тез. Совещ. Карельск. фил. АН СССР. Петрозаводск.

Ассман А. В. 1962. Выедание естественных кормов карпами при различном кормовом режиме и различной плотности посадки.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 42.

Асхаев М. Г. 1958. Окунь. Сб. «Рыбы и рыбн. хоз. Байкала». Иркутск.

Бабушкин Н. Я. 1947. Плодовитость каспийской белуги.— Зоол. журн., т. 26, вып. 4.

Баранов Ф. И. 1914. Лов сельди ставными сетями.— Материалы к познанию русск. рыболов., т. III, вып. 6.

Баранов Ф. И. 1918. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства.— [illegible]

Баранов Ф. И. 1925. Рыболовство и предельный возраст рыб.— Бюлл. рыбн. № 9.
Баранов Ф. И. 1929. О плодовитости рыб методологии научно-промысловых следований.— Бюлл. рыбн. хоз., № 1.
Баранов Ф. И. 1933. Техника промышленного рыболовства. М.— Л., КОИЗ.
Баранов Ф. И. 1939—1940. Теория и расчет орудий рыболовства. Пищепромиздат.
Баранов Ф. И. 1946. Американская система рыбного хозяйства.— Рыбн. хоз., № 12.
Баранов Ф. И. 1953. Выступление в прениях на Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства.— Труды Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
Баранов Ф. И. 1956. По поводу выступлений профессора П. А. Моисеева и кандидата биологических наук Т. Ф. Дементьевой.— Рыбн. хоз., № 1.
Баранов Ф. И. 1960. Техника промышленного рыболовства. Пищепромиздат.
Баранов Ф. И. 1962. О рациональном рыбном хозяйстве.— Рыбн. хоз., № 11.
Барач Г П. 1952. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи).— Зоол. журн., т. 31, вып. 6.
Барсуков В. В. 1959. Возрастной состав и темп роста судака Рыбинского водохранилища.— Труды Ин-та биол. водохранилищ, вып. 1 (4).
Барсуков В. В. 1961. О зависимости темпа роста рыб от числа особей в поколениях.— Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. № 11.
Беккер В. Э. 1957. О влиянии условий существования на развитие гонад и порционность икрометания у золотого карася [*Carassius carassius* (L.)].— Докл. АН СССР, т. 117, № 5.
Беккер В. Э. 1958. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища.— Труды биол. станции «Борок», т. III.
Беккер В. Э. 1958а. Особенности вителлогенеза у самок золотого карася [*Carassius carassius* (L)] в условиях повышенной плотности населения.— Докл. АН СССР, т. 121, № 6.
Беккер В. Э. 1959. О влиянии плотности населения рыб на их рост и воспроизводительную способность (на примере золотого карася).— Труды Моск.-техн. ин-та рыбн. промышл. и хоз., вып. X.
Белый Н. Д. 1963. Размножение леща (*Abramis brama* L.) на гнездах в низовьях Днепра.— Изв. АН СССР, серия биол., вып. 4.
Білий М. Д. 1963. Нерест судака на штучних нерестовищах типу гнізд у пониззі Дніпра.— Труды Ин-та гидробиол. Укр. АН, вып. 39.
Белянина Т. Н. 1961. Влияние отбирающего действия объячеивающих орудий лова на качественный состав облавливаемой популяции рыб. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Белянина Т. Н. 1963. О плодовитости летней амурской кеты.— Научн. докл. высш. школы, № 4.
Белянина Т. Н. 1964. О связи жирности самок, плодовитости и качества икры у беломорской корюшки *Osmerus eperlanus dentex natio dvinensis* Smitt.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 3 (32).
Белянина Т. Н. 1966. Сезонные изменения жирности беломорской корюшки в связи с созреванием гонад.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР (в печати).
Бервальд Э. А. 1950. Биология размножения основных промысловых рыб Арала. Материалы по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральск. моря. Изд-во Моск. об-ва испытат. природы.
Бервальд Э. А. 1956. Воздействие промысла на продуктивность стад леща Аральского моря.— Вопр. ихтиол., вып. 7.
Бервальд Э. А. 1961. Материалы к установлению оптимальной длины и навески промысловых рыб.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (21).
Бервальд Э. А. 1964. Пути организации рационального рыбного хозяйства на внутренних водоемах. Изд. Ростовск. ун-та.
Берг Л. С. 1935. Материалы по биологии семги.— Изв. Всес. ин-та озерн. речн. рыбн. хоз. (ВНИОРХ), т. 20.
Берг Л. С. 1937 (1961). Карликовые самцы у рыб.— Природа, № 8.
Берг Л. С. 1943. Уровень Каспийского моря и условия плавания в Арктике.— Изв. Всес. геогр. об-ва, т. 75, вып. 4.
Берг Л. С. 1936 (1953). О периодичности в размножении и распространении рыб. Очерки по общ. вопр. ихтиол. Изд-во АН СССР.
Бердичевский Л. С. 1958. Биологические обоснования регулирования северокаспийского рыболовства. М., Госплан, Росглаврыбвод.
Бердичевский Л. С. 1961. Биологические основы рационального ведения рыболовства. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР
Бердичевский Л. С. 1964. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. Изд-во ВИНИТИ.
Берлянд Т. Б. 1961. Теория рыбного хозяйства как раздел биотехнии и ее положение в системе наук в связи с проблемой гидростроительства.— Бюлл. научно-техн. информ. Гидропроекта, вып. 13.
Бикой Ранджан Сен. 1962. Наступление на голод. — «Курьер» ЮНЕСКО, № 7—8.

Бирман И. Б. 1951. О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значении для разработки биологических оснований рыбного хозяйства.— Зоол. журн., т. 30, вып. 6.
Бирман И. Б. 1953. О численности проходных лососевых в связи со степенью их пресноводности и происхождение проходного образа жизни этих рыб.— Зоол. журн., т. 32, вып. 5.
Бирман И. Б. 1954. Динамика численности и современное состояние запасов кеты и горбуши в бассейне Амура.— Труды Совещ. по лососев. хоз. Дальн. Вост. Изд-во АН СССР
Бирман И. Б. 1957. Куро-Сио и численность амурской осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) infsp. *autumnalis* Berg.— Вопр. ихтиол., вып. 8.
Бирман И. Б. 1959. Еще о влиянии Куро-Сио на динамику численности лососей.— Там же, вып. 13.
Бирман И. Б. 1963. О воздействии дрифтерного промысла лососей в открытом море на качественную структуру стада.— Рыбн. хоз., № 6.
Бирман И. Б. и Левандидов В. Я. 1953. Закономерности динамики стад и пути усиления воспроизводства проходных лососей Амура. Труды Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР
Бирюков Н. П. 1956. Использование результатов расчисления темпа роста атлантическо-скандинавских сельдей для различения стад и изучения путей миграций.— Вопр. ихтиол., вып. 6.
Блохинцев Д. И. 1964. Актуальные вопросы современной науки в центр внимания философов. Методологические проблемы науки. Изд-во АН СССР.
Богаевский В. Т. 1951. Приспособление орудий лова к поведению рыб.— Рыбн. хоз., № 12.
Боговров В. Г 1938. Биологические сезоны в планктоне морей на различных широтах.— Докл. АН СССР, т. 19, № 8.
Бойко Е. Г 1955. Колебания роста судака Азовского моря.— Труды Азовско-Черн. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (АзЧерНИРО), вып. 16.
Бойко Е. Г 1961. Основные факторы колебания запаса частиковых и осетровых рыб Азовского моря. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Бойко Е. Г 1964. Прогнозы запаса и уловов азовского судака.— Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр. (ВНИРО), т. 50.
Бойко Е. Г 1964а. К оценке естественной смертности азовского судака.— Там же.
Борисов П. Г. 1960. Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоемах СССР. М., Изд-во «Высшая школа».
Борисов П. Г и Никольский Г В. 1961. Основные этапы развития отечественных биологических рыбохозяйственных исследований за последние 100 лет.— Зоол. журн., т. 40, вып. 8.
Боруцкий Е. В. 1952. Материалы по питанию белого амура [*Ctenopharyngodon idella* (Val.)] и мелкочешуйного желтопера [*Plagiognathops microlepis* (Bl.)] в бассейне Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспед., т. III.
Боруцкий Е. В. 1960. О кормовой базе.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
Боруцкий Е. В. 1963. Вылеты Chironomidae (Diptera) континентальных водоемов разных климатических поясов как фактор обеспеченности рыб пищей.— Зоол. журн., т. 42, вып. 2.
Брюзгин В. Л. 1960. О характеристике роста рыб.— Вопр. ихтиол., вып. 15.
Брюзгин В. Л. 1961. Феномен Ли.— Вопр. ихтиол., вып. 17
Бурдак В. Д. 1956. Рост, половое созревание и особенности состава стада черноморского мерланга [*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)].— Докл. АН СССР, т. 109, № 3.
Бурмакин Е. В. 1961. Абсолютная численность окуня и его ихтиомасса в малых озерах.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Буцкая Н. А. 1955. Об особенностях функции семенника у рыб с различными типами нереста.— Докл. АН СССР, т. 100, № 4.
Буцкая Н. А. 1959. Фолликулярный эпителий семенников и особенности его функции, связанные с типом нереста (на примере окуневых).— Зоол. журн., т. 38, вып. 12.
Быков Н. Е. 1962. Плодовитость аральской салаки *Clupea harengus membras*.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 1 (22).
Бэр К. М. 1854. Материалы для истории рыболовства в России и в принадлежащих ей морях.— Уч. зап. Акад. наук, т. II, вып. 4.
Бэр К. М. 1860. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и в Балтийском море. В кн.: «Исследования о состоянии рыболовства в России», т. I. СПб.
Бэр К. М. 1860а. Рыболовство в Каспийском море и в его притоках, т. II. СПб.
Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— Зоол. журн., т. 13, вып. 3.
Васнецов В. В. 1938. Экологические корреляции.— Там же, т. 17, вып. 4.
Васнецов В. В. 1947. Рост рыб как адаптация.— Бюлл. Моск. об-ва испытат. прир., т. 52, вып. 1.

Васнецов В. В. (ред.) 1948. Сборник «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития». Изд-во АН СССР.
Васнецов В. В. 1951. Об акклиматизации рыб р. Амура в водоемах Европейской части СССР.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 5.
Васнецов В. В. 1953 Закономерности развития и динамика численности рыб. Труды Всес. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд-во АН СССР
Васнецов В. В. 1953а. О закономерностях роста рыб. Сб. «Очерки по общ. вопр. ихтиол.». Изд-во АН СССР.
Васнецов В. В. 1953б. Этапы развития костистых рыб. Там же.
Васнецов В. В. 1953в. Происхождение перестовых миграций проходных рыб. Там же.
Васнецов В. В. 1958. Опыт анализа роста рыб реки Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспед., т. IV.
Вебель А. В. 1934. Беломорская колюшка как объект промысла.— За рыбн. индустрию Севера, № 10.
Веригин Б. В. 1961. Итоги работы по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (21).
Вернадский В. И. 1927. Биосфера. М.
Вернадский В. И. 1934. Очерки геохимии. М.
Вестенберг И. 1958. Развитие теории рыболовства. М.
Вешняков В. И. 1886. Рыболовство и законодательство. СПб.
Винберг Г. Г 1952. Биологические основы минерального удобрения рыбоводных прудов.— Успехи соврем. биол., т. 34, вып. 1 (4).
Винберг Г. Г 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
Винберг Г. Г и Ляхнович В. П. 1965. Удобрение прудов. Изд-во «Пищевая промышленность».
Виноградов К. А. и Ткачева К. С. 1950. Материалы по плодовитости рыб Черного моря.— Труды Карадагск. биол. станции, вып. 9.
Виноградская С. С. 1954. Изменение химического состава икры некоторых рыб Черного моря в процессе ее созревания.— Зоол. журн., т. 33, вып. 1.
Владимиров В. И. 1953. Основные задачи и итоги изучения дунайской сельди.— Труды Ин-та гидробиол. АН УССР, № 28.
Владимиров В. И. 1964. Личиночные критические периоды и смертность рыб.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 1 (30).
Владимиров В. И., Семенов К. И. и Жукинский В. Н. 1965. Качество родителей и жизнестойкость потомства на ранних этапах жизни у некоторых рыб. В кн.: «Теоретические основы рыбоводства». Изд-во АН СССР.
Владимирская М. И. 1960. Зависимость нереста семги в реке Печоре от гидрологических условий.— Вопр. ихтиол., вып. 16.
Вовк Ф. И. 1956. О методике реконструкции роста рыб по чешуе.— Труды биол. станции «Борок», вып. 2.
Володин В. М. 1963. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 2 (27).
Воробьев В. П. 1937. Питание леща Азовского моря.— Зоол. журн., т. 16, вып. 1.
Вронский Б. Б. 1960. Материалы по биологии сомов реки Амур.— Вопр. ихтиол., вып. 14.
Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Труды Совещ. по кормовой базе и питанию рыб. Изд-во АН СССР.
Гайниев С. С. 1963. Изменчивость плодовитости некоторых карповых рыб в зависимости от гидрометеорологических условий.— Матер. I совещ. по изуч. Куйбыш. водохр., вып. 3.
Галкин Г. Г 1961. Выживаемость и рост искусственно выращенной молоди балтийского лосося в речной период ее жизни.— Изв. ГосНИОРХ, т. 51.
Гаузе Г. Ф. 1933. Математический подход к проблеме борьбы за существование.— Зоол. журн., т. 12, вып. 3.
Гербильский Н. Л. 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костистых на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. Труды Совещ. по рыбоводству. Изд-во АН СССР
Гирса И. И. 1960. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
Гирса И. И. 1962. Влияние изменяющейся освещенности на доступность кормовых организмов для хищных рыб разных экологических групп.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 1 (22).
Гладков Н. А. 1935. Материалы по биологии и промыслу аральской воблы.— Труды Аральск. отд. ВНИРО, т. IV.
Гладков Н. А. 1936. Заметки по систематике и биологии рыб Аральского моря.— Сб. трудов Гос. зоол. музея, т. 3.
Голенченко А. П. 1950. Первый опыт определения количества рыб в скоплениях хамсы с помощью аэрофотосъемки.— Рыбн. хоз., № 2.

Головинская К. А. и Романов Д. Д. 1947. Исследования по гиногенезу у серебряного карася.— Труды Всеросс. н.-и. ин-та прудов. рыбн. хоз. (ВНИПРХ), т. VII.
Горюнова А. И. 1962. Периодические изменения ихтиофауны в озерах и реках Целинного края.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 4 (25).
Григораш В. А. 1961. Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Григораш В. А. и Спановская В. Д. 1962. Рыбы Москвы-реки в районе Звенигородской станции МГУ. Природа Звенигородской биологической станции Моск. гос. ун-та. Методич. пособие к прохождению летней учебной практики студентов II курса биолого-почв. фак-та, вып. III. Позвоночные животные. Изд-во МГУ.
Гримальский В. Л. 1961. К вопросу о ритмичности питания молоди карпа.— Труды Кишиневск. с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе, т. 25.
Грудинин П. И. 1961. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок азовской хамсы.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Гуляева А. М. 1951. Материалы по биологии окуня *Perca fluviatilis* L. Онежского озера.— Труды Карело-финск. отд. ВНИОРХ, т. 3.
Гурвич Г (С.). 1938. Колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) и ее значение в рыбном хозяйстве Белого моря.— Природа, № 7—8.
Гурвич Л. И. 1961. Роль природных богатств в развитии производительных сил. М.
Гусев А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы р. Амур.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 19.
Данилевский Н. Я. 1862. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях. В кн.: «Исследования о состоянии рыболовства в России», т. VI. СПб. (цит. по изд. 1961 г.: «Очерки по биол. основам рыбн. хоз.». Изд-во АН СССР).
Данилевский Н. Я. 1871. Описание рыболовства на Черном и Азовском морях. В кн.: «Исследования о состоянии рыболовства в России», т. VIII. СПб.
Данилевский Н. Я. 1875. Описание рыболовства в северо-западных озерах. Там же, т. IX. СПб.
Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов. Сельхозгиз.
Дементьева Т. Ф. 1952. Методика составления прогноза по лещу Северного Каспия.— ВНИРО, т. 21.
Дементьева Т. Ф. 1953. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов. Труды Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
Дементьева Т. Ф. 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы.— Труды ВНИРО, т. 34.
Дементьева Т. Ф. 1961. Значение решающего фактора в свете годовых и многолетних колебаний численности популяции. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Дементьева Т. Ф. 1962. Изменения биологических свойств популяций рыб и значение этих изменений при расчете промыслового прогноза.— Вопр. экол., т. 4.
Дементьева Т. Ф. 1964. Методика оценки относительной численности популяции, формирования промыслового стада и темпа использования его рыболовством.— Труды ВНИРО, т. 50.
Демин Д. З. 1962. Полупроходные рыбы дельты Терека.— Вопр. ихтиол., 2, вып. 1 (22).
Денисов Л. И. 1951. Поведение рыб в береговом озерном неводе.— Рыбн. хоз. № 6.
Держави н А. Н. 1922. Севрюга. Биологический очерк. Баку.
Держави н А. Н. 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку.
Дехник Т. В. 1961. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР
Дианов П. А. 1956. Размножение окуня озера Зайсан (*Perca fluviatilis* L.).— Труды Алма-Атинск. зоо-вет. ин-та, т. 9.
Дислер Н. Н. 1953. Развитие тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Nordm.).— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 10.
Дмитриева Е. Н. 1957. Этапы развития леща, тарани и судака в Таганрогском заливе.— Там же, вып. 16.
Дмитриева Е. Н. 1960. Этапы развития туводного леща.— Там же, вып. 28.
Дрягин П. А. 1934. Размеры рыб при наступлении половозрелости.— Рыбн. хоз., № 4.
Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, т. 28.
Дрягин П. А. 1951. О методах учета рыбопромысловых запасов в пресноводных водоемах.— Труды пробл. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 1.
Европейцева Н. В. 1962. Развитие, относительная численность и вопрос о значении карликовых самцов у экологически различных представителей рода *Salmo*.— Вопр. экол., т. 5.
Евтюхова-Рекстин Б. К. 1962. Плодовитость окуня *Perca fluviatilis* прибрежной соровой системы Байкала.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 4.
Егорова М. Н. 1958. К биологии косатки-плети — *Liocassis ussuriensis* (Dybowski).— Труды Амурск. ихтиол. экспед., т. IV.

Егорова Т. В., Крогиус Ф. В., Куренков И. И. и Семко Р. С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 3 (20).
Емельянов С. В. 1961. Влияние различного состояния оболочек икры (клейкие и обесклеенные) на ход эмбрионального развития осетра и севрюги.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 37.
Епютина Р. И. 1954. Локальные стада горбуши Амурского бассейна и прилежащих вод.— Вопр. ихтиол., вып. 2.
Еремеева Е. Ф. 1961. Этапность развития и динамика численности рыб. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Желтенкова М. В. 1939. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия.— Зоол. журн., т. 18, вып. 5.
Желтенкова М. В. 1949. Состав пищи и рост некоторых рыб представителей *Rutilus rutilus* (L.)— Там же, т. 28, вып. 3.
Желтенкова М. В. 1954. Речная камбала *Pleuronectes flesus trachurus* Dunck. как основной потребитель моллюсков Балтийского моря.— Труды ВНИРО, т. 26.
Желтенкова М. В. 1961. Методика изучения пищевых отношений рыб. В сб.: «Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях». Изд-во АН СССР.
Желтенкова М. В. 1964. Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности.— Труды ВНИРО, т. 50.
Замахаев Д. Ф. 1949. К вопросу о росте малотычинковых проходных сельдей Каспия.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
Замахаев Д. Ф. 1954. Изменение размерного и полового состава проходных сельдей в реке.— Вопр. ихтиол., вып. 2.
Замахаев Д. Ф. 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промышл. и хоз., вып. 10.
Замахаев Д. Ф. 1964. К вопросу о влиянии роста первых лет жизни рыбы на последующий ее рост.— Труды ВНИРО, т. 50.
Замбриборщ Ф. С. 1956. Влияние условий жизни на возраст, рост и размножение камбалы-глоссы (*Pleuronectes flesus luscus* Pall.) Хаджибейского лимана.— Докл. АН СССР, т. 109, № 5.
Захарова Л. К. 1950. Возрастные изменения в строении и характере питания китайского окуня (*Siniperca chua-tsi* Basilewsky).— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. 1.
Зацепин В. И. и Петрова Н. С. 1939. Питание трески Баренцева моря.— Труды Полярн. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (ПИНРО), вып. 5.
Земская К. А. 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща.— Труды ВНИРО, т. 34.
Земская К. А. 1961. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Земская К. А. 1964. Методика изучения биологических свойств популяций рыб и их изменений.— Труды ВНИРО, т. 50.
Зотин А. И. 1961. Относительная плодовитость рыб и размеры яиц.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 2 (19).
Зыков П. В. 1951. Материалы по биологии и промыслу сибирского ельца *Leuciscus leuciscus baicalensis* (Dyb.). Труды Карело-Финск. отд. ВНИОРХ, т. 3.
Иванов Л. Ст. 1963. Елементарното относително моделиране като метод за оценяване на състоянието на рибните запаси и типизиране на мрътетилите популации.— Изв. Центр. н.-и. ин-та по рибовъдство и риболов., т. III. Варна.
Ивлев В. С. 1953. Метод оценки популяционной плодовитости рыб.— Труды Латв. отд. ВНИРО, вып. 1.
Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат.
Ивлев В. С. 1958. Регрессионный метод Де Лури для оценки численности промысловых популяций рыб.— Вопр. ихтиол., вып. 11.
Ивлев В. С. 1959. Математический анализ динамики численности рыб.— Вести. Ленингр. гос. ун-та, № 9, серия биол. вып. 2.
Ивлев В. С. 1961. Принцип математического моделирования динамики промысловых популяций рыб. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Ижевский Г. К. 1961. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. Пищепромиздат.
Ижевский Г. К. 1964. Системная основа прогно нирования океанологических условий и воспроизводства промысловых рыб. М.
Иоганзен Б. Г. 1955. К изучению плодовитости рыб.— Труды Томск. т. 131.
Иоганзен Б. Г. 1955а. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы.— Вопр. ихтиол., вып. 3.
Иоганзен Б. Г. и Гундризер А. Н. 1961. Методика определения запаса проходных рыб и степени их использования в речных условиях.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Иоганзен Б. Г. и Загороднева Д. С. 1951. Плодовитость сибирского ельца и факторы, ее определяющие.— Уч. зап. Томск. гос. ун-та, № 15.

Иоганзен Б. Г и Петкевич А. Н. 1958. Плодовитость промысловых рыб Западной Сибири. Новосибирск.
Ионас В. А. 1960. Об избирательной способности бычковых механизированных драг.— Труды Азовск. н.-и. ин-та рыбн. хоз., т. I, вып. 1.
Ирихимович А. И. и Зеленин А. М. 1956. К вопросу определения плодовитости у карпов как порционнонерестующих рыб.— Изв. Молд. фил. АН СССР, № 5 (32).
Исаев А. И., Карзинкин Г С., Кожин Г В., Никольский Г. В. и Чернфас Б. И. 1965. О теоретических основах рыбоводства. Сб. «Теоретические основы рыбоводства». Изд-во АН СССР.
Кагановский А. Г. 1927 Материалы к познанию аральского леща.— Изв. отд. прикл. ихтиол., т. V, вып. 2.
Кагановский А. Г 1945. Проблема дальневосточной сардины.— Рыбн. промышл., сб. 3. М.
Кагановский А. Г. 1949. Некоторые вопросы биологии динамики численности горбуши.— Изв. ТИНРО, т. 31.
Канаева И. П. 1956. Суточные изменения в питании азовской перкарины.— Вопр. ихтиол., вып. 7.
Караваев Г А. 1939. Миграция воблы в Северном Каспии (по результатам мечения).— Изв. ВНИРО, т. 10.
Карзинкин Г С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
Карзинкин Г С. 1953. Оценка живых кормов и массовое их разведение.— Труды Всес. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
Карзинкин Г. С. 1964. Значение химикатов в рыбном хозяйстве.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 2 (31).
Кевдин В. А. 1915. Современное рыболовство России. М.
Кизеветтер И. В. 1942. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб.— Изв. ТИНРО, т. 21.
Кирпичников В. С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры.— Труды ВНИРО, т. 11.
Кирпичников В. С. 1943. Экспериментальная систематика сазана (*Cyprinus carpio* L.).— Изв. АН СССР, вып. 4.
Ключарева О. А. 1956. О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб.— Зоол. журн., т. 25, вып. 2.
Ключарева О. А. 1960. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища.— Труды Дарвинск. гос. заповедн., вып. 6.
Коблицкая А. Ф. 1961. Новые данные о биологии бычка-бубыря *Pomatoshistus caucasicus* (Kaw.) авандельты р. Волги.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 2 (19)
Кожин Н. И. 1964. Теоретические и практические основы применения искусственного рыборазведения.— Там же, т. 4, вып. 1 (30).
Коновалов П. М. 1950. Опыты по изучению влияния солености на развитие икры воблы, леща и сазана. Материалы по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральского моря. Изд-во Моск. об-ва испытат. природы.
Константинов А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб.— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I.
Константинова Н. А. 1958. Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря.— Вопр. ихтиол., вып. 10.
Корифорт М. 1957. Наука против идеализма. ИЛ.
Коровина В. М. 1961. Зависимость стойкости зародышей рыб от возраста производителей.— Изв. ГосНИОРХ, т. 51.
Костомарова А. А. 1961. Значение этапа смешанного питания для выживаемости личинок щуки.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Костюченко В. А. 1961. Возраст и темп роста бычка-кругляка Neogobius melanostromus (Pall.) в Азовском море.— Труды АзЧерНИРО, вып. 19.
Кошелев Б. В. 1963. Некоторые особенности овогенеза и половых циклов у рыб в северных водоемах. Сессия Уч. совета Карельск. фил. АН СССР 12—15 марта 1963 г. Петрозаводск. Тезисы докладов.
Кошелев Б. В. 1965. Некоторые особенности половых циклов у рыб с синхронным и асинхронным ростом овоцитов в водоемах различных широт. Сб. «Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна». Изд-во АН СССР.
Красикова В. А. и Сесягин С. М. 1962. Наблюдения за нерестом чира — *Coregonus nasus* (Pall.) — в р. Рыбной (система р. Пясины).— Вопр. ихтиол. т. 2, вып. 2 (23)
Красюкова З. В. 1958. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза.— Вестн. ЛГУ, серия биол., № 3, вып. 1.
Кривобок М. Н. и Тарковская О. И. 1962. Физиологическая характеристика салаки *Clupea harengus membras* L. различной плодовитости.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3.

Кривобок М. Н. 1964. О роли печени в процессе созревания яичников салаки *Clupea harengus membras* L.— Там же, т. 4, вып. 3 (32).
Крогиус Ф. В. 1951. О динамике численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.).— Изв. ТИНРО, т. 35.
Крогиус Ф. В. и Крохин Е. В. 1954. Пути восстановления и увеличения стад камчатских лососей.— Труды Совещ. по лососев. хоз. Изд-во АН СССР
Крохин Е. М. 1959. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной (*Oncorhynchus nerka*) на режим биогенных элементов.—Докл. АН СССР, т. 128, № 3.
Крыжановский С. Г. 1948. Экологические группы рыб закономерности их развития.— Изв. ТИНРО, т. 27.
Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei).— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 1.
Крыжановский С. Г. 1950. Теоретические основы эмбриологии.— Усп. соврем. биол., т. 30, вып. 3 (6).
Крыжановский С. Г. 1953. О видообразовании.— Зоол. журн., т. 32, вып. 6.
Крыжановский С. Г 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 17
Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н. и Смирнова Е. Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei).— Там же, вып. 10.
Крыхтин М. Л. 1951. Некоторые данные о влиянии паразитического ракообразного *Livoneca amurensis* Gerstfeldt на стадо амурского чебака [*Leuciscus waleckii* (Dyb.)].— Труды Амурск. ихтиол. экспед., т. 2.
Крыхтин М. Л. и Смирнов А. Г 1962. О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей. — Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 1 (22).
Кудерский Л. А. и Анухина А. М. 1963. Годовые различия в питании наваги *Eleginus navaga* (Pall.) Белого моря.— Там же, т. 3, вып. 3 (28).
Кузнецов И. Д. 1902. Очерк русского рыболовства. СПб.
Кузнецов И. И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей.— Изв. Тихоок. научно-промысл. станции, т. 2.
Курбатов А. Д. 1954. Влияние физиологического состояния животных и качества их половых продуктов на половой состав потомства.— Вопросы биологии оплодотворения. Л.
Ланшин В. А. 1929. Возраст, темп роста и плодовитость *Eleginus navaga* (Koelreiter).— Русск. зоол. журн., т. 9, вып. 3.
Лапин Ю. Е. 1958. О работе Риккера «Запас и пополнение». Изд-во «Рыбн. хоз-во».
Лапин Ю. Е. 1960. Особенности динамики численности короткоцикловых рыб на примере пресноводной корюшки.— Зоол. журн., т. 39, вып. 9.
Лапин Ю. Е. 1961. Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования динамики численности промысловых рыб.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4.
Лапин Ю. Е. 1962. Особенности динамики численности сельди Двинского залива Белого моря.— Зоол. журн., т. 16, вып. 9.
Лапин Ю. Е. 1963. О возрасте и динамике численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.).— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 2 (27).
Лапин Ю. Е. 1964. Особенности динамики численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.).— Там же, т. 4, вып. 2 (31).
Лапин Ю. Е. и Юровицкий Ю. Г 1959. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодовитости у рыб.— Журн. общ. биол., т. 20, вып. 6.
Лебедев В. Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. Изд-во МГУ
Лебедев В. Д. 1961. Воздействие промысла на биологические показатели рыб.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Лебедев Н. В. 1955. О методах учета выедания рыбами бентоса.— Труды Совещ. по методике изуч. кормов. базы и питания рыб. Изд-во АН СССР
Лебедев Н. В. 1959. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб. Сб. «Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов», т. 1. Изд-во АН СССР.
Леванидов В. Я. 1964. О связи между плотностью заполнения нерестилищ эффективностью нереста амурских лососей.— Изв. ТИНРО, т. 55.
Леоненко Е. П. 1960. К вопросу о соотношении полов у серебряного карася.— Труды Белорусск. н.-и. ин-та рыбн. хоз., т. 3.
Летичевский М. А. 1946. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря.— Зоол. журн., т. 25, вып. 4.
Лисивненко Л. Н. 1960. Влияние факторов среды на выживание личинок салаки.— Труды ВНИРО, т. 42.
Лисивненко Л. Н. 1961. Планктон и питание личинок салаки в Рижском заливе.— Труды Латв. отд. ВНИРО, т. III.

Лисивненко Л. Н. 1963. Биология личинок и мальков весенненерестующей салаки и факторы, определяющие успешность ее воспроизводства. Автореф. дисс.
Лишев М. Н. 1950. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура.— Труды Амурск. ихтиол. эксped., т. I.
Лишев М. Н. и Римш Е. Я. 1961. Некоторые закономерности динамики численности балтийского лосося.— Труды Латв. отд. ВНИРО, т. III.
Логвинович Д. П. 1951. К вопросу пищевых взаимоотношений некоторых планктоноядных рыб Азовского моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 15.
Лужин Б. П. 1956. Иссыккульская форель-гегаркуни.— Изв. АН Кирг. ССР
Лукин А. В. 1948. Зависимость плодовитости рыб и характера их икрометания от условий обитания.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
Лукин А. В. 1949. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб как один из факторов борьбы за существование.— Изв. Казанск. фил. АН СССР, № 1.
Лукин А. В. и Штейнфельд А. Н. 1949. Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги.— Там же.
Лэк Д. 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. ИЛ.
Лю Сяо-шунь. 1962. Предварительные исследования половых продуктов и соотношения полов у малого желтого окуня. Доклад на VII пленуме Комиссии по рыбохоз. исследованиям в западной части Тихого океана. М.
Лягина Т. Н. 1965. Морфологические особенности плотвы Можайского водохранилища.— Вопр. ихтиол. (в печати).
Мазохин-Поршняков Г. А. 1957. Использование ультрафиолетового излучения в борьбе с вредными насекомыми в прудовых хозяйствах.— Труды Совещ. по рыбоводству. Изд-во АН СССР.
Майский В. Н. 1940. К методике изучения рыбной продуктивности Азовского моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 12.
Майский В. Н. 1953. О типах нерестовых популяций рыб.— Зоол. журн., т. 32, вып. 5.
Макарова Н. П. 1961. О некоторых закономерностях жиронакопления у сазана.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Макеева А. П. и Никольский Г. В. 1965. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и механизмы регуляции. Теоретические основы рыбоводства. Изд-во АН СССР.
Малиновский А. А. 1960. Обратные связи в биологических, в частности в патологических системах. Применение математических методов в биологии. Изд-во ЛГУ
Манадеева Р. Ш. 1953. К морфологии и биологии сибирской плотвы в водоемах Томской области.— Труды Томск. гос. ун-та, т. 125.
Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь в Баренцевом море.— Труды ПИНРО, т. VII.
Мантейфель Б. П. 1955. Изучение поведения стайных рыб в целях усовершенствования техники их лова.— Труды Совещ. по вопросам поведения и разведки рыб. Изд-во АН СССР.
Мантейфель Б. П. 1959. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов.— Вопр. ихтиол., вып. 13.
Мантейфель Б. П. 1960. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 13.
Мантейфель Б. П. 1961. Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 39.
Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С. и Павлов Д. С. 1965. Суточные ритмы питания и активности некоторых пресноводных хищных рыб. Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». Изд-во АН СССР.
Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С. и Павлов Д. С. 1965а. Влияние изменяющейся освещенности на образование и распадение стай у рыб. Там же.
Мантейфель Б. П. и Радаков Д. В. 1960. Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб.— Усп. соврем. биол., т. 50, вып. 3 (6).
Мантейфель Б. П. и Чаянова Л. А. 1960. Биологические особенности и условия лова сельди в Северной Атлантике кошельковыми неводами.— Труды Совещ. по биол. основам океанич. рыболовства. Изд-во АН СССР.
Маркун М. И. 1929. Материалы по росту и систематике аральского леща.— Изв. отд. прикл. ихтиол., т. 9, вып. 1.
Марти Ю. Ю. 1956. Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавской сельдей.— Труды Полярн. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (ПИНРО), т. 9.
Марти Ю. Ю. 1961. Миграции и проблема обеспеченности пищей морских рыб.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Марти Ю. Ю. 1961а. Состояние запасов взрослой арктической трески.— Рыбн. х-во, № 7.

Мартышев Ф. Г. 1958. Прудовое рыбоводство. М., изд-во «Советская наука».
Мартышев Ф. Г 1961. Рост и развитие потомства карпа от производителей разного возраста.— Докл. ТСХА, вып. 69.
Мартышев Ф. Г 1964. О влиянии возраста производителей карпа на потомство.— Докл. ТСХА, вып. 95.
Маслов Н. А. 1944. Донные рыбы Баренцева моря их промысел.— Труды ПИНРО, вып. 8.
Маслов Н. А. 1957 Прогноз сырьевой базы ловий тралового промысла.— Там же, вып. 10.
Маслов Н. А. 1960. Советские исследования по биологии трески и других донных рыб Баренцева моря. Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского Севера.
Матвеев Б. С. 1951. О задачах по изучению биологии развития осетровых рыб в условиях искусственного разведения.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 5.
Матвеев Б. С. 1956. Учение об этапности (стадийности) индивидуального развития.— Проблемы соврем. эмбриологии. Изд-во ЛГУ.
Матисен О. А. 1962. Сравнительная характеристика возраста и роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) Курильского озера Камчатки и Бристольского залива Аляски.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 1.
Махмудбеков А. А. 1947. О созревании различных форм каспийского пузанка.— Зоол. журн., т. 26, вып. 2.
Мейен В. А. 1940. О причинах колебаний размеров икринок костистых рыб.— Докл. АН СССР, т. 28, № 7.
Мейснер В. И. 1932. Основы рыбного хозяйства. М.
Мейснер В. И. 1933. Промысловая ихтиология. М.
Мельников В. Н. 1962. Видимость сетных орудий лова в воде в связи с вистостью.— Труды ВНИРО, т. 47
Мельникова М. Н. 1964. Плодовитость семги (*Salmo salar* L.) р. Варзуги.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 3 (32).
Меншуткин В. В. 1964. Исследование динамики численности рыб на основе представления популяции в виде кибернетической системы.— Там же, вып. 1 (30).
Меншуткин В. В. 1964а. Реализация на электронной вычислительной машине простейших моделей популяции рыб.— Там же, т. 4, вып. 4 (33).
Меншуткин В. В. 1964б. Метод моделирования в динамике численности рыб (обзор). Изд. ВНИРО.
Меншуткин В. В. 1965. Модель популяций рыб с переменной структурой пополнения.— Вопр. ихтиол., вып. 2.
Месяцев И. И. 1939. О структуре косяков трески.— Труды ВНИРО, т. IV
Микельсаар Н. Ф. 1958. Камбала восточной части Балтийского моря. Автореф. канд. дисс. Тарту.
Микулич Л. В. 1954. Питание камбал у берегов южного Сахалина южных Курильских островов.— Изв. ТИНРО, т. 39.
Милановский Ю. Е. и Рекубратский В. А. 1960. О методах изучения стайного поведения рыб.— Научн. докл. высш. школы, серия биол., № 4.
Мина М. В. 1965. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолитах рыб.— Вопр. ихтиол., т. 5, вып. 4.
Миронова Н. В. 1956. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне восточного Мурмана. Изд-во Мурманск. биол. станции АН СССР.
Миронова Н. В. 1961. Миграции неполовозрелой трески и причины их изменчивости.— Труды Мурманск. морск. биол. ин-та, вып. 3 (7).
Мирошниченко М. П. и Суханова Н. Ф. 1952. Рыбы и рыболовство р. Кети.— Вопр. рыбн. хоз. Зап. Сибири.
Мишарин К. И. 1958. Байкальский омуль. Сб. «Рыбы и рыбн. хоз. в бассейне оз. «Байкал». Иркутск.
Мовчан В. А. 1948. Экологические основы интенсификации роста карпа. Изд-во АН УССР.
Моисеев П. А. 1946. Некоторые данные о влиянии промысла на состояние стада камбал залива Петра Великого.— Зоол. журн., т. 25, вып. 5.
Моисеев П. А. 1946а. Некоторые данные по биологии и промыслу камбал залива Петра Великого.— Изв. ТИНРО, т. 22.
Моисеев П. А. 1963. Треска и камбалы дальневосточных морей.— Изв. ТИНРО, т. 40.
Моисеев П. А. 1957. Образование жилой формы симы (*Oncorhynchus masu* Brev.) в бассейне р. Седанки.— Докл. АН СССР, т. 112, вып. 1.
Моисеев П. А. 1964. Некоторые данные о развитии и состоянии мирового рыболовства.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 2 (31).
Моисеев П. А. и Паракецов И. А. 1961. Некоторые данные об экологии морских ершей (сем. Scorpaenidae) северной части Тихого океана.— Там же, т. 1, вып. 1 (28).
Монастырский Г. Н. 1930. О методах определения линейного роста рыб по че-

Монастырский Г. Н. 1940. Запасы воблы Северного Каспия и методы их оцен ки.— Труды Всес. н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. (ВНИРО), т. 11.
Монастырский Г. Н. 1949. О типах нерестовых популяций у рыб.— Зоол. журн., т 28, вып. 6.
Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб.— Труды ВНИРО, т. 21.
Монастырский Г. Н. 1953. О типах нерестовых популяций у рыб. Сб. «Очерки по общ. вопр. ихтиол.». Изд-во АН СССР.
Мороз В. Н. 1965. О закономерностях изменения плодовитости днепровского рыбца Vimba vimba vimba n. carinata (Pall.).— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 3 (36).
Морозов А. В. 1932. К методике расовых исследований рыб вообще и воблы в частности.— Труды Волго-Каспийск. научно-рыбохоз. станции, под редакцией директора станции Г. Р. Крашевского, ОГИЗ РСФСР.
Морозов А. В. 1937. К вопросу о регенерации запасов рыб.— Труды Томск. био. н.-и. ин-та, т. IV.
Морозов А. В. 1937а. О методе Оскара Зунда (Oscar Sund) и об использовании этого метода при прогнозах ожидаемых уловов рыб.— Там же.
Морозов А. В. 1951. О расхождении в росте молоди рыб и о причинах этого расхождения.— Зоол. журн., т. 30, вып. 5.
Москаленко Б. К. 1956. Влияние многолетних колебаний уровня р. Оби на рост, плодовитость и размножение рыб.— Там же, т. 35, вып. 5.
Москаленко Б. К. 1960. Научное наследство К. М. Бэра и современные рыбохозяйственные исследования.— Вопр. ихтиол., вып. 16.
Мухамедиева Ф. Д. 1962. Материалы по биологии закаспийской храмули *Varicorhinus capoeta heratensis* (Keyserling) Теджинского водохранилища.— Научн. докл. высш. школы, № 1.
Мухачева В. А. 1950. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Schlegel).— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I.
Наумов В. М. 1956. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.).— Труды ПИНРО, вып. 9.
Никаноров Ю. И. 1959. О популяционной плодовитости европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в озерах Латвийской ССР.— Докл. АН СССР, т. 124, № 4.
Никитинская И. В. 1958. О разнокачественности личинок сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasi* Val.).— Докл. высш. школы, серия биол., № 4.
Наумов Н. П. и Никольский Г. В. 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяции животных.— Зоол. журн., т. 41, вып. 8.
Никифоров Н. Д. 1959. Развитие, рост и выживаемость эмбрионов и молоди семги в естественных условиях.— Изв. ВНИОРХ, т. 48.
Николаев И. И. 1958. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди.— Труды ВНИРО, т. 34.
Николаев И. И. 1958а. О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона.— Там же.
Никольский Г. В. 1934. Аральский сазан.— Труды Аральск. отд. ВНИРО, т. III.
Никольский Г. В. 1935. Материалы по ихтиофауне городищ бассейнов Ветлуги и Вятки.— Зоол. журн., т. 14, вып. 1.
Никольский Г. В. 1937. К познанию ихтиофауны реки Кубани.— Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, вып. 2.
Никольский Г. В. 1944. О периодических колебаниях численности промысловых рыб Аральского моря и факторах, их определяющих.— Зоол. журн., т. 23, вып. 1.
Никольский Г. В. 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве.— Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
Никольский Г. В. 1948. Недостаточность принципа контингентирования уловов.— Рыбн. хоз., № 12.
Никольский Г. В. 1950. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб.— Зоол. журн., т. 29, вып. 1.
Никольский Г. В. 1952. О типе динамики стада и характере нереста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) в Амуре.— Докл. АН СССР, т. 86, № 4.
Никольский Г. В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Сб. «Очерки по общ. вопр. ихтиологии». Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В. 1953а. О некоторых закономерностях динамики плодовитости рыб. Там же.
Никольский Г. В. 1953б. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. Труды Всес. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В. 1954. О некоторых вопросах гидробиологии.— Журн. общ. био. т. 15, № 3.
Никольский Г. В. 1954а. Материалы по биологическим основам лососевого хозяйства бассейна Амура.— Труды Совещ. по вопр. лососев. хоз. Дальн. Во. Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В. 1955. О биологическом значении стаи у рыб.— Труды Совещ. вопросам повед. и разведки рыб. Изд-во АН СССР.

Никольский Г. В. 1955а. Об изменчивости организмов.— Зоол. журн., т. 34, вып. 4.
Никольский Г. В. 1956. О биологических основах рыбного хозяйства на внутренних водоемах.— Труды биол. станции «Борок», вып. 2.
Никольский Г. В. 1956а. Рыбы бассейна Амура. Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В. 1958. О биологических основах регулирования рыболовства.— Вопр. ихтиол., вып. 11.
Никольский Г. В. 1958а. О влиянии вылова на структуру популяции промысловой рыбы.— Зоол. журн., т. 37, вып. 1.
Никольский Г. В. 1959. О некоторых вопросах взаимосвязи биологии с химией и физикой.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
Никольский Г. В. 1960. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб.— Журн. общ. биол., т. XXI, вып. 4.
Никольский Г. В. 1961а. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Никольский Г. В. 1961б. О причинах флюктуаций численности у рыб.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4.
Никольский Г. В. 1962. Вид и видообразование. Изд-во «Знание».
Никольский Г. В. 1963. О биологических основах математического моделирования динамики популяции рыб.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 4 (29).
Никольский Г. В. 1963а. Экология рыб. Изд-во «Высшая школа».
Никольский Г. В. 1964. Пути повышения продуктивности биосферы на примере популяций водных промысловых организмов.— Зоол. журн., т. 43, вып. 3.
Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959. Об особенностях динамики стад некоторых форм атлантической сельди.— Журн. общ. биол., т. 20, вып. 3.
Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959а. Влияние отбирающего действия объячеивающих орудий лова на качественный состав облавливаемой популяции рыб.— Изв. АН СССР, № 6.
Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. А. и Пикулева В. А. 1947. Рыбы бассейна верхней Печоры. Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
Никольский Г. В. и Кукушкин А. А. 1943. Влияние плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами.— Зоол. журн., т. 22, вып. 2.
Никольский Г. В. и Пикулева В. А. 1958. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов.— Там же, т. 27, вып. 7.
Никольский Г. В. и Фортунатов М. А. 1950. Ирригационное строительство и рыбное хозяйство Аральского моря. Материалы по ихтиофауне и рыбн. хоз. басс. Аральск. моря. Изд-во Моск. об-ва испытат. прир.
Новикова Н. С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях.— Вестн. МГУ, № 9.
Новикова Н. С. 1956. Поведение воблы Северного Каспия на местах откорма.— Вопр. ихтиол., вып. 7.
Овен Л. С. 1961. О специфике порционного икрометания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov.— Там же, вып. 17.
Окул А. В. 1941. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 12, ч. 2.
Олейников Н. С., Широкова Л. И., Павлова Н. Н. 1957. Материалы по фауне и биологии рыб озер Абрау и Лиманчик.— Труды Новороссийск. биол. станции, вып. I.
Опарин Д. И. 1958. Применение корреляционных исчислений в ихтиологических исследованиях.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промышл. и хоз., вып. IX.
Павлов Д. С. 1959. Опыты по питанию налима *Lota lota* (L.) при различной освещенности.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
Павлов Д. С. 1962. О доступности молоди атерины для смарид в разных условиях освещенности.— Зоол. журн., т. 41, вып. 6.
Павлов Д. С. 1963. Доступность атерины для ночного хищника — морского налима — в разных условиях освещенности.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 1 (26).
Павловская Р. М. 1955. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития.— Труды АзЧерНИРО, т. 16.
Павловская Р. М. 1959. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития.— Труды АзЧерНИРО, вып. 17.
Павловская Р. М. 1963. Основные причины колебаний урожайности поколений черноморской хамсы.— Сб. научно-техн. информ. ВНИРО, вып. 9.
Паленичко З. Г. 1949. Пища и питание наваги Белого моря.— Изв. Карельск. фил. АН СССР, № 4.
Панов Д. А. 1957. О длительности выращивания молоди лосося на рыбоводных заводах.— Рыбн. хоз., № 12.
Панов Д. А. 1958. О единстве стад черноморского лосося и ручьевой форели.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 1.
Паракецов И. А. 1958. О защитном значении колючек и шипов у рыб.— Журн. общ. биол., т. 19, вып. 6.

Паракецов И. А. 1962. О некоторых защитных приспособлениях у разных популяций и видов тихоокеанских подкаменщиков (Cottidae).— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 42.
Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб.— Труды Томск. гос. ун-та, т. 108.
Пергат И. З. 1962. К биологии леща озера им. Ленина.— Труды зональн. совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. водоемов южной зоны СССР Кишинев.
Персов Г. М. 1963. «Потенциальная» и «конечная» плодовитость рыб на примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), акклиматизируемой в бассейне Белого и Баренцева морей.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 3 (28)
Персов Г. М. 1964. К вопросу о соотношении полов у молоди горбуши.— Матер. сессии Уч. Совета ПИНРО по результатам исследований в 1962—1963 гг. Мурманск.
Персов Г. М. и Сакун О. Ф. 1962. Состояние половых желез у горбуши на ранних этапах ее жизненного цикла в связи с акклиматизацией в бассейнах Белого и Баренцева морей.— Уч. зап. ЛГУ, № 311, вып. 48.
Петкевич А. Н. 1952. Биология и воспроизводство осетра в средней и верхней Оби в связи с гидростроительством.— Труды Томск. ун-та, т. 119.
Пивнев И. А. 1950. Плодовитость иссыккульского чебачка (*Leuciscus bergi* Kaschkarov, Cyprinidae, Pisces).— Труды Биол. ин-та Киргизск. фил. АН СССР, вып. 3.
Пирожников П. Л. 1950. О сиговых в приустьевых районах (Лена).— Зоол. журн., т. 29, вып. 2.
Пискунов И. А. 1952. О плодовитости сельди *Clupea harengus pallasi* Val. размножающейся у западного берега о. Сахалин.— Там же, т. 31, вып. 1.
Поддубный А. Г. 1955. Чехонь Рыбинского водохранилища. Дисс.
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 одновозрастной популяции рыб в связи условиями питания.— Вопр. ихтиол., вып. 16.
Поляков Г. Д. 1961. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств рыб — Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР
Поляков Г. Д. 1962. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 42.
Поляков Г. Д. 1965. Изменчивость плодовитости рыб в связи со структурой и условиями питания нерестового стада.— Вопр. ихтиол. (в печати).
Пономарева Л. А. 1963. К вопросу о доступности кормовых организмов для рыб.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 71.
Попова О. А. 1961. О воздействии щуки и окуня на популяции некоторых рыб в дельте Волги.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Попова О. А. 1965. Экология щуки и окуня в дельте Волги.— Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». Изд-во АН СССР
Потапова О. И. 1956. Условия размножения леща в Миккельском озере.— Труды Карельск. фил. АН СССР, вып. II.
Потапова О. И. 1962. Лещ озер Карелии. Сб. «Биология внутренних водоемов Прибалтики».
Потехина Е. В. 1955. Плодовитость и сроки нереста аральского .— Вопр. ихтиол., вып. 3.
Привезенцев Ю. А. 1961. Химический состав сеголетков и двухлетков карпа, полученных от производителей разного возраста.— Докл. ТСХА, вып. 65.
Привезенцев Ю. А. 1964. О некоторых качественных показателях потомства, полученного от производителей разного возраста.— Там же, вып. 95.
Пробатов А. Н. 1936. К изучению окуня озера Синтур.— Изв. биол. -и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. 10.
Пробатов А. Н. 1957. Материалы по изучению черноморской колючей акулы.— Уч. зап. Ростовск.-на-Дону гос. ун-та, т. 57, вып. 1.
Пробатов А. Н. и Уральская И. В. 1957. Материалы по биологии черноморского мерланга.— Труды Новороссийск. биол. станции, вып. 1.
Пробатов А. Н. и Фридлянд И. Г. 1957. Некоторые закономерности изменения плодовитости у тихоокеанской сельди.— Уч. зап. Ростовск.-на-Дону гос. ун-та, т. 28, вып. 5.
Пробатов А. Н. и Фролов А. И. 1951. Сельдь озера Тоннай.— Изв. ТИНРО, т. 35.
Протасов А. А. и Козлова Л. Л. 1957. Опыт оплодотворения икры куринского лосося молоками проходного самца и карликового самца, выращенного в искусственных условиях.— Информ. сб. ВНИРО, № 4.
Протасов В. Р. и Митрохин Ю. А. 1960. О методе автоматического учета нерестовой мигрирующей рыбы по размерным группам.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
Протасов В. Р. и Неймарк В. М. 1964. Установка для учета рыб, проходящих через рыбопропускные сооружения. УПР 63. Выст. достиж. народн. хоз. СССР. Изд-во АН СССР.

Рабинерсон А. И. 1923. О систематическом положении беломорской сельди.— Изв. Гос. ин-та опытн. агрономии., т. 1, вып. 3.
Рабинерсон А. И. 1928. О мелкой расе беломорских сельдей.— Изв. отд. прикл. ихтиол., т. VIII.
Рабочая группа по арктической треске. 1960. Отчет о втором совещании рабочей группы по арктическому рыболовству, Копенгаген, 28 сентября — 4 октября 1959 г. Научная информация ВНИРО, № 14.
Радаков Д. В. 1956. Изучение поведения рыб во время лова.— Вопр. ихтиол., вып. 6.
Радаков Д. В. 1958. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды [*Pollachius virens* (L.)].— Вопр. ихтиол., вып. 11.
Радаков Д. В. 1961. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. Сб. «Вопросы экологии рыб». Изд-во АН СССР.
Радаков Д. В. 1962. Некоторые закономерности распределения рыб в районе Дакара.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 4 (25).
Радаков Д. В. 1964. О поведении некоторых азовских рыб в трале.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 2 (31).
Радаков Д. В. 1965. О значении стаи для хищных рыб при поимке ими добычи. Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношение с кормовыми организмами». Изд-во АН СССР.
Радаков Д. В. и Николаев Д. С. 1959. Отношение молоди сайды к движущейся сетной ловушке (опыты в аквариуме).— Зоол. журн., т. 38, вып. 7.
Радаков Д. В. и Трещев А. И. 1964. Поведение рыб и техника рыболовства.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 3 (22).
Раннак Л. А. 1958. Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обусловливающие их выживаемость.— Труды ВНИРО, т. 34.
Раннак Л. А. 1958а. Плодовитость салаки и определяющие ее факторы.— Гидробиол. исследования, т. 1, Тарту. Изд-во АН ЭССР.
Расс Т. С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб.— Зоол. журн., т. 25, вып. 2.
Расс Т. С. 1948. О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб.— Изв. АН СССР, серия биол., вып. 3.
Расс Т. С. 1949. Икринки и личинки рыб Баренцева моря.— Труды ВНИРО, 17.
Рассел Бертран. 1957. Человеческое познание. ИЛ.
Рафес П. М. 1964. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе. Сб. «Защита леса от вредных насекомых». Изд-во «Наука».
Ревнивых А. И. 1939. О питании тайменя *Hucho taimen* в р. Лозьве.— Труды Уральск. отд. ВНИОРХ, т. 1.
Рекстин Б. К. 1959. Возрастной состав и темп роста окуня Малого моря.— Труды Байкальск. лимнол. станции, т. 17.
Рессел Э. С. 1947. Проблема перелова рыбы. Пищепромиздат.
Решетников Ю. С. 1964. Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4 (33).
Решетников Ю. С. 1965. Особенности роста и созревания сигов в водоемах Севера. Сб. «Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна». Изд-во АН СССР.
Риккер У. Э. 1961. Краткая история развития теории динамики численности популяций рыб в странах Западной Европы и Северной Америки.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Романычева О. Д. 1958. О причинах колебаний улова леща в Аральском море.— Вопр. ихтиол., вып. 11.
Романычева О. Д. 1962. Икрометание леща, сазана и воблы при различных экологических условиях в дельте Аму-Дарьи.— Вопр. экол., т. 5.
Рудакова В. А. 1956. Материалы по питанию атлантическо-скандинавской сельди.— Труды ПИНРО, вып. 9.
Руководство по методике изучения питания рыб в естественных условиях. 1961. Изд-во АН СССР.
Руководство по методике физиологических исследований рыб. 1962. Изд-во АН СССР
Савваитова К. А. 1960. О карликовых самцах рода *Salvelinus* (Salmonidae).— Докл. АН СССР, т. 135, № 1.
Савваитова К. А. 1962. Гольцы Камчатки — род *Salvelinus* (систематика биология). Канд. диссерт., МГУ
Савваитова К. А. 1963. О росте внутривидовых биологических форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки.— Вестн. МГУ, № 1.
Садов И. А 1963. Строение и формирование оболочек яиц осетровых и некоторых представителей костистых рыб.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 38.
Салехова Л. П. 1961. Гермафродитизм морского карася *Diplodus annularis*.— Труды Севаст. биол. станции АН СССР, т. 14.

Сборник научной информации [illegible]
Сборник международных соглашений по рыболовству, 1958. М.
Сборник международных соглашений о рыболовстве, 1961. М.
Световидов А. Н. 1952. Колебание уловов южносахалинской сельди и его причины.— Зоол. журн., т. 31, вып. 6.
Световидов А. Н. 1953. О некоторых факторах, обусловливающих численность сельдевых.— Труды Всес. конф. по вопр. рыбн. хоз. Изд-во АН СССР.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд-во АН СССР.
Северцов С. А. 1933. К вопросу о динамике стада у позвоночных. Изв. АН СССР, отд. ест. и мат. наук.
Северцов С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд-во АН СССР.
Семенов К. И. 1963. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 1 (26)
Семко Р. С. 1961. Современные изменения численности тихоокеанских лососей и их причины.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Сиверцов А. П. 1963. Некоторые показатели роста карпов.— Докл. ТСХА, вып. 90.
Сиверцов А. П. 1963а. Различие в росте карпов-двухлетков, полученных от производителей разного возраста.— Там же, вып. 95.
Сиверцов А. П. 1964. Выращивание потомства карпов-производителей разных возрастов в условиях уплотненной посадки. Автореф. дисс.
Слюнин Н. В. 1900. Охотско-Камский край, т. 1. СПб.
Смирнов А. Г. 1947. Состояние запасов амурских лососей и причины их численных колебаний.— Изв. ТИНРО, т. 25.
Смирнов А. И. 1949. Размножение и развитие черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov.— Докл. АН СССР, т. 68, № 6.
Смирнов А. И. 1954. Вопросы рационализации биотехники разведения лососей на Сахалине.— Труды Совещ. по вопр. лососев. хоз. Дальн. Востока. Изд-во АН СССР.
Смирнов А. И. 1958. Инструкция по искусственному разведению тихоокеанских лососей. М., Росглаврыбвод.
Смирнов А. И. 1959. Отличия в биологии размножения и развития остаточной или карликовой и проходной нерки.— Докл. высш. школы, серия биол., № 3.
Смирнов А. И. 1963. Продуцирование спермы тихоокеанскими лососями р. *Encorhynchus*.— Вопр. ихтиол. 3, вып. 1.
Смирнов А. Н. 1937 Запасы и прогноз улова азовской хамсы на 1937—1938 Рыбн. хоз. № 10—11.
Смирнов А. Ф. 1933. Палья Онежского озера. В кн.: «Рыбное хозяйство Карелии», вып. 2. Петрозаводск.
Соболев С. Л. и Ляпунов Н. Н. 1959. Кибернетика и естествознание. Сб. «Философские проблемы современного естествознания». Изд-во АН СССР.
Соин С. Г 1963. Морфо-экологические особенности развития беломорской сельди (*Clupea harengus pallasi natio maris-albi* Berg.). Сб. «Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии», вып. 1. Изд-во АН СССР.
Соин С. Г 1964. Адаптивные особенности строения и развития икры и зародышей рыб, способствующие улучшению дыхания.— Вестн. МГУ, сер. 6, биология, почвоведение, № 1.
Соколов Н. П. 1933. Плодовитость сазана Каспийско-Волжского района.— Труды Среднеаз. гос. ун-та, вып. 13.
Солдатов В. К. 1915. Обзор исследований, произведенных на Амуре с 1909—1913 гг. 2. Исследование осетровых Амура.— Материалы к позн. русск. рыболовства, т. 3, вып. 12. СПб.
Соловьева Н. С. 1960. Рыбы и рыбный промысел озер Чердынского района Пермской области.— Уч. зап. Пермск. гос. ун-та им. А. М. Горького, т. 13, вып. 1.
Сорокин В. П. 1963. К вопросу о воздействии промысла на структуру популяций золотистого морского окуня и клювача. Сб. «Материалы рыбохоз. исслед. Сев. бассейна», № 1. Мурманск.
Спановская В. Д., Григораш В. А. и Лягина Т. Н. 1963. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы *Rutilus rutilus* (L.).— Вопр. ихтиол. т. 3, вып. 1 (26).
Спановская В. Д., Григораш В. А. и Лягина Т. Н. 1965. О регуляторных приспособлениях разновозрастных групп плотвы к увеличению численности. Тезисы докл. на симпозиуме по динамике численности в Ин-те морфол. животн. АН СССР.
Спановская В. Д., Саввантова К. А. и Потапова Т. Л. 1954. Об изменчивости ротана при акклиматизации.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4 (33).
Сустов С. В. 1937. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщ. VI. Плотность популяции *Chironomus plumosus* и степень использования его как корма зеркальным карпом.— Труды Косинск. биол. станции, вып. 2.

Суетов С. В. 1939. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщ. VIII. Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами.— Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 22.
Сухойван П. Г. 1956. Днепровская тарань. Изд-во АН УССР
Сысоева Т. К. 1953. О биологии молоди некоторых промысловых рыб бассейна Амура в связи с проблемой воспроизводства их стада. Дисс.
Сысоева Т. К., Дегтярева А. А. и Пономаренко И. Я. 1965. Связь питания личинок и пелагических мальков трески с распределением и численностью их основных кормовых объектов (в печати).
Танасийчук В. С. 1957. Закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб.— Труды КаспНИРО, т. 13.
Танасийчук Н. П. 1959. Лещ Северного Каспия (распределение, изменение возрастного состава, влияние промысла на состав популяции).— Труды КаспНИРО, т. 15.
Тараненко Н. Ф. 1961. Изменение биологических показателей и их приспособительное значение на примере черноморской и азовской хамсы.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР
Тараненко Н. Ф. 1964. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств стада и сроков миграций. Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей.— Труды АзЧерНИРО, вып. 22.
Терентьев П. В. 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. Применение математических методов в биологии. Изд-во ЛГУ
Терещенко К. К. 1913. Вобла ее рост и плодовитость.— Труды Астраханск. ихтиол. лабор., т. III, вып. 2.
Титова В. Ф. 1962. О размножении сиг-озерского многотычинкового сига.— Труды Карельск. фил. АН СССР, вып. 33.
Тихий М. И. 1925. О рыбоводном коэффициенте.— Изв. Гос. ин-та опытн. агрономии, т. III, № 1.
Трещев А. И. 1964. Избирательность тралового рыболовства. Пищепромиздат.
Турдаков А. Ф. 1961. Партеногенетическое развитие иссыккульского чебачка.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 3 (20)
Турдаков А. Ф. 1962. Свойства спермиев некоторых иссыккульских рыб.— Там же, т. 2, вып. 2.
Турпаева Е. П. 1949. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов.— Докл. АН СССР, т. 65, № 1.
Тюрин П. В. 1962. Фактор естественной смертности значение при регулировании рыболовства.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3.
Тюрин П. В. 1963. Биологические обоснования регулирования рыболовства на в[нутр]енних водоемах. Пищепромиздат.
Федоров С. С. 1960. О закономерностях распределения атлантическо-скандинавских сельдей.— Рыбн. хоз., № 3.
Федоров С. С. и Копытов В. И. 1963. Некоторые данные о распределении летнерестующих сельдей в Норвежском море.— Там же, № 12.
Формозов А. Н. 1935. Колебания численности промысловых животных. Изд-во КОИЗ.
Фортунатов М. А., Курбатова Е. С. и Райская А. А. 1950. К вопросу о динамике стада промысловых рыб Аральского моря. Материалы по ихтиофауне и режиму вод бассейна Аральск. моря. Изд-во Моск. об-ва испытат. природы.
Фортунатова К. Р. 1955. Методика изучения питания хищных рыб.— Труды Совещ. по метод. изучения кормов, базы и питания рыб. Изд-во АН СССР
Фортунатова К. Р. 1959. Доступность колюшки для питания хищных рыб дельты Волги.— Зоол. журн., т. 38, вып. 11.
Фортунатова К. Р. 1961. О характере воздействия хищных рыб на структуру популяции промысловых рыб. Труды Совещ. по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР.
Фортунатова К. Р. 1963. Поведение хищных рыб в зависимости от экологии пищевых организмов.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 42.
Фортунатова К. Р. и Чугунова Н. И. 1960. Зависимость сохранности меток на теле рыб от их поведения и условий обитания рыб.— Вопр. ихтиол., вып. 15.
Фридляндд И. Г. 1951. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина.— Изв. ТИНРО, т. 35.
Фроленко Г. И. 1959. Влияние голодания на развитие личинок леща и обыкновенного карася.— Научн. докл. высш. школы, сер. биол. № 1.
Чепракова Ю. И. 1960. О связи между содержанием жира в икре и морфобиологическими особенностями самок воблы.— Докл. АН СССР, т. 135, № 1.
Чепракова Ю. И. 1961. Содержание жира в оплодотворенной икре текучих самок нерестового стада воблы.— Труды Совещ. по динамике численности рыб Изд-во АН СССР.
Чепракова Ю. И. 1966. Биологическая характеристика мелкой малопозвонковой сельди в Кандалакшском заливе и особенности ее размножения. Сб. «Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейн[а]

Чепракова Ю. И. и Васецкий С. Г 1962. Особенности зрелой икры воблы в связи с характером нерестового стада.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 2.
Чепракова Ю. И. и Шубникова Н. Г 1966. О связи между содержанием жира в икре и морфобиологическими показателями самок беломорской сельди. Сб. «Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна».
Чепурнов А. В. 1961. О характере изменчивости пилорических придатков кишечника норвежской сельди и балтийской салаки.— Вестн. Моск. ун-та, серия биол., № 2.
Чугунов Н. Л. 1927. Влияние запуска рыболовства на запасы осетровых Азовского моря. Сборник в честь Н. М. Книповича. М.
Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района.— Труды Астраханск. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4.
Чугунов Н. Л. 1935. Опыт биостатического определения запасов рыб в Северном Каспии.— Рыбн. хоз. СССР, № 6.
Чугунова Н. И. 1931. Биология судака Азовского моря.— Труды Азово-Черн. научн. рыбохоз. станции, вып. 9.
Чугунова Н. И. 1951. Рост и созревание воблы Сев. Каспия в зависимости от ловий откорма.— Труды ВНИРО, т. 18.
Чугунова Н. И., Ассман А. В. и Макарова Н. П. 1961. Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы.— Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, вып. 39.
Чугунова Н. И. и Петрова Е. Г 1953. Приспособительные особенности нереста черноморской хамсы.— Вопр. ихтиол., вып. 1.
Чэнь Жу-фень и др. 1962. Обследование нерестилищ большого желтого горбыля [*Pseudosciaena crocea* (Rich.)] в Морском районе Сюнчжоу (провинция Гуандун) Сб. VII Пленума Комиссии по рыбохоз. исслед. зап. части Тихого океана.
Шатуновский М. И. 1963. Динамика жирности и обводненности мяса и гонад балтийской речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.) и ее связь с особенностями созревания гонад.— Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 4 (29).
Шатуновский М. И. 1964. Материалы по систематике речной камбалы *Pleuronectes flesus* L. Белого моря.— Вестн. Моск. ун-та, серия биол., № 1.
Шентякова Л. Ф. 1962. О феномене Розы Ли.— Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3 (24).
Шефер М. Б. 1957 Типы научной информации, необходимые для разработки мероприятий по охране рыбных запасов, и типы охранных мероприятий, применяемые для сохранения рыбных ресурсов.— Материалы Междунар. конф. по охране запасов рыб, кн. 1. Изд-во ВНИРО.
Шефер М. Б. 1958. Некоторые вопросы динамики популяций и регулирования промышленного рыболовства. Изд. ВНИРО.
Шмальгаузен И. И. 1928. О закономерностях роста у животных.— Природа, № 9.
Шмальгаузен И. И. 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. «Рост животных». М.
Шмидт П. Ю. 1949. Рыбы Охотского моря. Изд-во АН СССР
Шмидтов А. И. и Варфоломеев В. В. 1952. Значение ерша (*Acerina cernua* L.) в рыбном хозяйстве и его морфобиологические особенности в нижней Каме и Средней Волге.— Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 112, кн. 7.
Шнитников А. В. 1961. О находках живых рыб в донных отложениях озер.— Труды Лабор. озероведения АН СССР, т. 14.
Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.
Шостакович В. Б. 1928. Периодические колебания геофизических явлений и солнечные пятна.— Труды Иркутск. магнитн. и метеорол. обсерв., № 2—3.
Шпарлинский В. 1959. Мировое рыболовство. Изд-во Рыбн. хоз.
Шубников Д. А. 1959. О различной реакции самцов и самок анчоусовидной кильки на электрический свет.— Зоол. журн., т. 38, вып. 5.
Шубников Д. А. 1960. О динамике биологического состояния атлантическо-скандинавской сельди в летний период. Сб. «Советские рыбохозяйств. исследования в морях Европейского Севера». М.
Шульман Г Е. 1958. Динамика химического состава и экскреция газов у азовской хамсы в связи с нерестом и подготовкой к зимовальной миграции (по материалам 1955 и 1956 гг.). Анн. к работам, выполн. ВНИРО, в 1956 г., сб. 1.
Шульман Г Е. 1960. Динамика содержания жира в теле рыб.— Усп. соврем. биол., т. 40, вып. 2.
Шульман Г Е. 1963. Определение обеспеченности рыб кормом по интенсивности жиронакопления и уровню жировых запасов в их теле.— Зоол. журн., т. 42, вып. 4.
Юданов К. И. 1960. О разработке способа определения количества рыбы в скоплении.— Вопр. ихтиол., вып. 15.
Юровицкий Ю. Г 1958. Некоторые вопросы методики изучения плодовитости рыб.— Там же, вып. 10.

Allan I. R. H., Swain A. and Bulleid M. Y. 1960 (1962). River Axe salmon and sea trout investigations.— Ann. biol. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 17.
Allen K. 1938. Some observations on the biology of the trout (Salmo trulta) in Windermere.— J. Animal. Ecol., v. 7, N 2.
Alm G. 1924. Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und Flora in ihrer Bedeutung für die theoretische und angewandte Limnologie.— Verhandl. Internat. Verein theor und angew. Limnol.
Alm G 1952. Year class fluctuations and span of life of perch. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. Rept N 33.
Alm G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Freshwater Res. Drottningholm. Rept N 40.
Alstrom E. H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine.— Fish. Bull. Fish and Wildlife Serv v. 56, N 93.
Alward G. L. 1933. The sea fisheries of Great Britain and Ireland. Grimsby.
Ancellin J. 1955. Le hareng du Sud de la Mer du Nord et de la Manche Orientale.— Sci. et pêche, N 21.
Ancellin J. 1958. L'influence de la pêche sur la stock de harengs.— Sci. et pêc N 55.
Andrewartha H. G. and Birch L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press.
Anwand K. and Waldmann G. 1962. Über Beziehungen zwischen Laichfischbestand, Larvenmenge und Jahrgangsstärke beim Rügenschen Frühjahrshering.— Dtsch. Fisch.-Zt., Bd. 9.
Aoyama T. 1935. On the Hermaphroditism in the Yellow sea bream, Taius tumifrons.— Japan J. Ichthyol., v. 5.
Applegate V. C. 1950. Natural history of the sea lamprey (Petromyzon marinus) in Michigan. U. S. Dept Inter. Fish and Wildlife Serv. Spec. Sci. Rept Fisheries, N 55.
Bacci G. et Razzanti A. 1957. Falso gonocorismo in Coris julis (L.). 181—189.— Atti Accad. naz. Lincei Rend. Cl. sci. fis. mat. et natur., v. 23, N 3—4.
Bagenal T. B. 1963. The fecundity of plaice from the bay of Biscay.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 43, N 1.
Bailey R. M. 1955. Differential mortality from high temperature in a mixed population of fishes in Southern Michigan.— Ecology, v. 36, N 3.
Baxter J. G. 1958. Fecundities of winter — spring and summer — autumn herring spawners. Internat. Council Explorat. Sea. C. M. Herring Committee. N 42.
Bertalanffy L. von. 1934. Untersuchungen über Gesetzlichkeit des Wachstums. 1.— Arch. Entwicklungsmech., Bd. 131.
Bertalanffy L. von. 1938. A. quantitative theory of organic growth.— Human Biol., v. 10.
Beverton R. J. H. 1953. Some observations on the principles of fishery regulation.— J. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 19, N 1.
Beverton R. J. 1962. Long-term dynamics of certain North Sea fish populations. Oxford.
Beverton R. J. H. and Gulland I. A. 1958. Mortality estimation in pertially fished stocks.— Spec. Publ. Internat. Commiss. Northwest Atlantic Fisheries, N 1.
Beverton R. G. and Holt S. 1957 Dynamics of exploited fish population.— Fish. Invest. ser. 11.
Beverton R. G. H. and Holt S. G. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. Ciba Foundat. Sympos. Lifespan Animals.
Blaxter G. H. S. and Dickon W. 1959. Observations of the swimming speeds of fish.— J. Conseil perman. explorat. mer, v. 24, N 3.
Blaxter G. H. S. and Hempel G. 1963. The influence of egg size on herring larvae (Clupea harengus).— J. Conseil, v. 28, N 2.
Blaxter G. H. S. and Holliday F. G. T. 1963. The behaviour and physiology of herring and other clupeids.— Advances Marine Biol., v. 1, N. Y.— London.
Bohl H. 1964. Selektionsdaten für Kliesche und Scholle aus Schleppnetz Experimenten im Seegebiet vor Helgoland.— Protokolle zur Fischereitechnik, Bd. 8, H. 39.
Bohl H., Mann Jt., und Wünsche G. 1962. Die Fischereiforschung. Jahresbericht über die Deutsche Fischwirtschaft 1960/61.
Borodin N. A. 1934. The anabiosis or phenomenon on resuscitation of fishes afterbeing frozen.— Zool. Jahrb. Abt. Zool. und Physiol., Bd. 53, H. 3.
Breder C. M. and Coates C. W. 1932. A preliminary study of population stability and sex ratio of Lebistes.— Copeia, N 3.
Brown C. 1938. Observation on the life history and breeding habits of the montana grayling.— Copeia, N 3.
Brown M. E. 1946. The growth of brown trout (Salmo trutta L.) J. Exptl Biol., v. 22.
Brown M. 1957. (ed.). Physiology of fishes. N. Y.
Bückmann A. 1939. Zur Frage der Beziehungen zwischen Befischung und Ertrag.— Rapp. et procés-verbaux reúnions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 110.
Bückmann A. 1944. Die Schollenbevölkerung der Helgolander Bucht und die Ein-

schränkung der Fischerei während der Kriegsjahre 1914—1918 und 1939—1942.— Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 144.
Bullough W. S. 1940. A study of sex-reversal in the minnow (Phoxinus laevis L.).— J. Exptl. Zool., v. 85, N 3.
Buşnită Th. and Cristian A. 1958. Variatia carasului argintia (Carassius auratus gibelio Bloch) in Apele rominsti si Carzele care o determina.— Studii şi cercetări biol. Acad. RPR. Ser. biol. animală, v. 10, N 4.
Chang Hsiao Wei. 1951. Age and growth of Callonymus lyra L.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 30.
Chapman R. N. 1928. The quantitative analysis of environmental factors.— Ecology, v. 9, N 2.
Chen C. S. and Lin S. Y 1935. The fish-fry industry of China.— Bull. Chekiang Prov. Fish Exptl Station, v 1, N 4.
Cieglewicz W and Mulicki Z. 1938. Dojrzewanie płciowe i sklad stada tracych sie stornii (Pegurinectes flesus) w Zatoce Gdanskiej.— Arch. hydrobiol. Rybactwa, t. XI.
Clark E. 1959. Functional hermaphroditism and self-fertilization in a Serranidfish.— Science, v. 129, N 3343.
Clements W. A. and Wilby G. V. 1961. Fishes of the Pacific Coast of Canada.— Bull. Fish. Res. Board Canada, N 68.
Cooley R. A. 1963. Politics and conservation. The Decline of the Alaska Salmon. N. Y.— London.
Corlett G. 1958. Plancton in the Western Barents Sea and the year-class strength of the Arcto Norwegian Cod.— J. Conseil, perman. internal. explorat. mer, v. 23, N 3.
Crossman E. C. 1959. A predator prey interaction in freshwater fish.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 16, N 3.
Cushing D. H. and Burd A. C. 1957. On the herring of the Southern North Sea.— Fish. Invest. ser. 2, v. 20, N 11.
D'Ancona U. 1950. Détermination et différenciation du sexe chez les poissons.— Arch. anat. microsc. et morphol. exptl., v. 39, N 3.
D'Ancona U. 1959. Distribution of the sexes and environmental influence in the European eel.— Arch. anat., microsc. et morphol. exptl., v. 48, bis, N 61.
Demir N. 1963. Synopsis of biological data on anchovy Engraulis encrasicholus (Linnaeus) 1758 (Mediterrancan and adjacent seas). FAO Fisheries Synopsis, N 26, February, 1963, Rome.
Doi T. 1959. On separation of natural and fishing mortality by use of an analogue computer.— Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., N 25.
Doi T 1962. On the predatory and competitive relationship among fishes caught in the waters adjacent to Japan.— Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., N 32.
Dragesund O. 1964. Etudes sur la sardine [Sardina pilchardus (Wall.)] et l'anchois [Engraulis encrassicholus (L.)] dans le golfe de Naples et sur leur comportement sur l'influence de la lumiere artificielle.— Cons. Gen. pêches pour la Mediterranée. Etudes et Revues, N 23.
Dyk V. 1938. Das Geschlechtsverhältnis beim Flussbarsch (Perca fluviatilis L.).— Arch. Hydrobiol., Bd. 33.
Dymond G. R. 1948. European studies of the populations of marinefishes.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect., v. 11, N 4.
Eberhardt K. 1943. Geschlechtsbestimmung und Differenzierung bei Betta splendens Regan.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 81.
Egerton F. N. 1962. Some seventeenth-century notes on fish populations.— Copeia, N 4.
Elson P. F. 1950. Increasing salmon stocks by control of mergansers and kingfishers. Fish. Res. Board Canada Prog. Rept. (Atlantic), N 51.
Elson P. F. 1962. Predator-prey relationships between fish-eating birds and Atlanti salmon.— Bull. Fish Res. Board Canada, N 133.
Enguchi H., Hikita T. and Nishida H. 1954. A comparison between Hokkaido and South Kurile Islands on the salmon egg number.— Scient. Repts Hokkaido Fish Hatchery, v. 9, N 1—2.
Fabre-Demergue et Bietrix E. 1897 La periode critique post-larvaire des poissons marins.— Bull. Muséum nat. histoire natur., N 3.
Fairbridge W. S. 1952. The New South Wales Tiger Flathead-Neoplatycephalus macrodon (Ogilby).— Austral. J. Marine and Freshwater Res., v. 3, N 1.
Farran G. P. 1936. On the mesh of herring drift nets in relation to the condition-factor of the fish.— J. Conseil perman. internat. explorat. mer. v. XI, N 1.
Fedorov S. S., Truskanov I. D. and Yudanov I. G. 1964. On the stock size of the Atlanto-Scandian herring.— Rapp. et procés-verbeaux reunions, v. 155.
Felin F. E. and Phillips I. B. 1948. Age and length composition of the sardine caught off the Pacific Coast of the United States and Canada, 1941—42 through 1946—1947.— Fish Bull. N 69, Bur. Marine Fish. California.
Fontaine M. et Olivereau M. 1962. Nutrition et sexualité chez les poissons.— Ann. nutr. aliment. v. 16, N 6.
Fort R. S. and Brayshaw I. D. 1961. Fishery management. London.

Freund K. 1961. Some observations on the redfish of the Labrador region.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 150.
Frost W. S. 1954. The food of the pike Esox lucius L. in Windermere.— J. Animal. Ecol., v. 23.
Fulton T. W. 1911. The sovereignty of the sea. Edinburgh. London.
Furnestin J. 1946. Note préliminaire sur l'anchois [Engraulis encrassicholus (L.)] du golfe de Gascogne.— Rev. travaux de l'office de Pêches maritimes, v. 13, N 49—52.
Gabriel M. L. 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in Fundulus heteroclitus.— J. Expll Zool., v. 95.
Garstang W. 1900—1903. The impoverishment of the sea.— J. Marine. Biol. Assoc. N. S., v. 6, Plymouth.
Garstang W. 1909. The distribution of the plaice in the North Sea, Skagerak and Kattegat according to size, age and frequency.— Rapp. et procès verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v 11.
Gerking S. D. 1952. The protein metabolism of sunfishes of different ages.— Physiol. Zool., v. 25, N 4.
Gilis Ch. 1958. Recherches sur la biologie du hareng.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. intern. explorat. mer, v. 143, N 2.
Graham M. 1939. The sigmoid curve and the overfishing problem.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 110.
Graham M. 1948. Rational fishing of the cod of the North Sea. London.
Graham M. (Ed.) 1956. Sea fisheries and their investigations in United Kingdom. London.
Graham M. 1956. Concepts of conservation. Papers fnternat. techn. Conf. Conservat. Living Resources of the Sea. (FAO publ.) N. Y
Gulland J. A. 1962. The application of mathematical models to fish populations. The Exploit. of Nat. Anim. Populations.
Gulland J. A. 1964. The reliability of the catch per unit effort as a measure of abundance in North Sea trawl fisheries.— Rap. Proc. Verb. v. 155.
Hale M. 1677. Primitive origination of mankind.
Hardisty M. W 1954. Sex ratio in spawning populations of Lampetra planeri.— Nature, v. 173, N 874.
Hardisty M. W 1960. Sex ratio of ammocoetes.— Nature, v. 186, N 4729.
Havinga B. and Deelder C. L. 1949. The relation between the size of meshes of gill nets and size of Lucioperca sandra in the catches.— Rapp. et procés-verbaux réunions Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 75.
Heincke F. 1898. Naturgeschichte des Herings.— Abt. Dtsch. Seefischereivereins, Bd. 2, T. 1.
Heincke F. 1913. Untersuchungen über die Scholle. Generalbericht. I. Schollenfischerei und Schonmassregeln.— Rapp. et procés-verbaux réunions Conceil. perman. internat. explorat. mer, v. 17A.
Helland-Hansen B. und Nansen F. 1909. Die jährlichen Schwankungen der Wassermassen im Norwegischen Nordmeer in ihren Beziehungen zu den Schwankungen der meteorologischen Verhältnisse, der Ernteerträge und der Fischereiergebnisse in Norwegen.— Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. 11, H. 3.
Hempel G. and Blaxter G. H. S. 1961. The experimental modification of meristic characters in herring (Clupea harengus L.).— J. Conseil internat. explorat. mer, v. 26, N 3.
Hempel C. and Sahrhage D. 1961. Neuere Modell-Vorstellungen über die Dynamik der Grundfischbestände.— Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meerforsch., Bd. 16, H. 2.
Hensen V. 1883. Über das Vorkommen und die Menge der Eier.
Hensen V. und Apstein C. 1897. Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins. Über die Eimenge der in Winter laichenden Fische.— Wiss. Meeres-Untersuch., Bd. 2, N 2.
Herrington W. C. 1948. Limiting factors for fish populations. Some theories and an example.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect., v. 9, N 4.
Hickling C. F. 1940. The fecundity of the herring of the Southern North Sea.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 24.
Hile R. 1936. Age and growth of the Leucichthys artedi in the lakes of the northeastern highlands Wisconsin.— Bull. Bur. Fisheries, v. 48, N 19.
Hile R. 1941. Age and growth of the rock bass Ambloplites rupestris (Raf.) in Nebish Lake Wisconsin.— Trans. Wisconsin. Acad. Sci. Arts and Letters, v. 33.
Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil. perman. internat. explorat. mer, v. 20. Copenhague.
Hjort J. 1926. Fluctuation in the year-classes of importand food fishes.— J. Conseil internat. explorat. mer, v 1, N 1.
Hoogland R., Morris Q. and Tinbergen N. 1956—1957. The spines of sticklebacks (Gasterosteus and Pygosteus) as means of defence against predators (Perca and Esox).— Behavior, v. 10.
Hora S. L. 1950. Knowledge of the ancient Hindus concerning fish and fisheries of

India. 2. Fishery legislation in Asokas Pillar Edict.— J. Roy. Asiat. Soc. Bengal v. 16, N 1.
Houston T. W. 1955. New South Wales Trawlfishery: Review of past course and examination of present condition.— Austral J. Marine and Freshwat. Res., v. 6, N 2.
Hubbs C. L. and Eschmeyer R. W. 1938. The improvement of lakes for fishing.— Bull. inst. Fish. Res., N 2.
Hubbs C. L. and Hubbs L. C. 1932. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin.— Science, v. 76.
Hunter J. R. and W. I. Wisby. Net avoidance behavior of carp and other species of fish.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, N 3.
Huntsman A. G. 1918. The Canadian plaice.— Bull. Biol. Board Canada, N 1.
Huntsman A. G. 1948. Fishing and assessing populations.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect, v. 11, art. 4.
Hylen A. 1964. Coastal cod and skrei in the Lofoten Area.— Fiskeridirektoratets Skrifter, v. 13, N 7
Huxley T. 1883. Critiques and addresses. London.
Jensen A. I. C. 1927. On the influence of the quantity of spawning herrings upon the stock of the following years.— J. Conseil perman. intern. explorat. mer, v. 2, N 1.
Jensen A. I. C. 1933. Periodic fluctuations in the size of various stocks of fish and their causes.— Medd. Komm. Havund. Fisk., v. 9, N 5.
Jensen A. G. C. 1939. On the laws of decrease in fish stocks.— Repp. et Proces-verbaux reunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 110.
Jensen A. G. C. 1948. The stocks of plaice in the North Sea and the transition area during the war.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 122.
Johansen A. C. 1930. On a correlation between the yearly catch of herring in the Sound and the abundance of herring larvae in autumn.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil permaninternat. explorat. mer, v. 65.
Kawanabe H. 1958. On the significance of the social structure for the mode of density effect in a salmon like fish «Ayu». Plecoglossus altivelis Temminck ef Schlegel. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto. Ser. B, v. 25, N 3.
Kerr I. G. 1899. The external features in the development of Lepidosiren paradoxa.— Philos. Trans. Roy. Soc., v. 192.
Kilarski W. 1960. Fat in some taleost fish.— Acta biol. Cracoviensia, Ser. zool., v. III.
Kipling C. 1957. The effect of gill-nets selection on the estimation of weight-length relationships.— J. Conseil internat. explorat. mer, v. XXIII, N 1.
Kolmogoroff A. N. 1936. Sulla teoria di Volterra della lotta per Resistenza.— G. Inst. ital. attuazi anio 7, N 1
Korringa P. 1963. 75 jaar weten-schappelijkvisserijon derzoek.— Visserij Nieuws Dau Haag.
Koshin N. I. and Protasov A. A. 1959. Freshwater species of salmon and their significance in the origin of Salmonidae and practical fishculture.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 148.
Krefft G., Schubert K. und Sahrhage D. 1955. Der augenblickliche Stand der Erforschung des Nordseecherings mit besonderem Hinblick auf die Frage seiner Überfischung.— Arch. Fischereiwiss., Bd. 6, H. 3/4.
Kruuk H. 1963. Diurnal periodicity in the activity of the common sole Solea vulgaris Quenselt.— Netherl. J. Sea Res., v. 2, N 1.
Krumholz L. A. 1963. Relationships between fertility sex ratio and exposure to predation in populations of the mosquito-fish Cambusia manni Hubbs at Bimini, Bahamas.— Internat. Res. ges. Hydrobiol., v. 48, N 2.
Kubo and Joshichara. 1957. Динамика популяций рыб (на японск. яз.).
Lablaika I. A. and Lishev M. N. 1964. Possibilities of forecasting the distribution of stock and efficiency of fishing for Baltic cod during prespawning and spawning periods. Baltic — Belt Seas Comm. and Gadoid Fish Cttee. ICES.
Larkin P. A. 1963. Interspecific competition and exploatation.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 20, N 3.
Larkin P. A. and A. S. Houston. 1964. A model for simulation of the population biology of Pacific salmon.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 21, N 5.
Lea E. 1910. On the methods used in the herring investigations. Conseil perman. internat. explorat. mer. Publ. de Circonstance, N 53.
Le Cren E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (Perca fluviatilis L.).— J. Animal Ecol., v. 20
Le Cren E. D. 1958. Observations on the growth of perch (Perca fluviatilis L.) over twenty two years with special reference to the effects of temperature and population density.— J. Animal. Ecol., v. 27.
Le Cren E. D. 1961. How many fish survive? Year Book of the River Boards Association.
Le Cren E. D. 1962. The effieincy of reproduction and recruitment in freshwater fish Symposium «The Exploitation of Natural Animal Populations». Blackwell, Oxford.
Libosvârsky I. 1957. K ekologii a razmuozovani mrenki noramorovane Nemachilus barbatulus (L.).— Zool. listy, v. 6 (20).

Liem K. F. 1963. Sex reversal as a natural process the synbranchiform fish Monopterus albus.— Copeia, N 2.
Lundbeck J. 1964. Significant effects on effort units and unit yields as experienced in an exploration of the German Sea Fisheries Statistics — Rapp. et procés-verb. des reunions, v. 155.
Lin C. K. 1944. Rudimentary hermaphroditism in the symbranchoid eel Monopterus javanensis.— Sinensia, v 15.
Lindsey C. C. 1962. Experimental study of meristic variation in a population of three spine sticklebacks, Gasterosteus aculeates.— Canad. J. Zool. v. 40, N 2.
Lindsey C. C. 1962a. Observations on meristic variation in ninespine sticklebacks, Pungitius pungitius reared at different temperatures.— Canad. J. Zool., v. 40, N 7
Lotka A. 1. 1925. Elements of physical biology. Baltimore.
Mac Gregor 1. S. 1964. The relation between spawning-size of an year-class size for the Pacific sardine (Sardinops caerulea Giz.), Fish. Bull. v. 63, N 2.
Margets A. R. and Holt S. Y 1948. The effect of the 1939—1945 war on the English North Sea trawl fisheries.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 122.
Marr I. C. 1956. The «critical period» in the early life history of marine fishes.— J. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 21, N 2.
Marty Ju. Ju. 1958. Race formation and marine herring races biological promises.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 143, pt. 2.
Marty Ju. Ju. 1961. Contradiction of some protective features of fish nature and fishing. Internat. Council Explorat. Sea Annual Meeting. Compt. fish. Com.
Marty Ju. Ju. and Fedorov S. S. 1963. Features of the population dynamics of marine herring as seen from the Atlanto-Scandian stock.— Rapp. et procés-verbaux réunion. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 154.
Mathisen O. A. 1955. Studies on the spawning biology of the red salmon Oucorhynchus nerka (Walbaum) in Bristol Bay Alaska with special reference to the effect of altered sex rations. Ph. D. thesis Univ. Washington.
Mathisen O. A. 1962. The effect of altered sex ratios on the spawning of red salmon. Studies of Alaska red salmon. Univ. Washington Press.
Mathisen O. A. 1962a. Photographic enumeration of red salmon escapement. Studies of Alaska Red Salmon. Seattle.
Merriman D. and Warfel H. E. 1948. Studies on the marine resources of Southern New England.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect., v. 11, N 1.
Miller P 1. 1961. Age, growth and reproduction of the rock goby, Gobius paganellus L., in the Isle of Man.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 41, N 3.
Miller R. R. and Schultz R. 1. 1959. All-female strains of the teleost fishes of the genus Poeciliopsis.— Science, v. 11, N 3389.
Moitra S. K. 1955. Fish mortality in some lakes and tanks of Lucknou Uttar Pradesh.— Sci. and Culture, v. 21.
More S. A. and More H. S. 1903. The history and law of fisheries. London.
Neave F. 1953. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 11, N 9.
Needham T. 1931. Chemical embriology. Cambridge Univ. Press.
Nicholson A. f. 1933. The balance of animal populations.— J. Animal Ecol., v. 2.
Nikolsky G. 1960. The nature of the effect of non-selective fishing on the structure of spawning population of commercial fish C. M. 1960. Comp. Fish. Com. paper N 107.
Okada Yo. K. 1962. Sex reversal in the Japanese wrasse, Halichoeres peocilopterus.— Proc. Japan. Acad., v. 38, N 8.
Ostvedt O. J. 1964. Comparison between catch per unit effort in the Norwegian Gill-Nat. and Purse-Seine Fishery for herring.— Rapp. et procés-verbaux reunions, v. 155.
Ottestad P 1942. On periodical variations in the yield of the Great Sea Fisheries and the possibility of establishing yeild prognoses.— Rept Norwegian Fishery and Marine Invest., v. 7, N 5.
Pantulu V. R. 1961. Determination of age and growth of Mystus gulio (Ham.) by the use of pectoral spines with observations on its biology and fishery in the Hooghly estuary.— Proc. Nat. Inst. India B, v 27, N 4.
Parker R. K., Black E. C. and Larkin P. A. 1963. Some aspects of fish-marking mortality. Internat. Comm. Northwest Atlantic Fisheries Spec. publ. N 4.
Parker R. R. and Larkin P A. 1959. A concept of growth in fishes.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 16, N 5.
Parrish B. B. 1948. The haddock stocks in the North Sea during second half of 1945.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 72.
Parrish B. B., Saville A., Craig R. E., Baxter I. G. and Pristley R. 1959. Observation on herring spawning and larval distribution in the Firth of Clyde in 1958.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 38.
Paulik G. I. a. L. E. Gales. 1964. Allometric growth and the Beverton and Holt yield Equation. Trans. Amer. Fish. Soc., vol. 93, N 4.
Petersen C. G. I. 1894. Om vore flynderfiskes biologi og om vore flynderfiskeries aftagen.— Rept. Danish Biol. Sta., v. 4.

Petersen C. G. I. 1895. Eine Methode zur Bestimmung des Alters und Wuchses der Fische.— Mitt. Dtsch Seefischerei-Vereins. Bd. 11, N 8.
Petersen C. G. I. 1900. What is overfishing? — J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 6.
Petersen C. G. I. 1903. Where and under what conditions can the eggs of plaice be developed into young fish within the skew. Rept. Danish. Biol. Stat., v. 12.
Peterson A. E. 1954. The selective action of gillnets of Frazer River sockeye salmon.- Internat. Pacific Salmon Fish. Comm. Bull., N 5.
Phillips G. B. 1961. Problems in the identification of fishes with a comparison between shallow-water and deep-water species of Sebastodes (Scorpaenidae).— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 150.
Radakov D. V. 1963. Materials on the distribution of marine fishes of the coast of the Republic of Guinea.— Internat. Council Explorat. Sea, C. M. Atlantic Committee, N 99.
Raitt D. S. 1939. The rate of mortality of haddock of the North Sea stock 1919—1938. Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman internat. explorat. mer, v. 60.
Reinboth R. 1961. Natürliche Geschlechtsumwandlung bei Adulten. Teleostiern.— Zool. Anz., suppl. Bd. 24.
Reinboth R. 1962. Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centracanthidae, Labridae).— Zool. Jahrb. Abt. 1, Physiol. Bd. 69, N 4.
Ricker W. E. 1941. The consumption of young Sockeye Salmon by predaceous fish.- J. Fish. Res. Canada, v. 5, N 3.
Ricker W. E. 1942. The rate of growth of Bluegill Sunfish in Lakes of Northern Indiana.— Invest. Indiana Lakes and Streams, v. 2.
Ricker W. E. 1952. Numerical relations between abundance of predators and survival of prey.— Canad. Fish Culturist, N 13.
Ricker W. E. 1954. Stock and recruitment.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 11, N 5.
Ricker W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations.— Fish Res. Board Canada Bull., N 119.
Ripley E. W. 1946. The soupfin shark and the fishery.— Fish. Bull., N 64, California.
Robertson G. A. 1938. The sprat and the sprat fishery of England.— Fishery Invest., ser. II, v. 16, N 2.
Rog H. H. D. 1962. Growth and reproduction of the longnose sucker Catostomus catostomus (Forster) in Great Slave Lake.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 19, N 1.
Rollefsen G. 1935. The spawning zone in cod otoliths and prognosis of stock.— Rept. Norway Fish. and Marine Invest., v. 4, N 11.
Rollefsen G. 1939. Skreines Alder.— Fiskeridirekt. skr. sorie Havundersøk., v. 6, N 1, Bergen.
Rollefsen G. 1948. The arcto-norvegian stock of cod.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 72.
Rollefsen G. 1949. Fluctuations in two of the most important stocks of fish in Northern waters, the cod and the herring.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 75.
Rollefsen G. 1954. Observations on the cod and cod fisheries of Lofoten.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 136.
Rollefsen G. 1960. Norvegian fishery researches «Havet og vare fisker». Bergen.
Rounsefell G. A. 1930. The existence and causes of dominant year classes in the Alaska herring.
Rounsefell G. A. and Everhart W. H. 1953. Fishery science, its methods and applications. N. Y.— London.
Ross R. 1910. The prevention of malaria. London.
Roussow G. 1957. Some considerations concerning sturgeon spawning periodicity.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 14, N 4.
Royce W. F., Bevan D. E., Crutchfield J. A., Paulik G. J. and Fletcher B. E. 1963. Salmon gear limitation in Northern Washington waters. Univ. Washington. Publ. Fisheries. New Series, v. 11, N 1.
Russel E. S. 1939. An elementary treatment of the overfishing problem.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 110.
Russel E. S. 1942. The overfishing problem. Cambridge Univ. Press.
Rünnström S. 1941. Quantitive investigations on herring spawning and its yearly fluctuations of the west coast of Norway.— Fiskerdirekt. skr. Havundersok., v. 6, N 8.
Ruud G. 1939. Torsken i Oslofjorden. Fiskeridirektoratets skr., v. VI, N 2.
Sactersdal G. and Hylen A. 1964. The decline of the Skrei Fisheries. Fiskeridirektorat. skr., v. 13, N 7
Saunders Erglish T. 1964. Some considerations in estimating populations of planctonic fish eggs.— Rapp. et procés-verbaux réunions, Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 155.
Saville A. 1964. Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larval surveys.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, vol. 155.

Schaefer M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries.— Bull. Interamerican Tropical Tuna Comiss., v. I, N 2.
Schaefer M. B. and Beverton R. I. H. 1963. Fishery dynamics, their analysis and interpretation. «The Sea», v. 2. N. Y.— London.
Schäperclaus W 1953. Die Züchtung von Karauschen mit höchster Leistungsfähigkeit.— Z. Fisch., Bd. 11, N. F. 1/2.
Scheuring L. 1924. Biologische und physiologische Untersuchungen an Forellensperma.— Arch. Hydrobiol. Suppl. 4.
Schoemacher N. H. 1944. A laboratory study of fish populations.— Trans. Amer. Fish. Soc., v. 74.
Schultz R. I. 1961. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish Poeciliopsis. Evolution.
Scott D. P. 1962. Effect of food quantity on fecundity of Rainbow-Trout Salmo gairdneri.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 19, N 4.
Sette O. E. 1943. Biology of the Atlantic makrel (Scomber scombrus) of North America. Pt I.— Fish Bull. Fish and Wildlife Serv., v. 50, N 38.
Shelbourne G. E. 1957 The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plancton patches.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 36.
Simpson A. C. 1951. The fecundity of the plaice. – Fish. Invest., Ser. II, v. 17, N 5.
Sjöblom V. 1960. Kevat-ja syyskukuis ista silakoista. Suomen kalastuslehti, N 3. Vuosik 67
Slobodkin L. B. 1962. Energy in animal ecology.— Advances in ecological research. I. London — New York.
Slobodkin L. B. 1962a. Predation and efficiency in laboratory populations. Exploitation of natural animal populations. Oxford.
Smith C. L. 1959. Hermaphroditism in some Serranid fishes from Bermuda.— Paper Michigan Acad. Sci. Arts and Letters, 1958, v. 44.
Smith St. H. 1956. Life history of lake herring of Green Bay Lake Michigan.— Fish. Bull., v. 109, N 57.
Soljan T. 1930. Die Fortpflanzung und das Wachstum von Crenilabrus ocellatus Forsk., einem Lippfisch des Mittelmeeres.— Z. wiss. Zool., Bd. 137, H. 1.
Soleim P. 1942. Årsaker til rike of fattige årganger av sied. Fiskeridirekt. skr., 7, N 2.
Sordi M. 1961 (1962). Ermafroditismo proteroginico in Labrus turdus L. e in L. merula. L.— Monit. zool. ital., v. 69, N 3—4.
Sorokin V P 1964. On a possible calculation method of the absolute abundance of the commercial population. Sebastes mentella Travin in the Barents sea.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v 155.
Sund O. 1924. Snow and the survival of cod fry.— Nature, N 113.
Sund O. 1943. The age-composition of the Norvegian spawn herring observed during 36 years.— Conseil perman. interna. explorat. mer. Ann. biol. v I. Octobre, Copenhague.
Svärdson G. 1949. Natural selection and egg number in fish. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Rept N 29.
Svärdson G. 1953. The coregonid problem. V. Sympathic white-fish species of the lakes Idsjön, Storsjön and Hornavan.— Annual Rept Inst. Freshwater Res. Drottningholm, f952.
Swift D. R. 1955. Seasonal variations in the growth-rate, thyreoid gland activity and food reserves of brown trout (Salmo trutta Linné).— J. Exptl Biol., v. 32.
Swift D. R. 1961. The annual growth-rate cycle in Brown-trout (Salmo trutta Linne) and its cause.— J. Exptl Biol., v. 38.
Szabo Z. 1958. Beiträge zur Vermehrungsbiologie der Nase (Chondrostoma nasus L.).— Z. Fischerei, Bd. 7, N 7—8.
Täning A. V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes.— Biol. Rev., v. 27.
Tester A. L. 1955. Estimation of recruitment and natural mortality rate from age composition and catch data in British Columbia herring populations.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 12, N 5.
Thomazi A. 1947 Histoire de la pêche. Paris.
Thompson W F 1917 A contribution to the Pacific life history of the herring, its bearing on the condition and future of the fishery. Rept B C. Comm. Fish. for 1916.
Thompson W. F. 1937 Theory of the effect of fishing on the stock of halibut. Rept Internat. Fish Comm., v. 12.
Thompson W F. 1950. The effect of fishing on stocks of Halibut in tbe Pacific. Uni Washington. Press.
Thompson W. 1959. An approach to population dynamics of the Pacific red salmon.— Trans. Amer. Fish. Soc., v. 88.
Thompson W. F. 1962. The relationship between numbers spawning and numbers returning in Pacific salmon.— Sympos. on Pink Salmon, 1962. Vancouver, Canada.

Thompson W. and Herrington N. 1930. Life history of plaice and halibut marking experiments. Rept Internat. Fish. Comm., N 2.
Thorson G. 1956. Marine level-bottom communities of recent seas, their temperature adaptation and their «Balance» between predators and food animals.— Trans. N. Y. Acad. Sci., Ser. II, v. 28, N 8.
Thumm I. 1908. Geschlechtsbestimmung bei Warmwasserfischen.— Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., v. 1.
Thurow F. 1964. Die Selectionswirkung von Angelhaken in der Lachstreibleinen Fischerei.— Arch. Fischereiwiss., v 15, N 2.
Thursby-Pelham D. E. 1939. The effect of fishing of the stock of plaice in the North Sea.— Rapp. et procés-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v 110.
Van Cleve R. and Johnson R. W 1963. Management of the high seas fisheries of the Northeastern Pacific.— Univ. Washington Publs Fisheries, New Ser. v. 2, N 2.
Varley G. C. 1962. Sympos. on the Exploitation of natural animal populations. Oxford (Выступление в прениях).
Volterra V 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individuali in specii animali conviventi.— Mem. R. Accad. naz. Lincei, ser. VI, v. 2.
Volterra V 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together.— J. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 3, N 1.
Walford L. A. 1958. Living resources of the sea. N. Y.
Warner K. 1962. The landlocked salmon spawning run at Cross Lake Thoroughfare, Manie.— Copeia, N 1.
Watt K. E. F. 1962. The conceptual formulation and mathematical solution of practical problems in populations input-output dynamics. The Exploit. of Nat. Anim. Population.
Welty I. C. 1934. Studies on group behaviour in fishes.— Physiol. Zool., v. 7, N 1.
Westenberg I. 1955. Die Entwicklung de Fischereitheorie.— Z. Fischerei, Bd. 4, H. 3/4.
Wimpenny R. S. 1953. The plaice. London.
Yearbook of Fishery statistics, v. 4, 1954. Supplement FAO, 1955.
Yoshichara T 1961. On the reproduction of fish population.— Bull. Internat. Statistical Inst., v. 38, pt III.
Zei M. and Županović S. 1961. Contribution to the sexual cycle and sex reversal in Pagellus erythrinus L.— Rapp. et procés-verbaux réunions Comiss. internat. explorat. scient. Mer. méditerranée, v. 16, N 2.
Zijlstra J. J. 1958. The trawl-herring catches of the Netherlands in the period 1947—1957 Internat. Council Explorat. Sea. C. M. Herring Committee, N 101.
Zijlstra J. J. 1963. On the recruitment mechanism of North Sea autumn spawning herring.— Rapp. et procés-verbaux des réunions, v. 154.

Указатель авторов

Абдельмалек С. А. 151, 341
Аверинцев С. В. 15, 28, 273, 288, 291, 295, 296, 341
Азбелев В. В. 154, 341
Алвард (Alward G. L.) 328, 358
Алиев Д. С. 312, 341
Аллан (Allan I. R. H.) 155, 357
Аллен (Allen K.) 50, 358
Альм (Alm G.) 21, 27, 97, 101, 104, 108, 109, 160, 170, 207, 275, 358
Алстром (Alstrom E. H.) 190, 191, 358
Алявдина Л. А. 88, 341
Амброз А. И. 80, 341
Анванд (Anwand K.) 358
Андреварта (Andrewartha H. G.) 258, 358
Андреев В. Г 198, 341
Анисимова И. М. 60, 157. 341
Анкона (D'Ancona U.) 156, 159, 359
Анохин П. К. 237, 341
Анохина Л. Е. 65, 73, 74, 208, 256, 341
Анселен (Ancellin J.) 225, 226, 358
Антонов А. Е. 275, 297, 341
Анухина А. М. 36, 64. 79, 80, 83. 158, 341, 348
Аояма (Aoyama T.) 156, 358
Аплегейт (Applegate V. C.) 158, 358
Апштейн (Apstein C.) 18, 287, 360
Ассман А. В. 25, 50, 112, 341, 357
Асхаев М. Г 160, 341

Бабушкин Н. Я. 69, 341
Баранов Ф. И. 20, 21, 25, 26, 27, 28, 29, 57, 168, 203, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 245, 246, 270, 271, 272, 275, 289, 296, 327, 328, 329, 341, 342
Барач Г П. 155, 342
Барсуков В. В. 104, 106, 342
Баччи (Bacci J.) 156, 358
Бевертон (Beverton R. J. H.) 27, 29, 88, 96, 116, 117, 168, 172, 173, 267, 270, 272, 278, 280, 358, 364
Бейли (Bailey) 185, 358
Беккер В. Э. 59, 104, 105, 109, 342
Бекленд (Bucland) 17, 19, 20
Белый Н. Д. (Білий М. Д.) 317. 342
Белянина Т. Н. 65, 71, 75, 100, 148, 151, 203, 207, 208, 209, 221, 223, 224, 225, 226, 227, 255, 256, 342, 352
Бервальд Э. А. 29, 70, 94, 113, 184, 185, 200, 234, 283, 322, 323, 324, 325, 329, 332, 342
Берг Л. С. 23, 69, 154, 155, 262, 264, 265, 342
Берд (Burd A. C.) 100, 221, 222, 225, 226, 359
Бердичевский Л. С. 28, 103, 104, 283, 322, 323, 324, 327, 329, 332, 342
Берлянд Т. Б. 309, 310, 342
Берталанффи (Bertalanffy L.) 25, 96, 358
Берч (Birch L. C.) 258, 358
Биетри (Bietrix) 191, 359
Бикой Ранджан Сен 307, 342
Бирман И. Б. 28, 100, 108, 109, 110, 262, 263, 298, 343
Бирюков Н. П. 49, 111, 226, 343
Блохищев Д. И. 269, 343
Блэк (Black E. C.) 172, 291, 362
Блэкстер (Blaxter G. H. S.) 23, 66, 67, 164, 165, 185, 188, 199, 302, 358, 360
Богаевский В. Т 198, 343
Богоров В. Г 37, 343
Бойко Е. Г 26, 27, 111, 171, 172, 252, 298, 343
Бол (Bohl H.) 205, 340, 358
Борисов П. Г 15, 18, 343
Бородин (Borodin N. A.) 36, 358
Боруцкий Е. В. 21, 30, 31, 42, 50, 276, 313, 343
Бражников В. К. 309
Браун М. (Brown M.) 32, 358
Браун С. 50, 358
Бридер (Breder C. M.) 160, 358
Брэйшоу (Brayshow I. D.) 328, 359
Брюзгин В. Л. 97, 114, 343
Буллейд (Bulleid M.) 155, 357
Буллоу (Bullough W. S.) 157, 359
Бурдак В. Д. 152, 343
Бурмакин Е. В. 289, 343
Буцкая Н. А. 158, 343
Бушница (Bușnițâ Th.) 152, 359
Бьетри (Bietrix E.) 191, 359
Быков Н. Е. 74, 343
Бэйдженал (Bagenal T B.) 83, 358
Бэйли (Bailey R. M.) 185, 358
Бэр К. М. 5, 10, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 26, 27, 28, 30, 238, 239, 309, 327, 328, 343
Бэкстер (Baxter I. G.) 71, 358, 362
Бюкманн (Bückmann A.) 217, 358

Валфорд (Walford L. A.) 328, 340, 365
Вальдманн (Waldmann G.) 358
Ван Клеве (Van Cleve R.) 333, 365
Варли (Varley G. C.) 269, 365
Варнер (Warner K.) 155, 365
Варфоломеев В. В. 38, 357
Варфел (Warfel) 216, 362
Васецкий С. Г 62, 66, 357
Васнецов В. В. 5. 8. 11, 14. 24, 25. 26, 40, 86, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 103, 112, 113, 121, 189, 213, 238, 239, 262, 314, 343
Ватт (Watt K. E. F.) 282, 283, 365
Вебель А. В. 151, 344
Велти (Welty I. C.) 47, 365
Веригин Б. В. 312, 344
Вернадский В. И. 265, 344
Вестенберг И. (Westenberg J.) 25, 231, 232, 344, 365

Вилби (Wilby G. V.) 176, 359
Вимпенни (Wimpenny R. S.) 152, 365
Винберг Г. Г. 49, 315, 344
Виноградов К. А. 55, 344
Виноградская С. С. 63, 190, 344
Висби (Wisby W.) 200, 361
Владимиров В. И. 189, 190, 344
Владимирская М. И. 75, 344
Вовк Ф. И. 25, 344
Володин В. М. 68, 77, 344
Вольтерра (Volterra V.) 26, 275, 276, 365
Воробьев В. П. 43, 47, 344
Вронский Б. Б. 181, 344
Вунше (Wünsche G.) 340, 358

Габриэл (Gabriel M. L.) 164, 360
Гаевская Н. С. 21, 30, 276, 344
Гайниев С. С. 77, 78, 344
Галкин Г. Г. 155, 344
Гарстанг (Garstang W.) 21, 257, 360
Гаузе Г. Ф. 270, 275, 344
Гексли (Huxley F.) 6, 16, 17, 361
Гейнке (Heincke) 18, 20, 271
Гензен (Hensen) 18, 287
Гербильский Н. Л. 189, 344
Гирса И. И. 35, 51, 344, 349
Гладков Н. А. 121, 344
Голенченко А. П. 288, 344
Головинская К. А. 152, 345
Гора (Hora S. L.) 328, 360
Горюнова А. И. 44, 152, 345
Гораш В. А. 22, 23, 27, 43, 56, 65, 66, 70, 76, 77, 82, 104, 113, 160, 161, 189, 345, 355
Гримальский В. Л. 51, 345
Громчевская Н. А. 154, 159, 160, 352
Грудинин П. И. 189, 345
Грэм (Graham M.) 15, 17, 19, 28, 172, 202, 233, 234, 267, 275, 328, 340, 360
Гулланд (Gulland J. A.) 172, 272, 280, 281, 293, 358, 360
Гуляева А. М. 160, 345
Гундризер А. Н. 198, 346
Гурвич Г. 151, 345
Гурвич Л. И. 309, 345
Гусев А. В. 39, 345

Данилевский Н. Я. 5, 17, 18, 19, 27, 28, 309, 345
Даймонт (Dymond) 15, 359
Дарвин Ч. 18, 19, 20, 163, 240, 345
Дегтярева А. А. 104, 356
Де Лури 293
Дементьева Т. Ф. 26, 28, 189, 246, 252, 255, 272, 294, 298, 299, 345
Демин Д. З. 151, 345
Демир (Demir N.) 359
Денисов Л. И. 198, 205, 345
Державин А. Н. 23, 28, 69, 109, 129, 259, 270, 272, 273, 291, 303, 306, 345
Дехник Т. В. 184, 189, 190, 191, 345
Джеркин (Gerking S. D.) 98, 360
Джонсон (Johnson) 333, 365
Дианов П. А. 160, 345
Дик (Dyk V.) 160, 359
Дикон (Dickon W.) 199, 358
Дилдер (Deelder C. L.) 205, 206, 360
Дислер Н. Н. 93, 189, 345, 348
Дмитриева Е. Н. 94, 345
Драгезунд (Dragesund O.) 359
Дрягин П. А. 55, 86, 116, 117, 129, 295, 345
Дои (Do T.) 26, 270, 275, 359

Европейцева Н. В. 155, 345
Евтюхова-Рекстин Б. К. 83, 160, 250, 345
Егорова М. Н. 43, 345
Егорова Т. В. 159, 263, 346
Емельянов С. В. 99, 346
Ешютина Р. П. 109, 346
Еремеева Е. Ф. 24, 346

Жаков Л. А. 160
Желтенкова М. В. 21, 30, 31, 32, 34, 38, 46, 121, 322, 346
Житков Б. М. 5
Жили (Gilis Ch.) 100, 225, 226, 360
Жукинский В. Н. 189, 344

Загороднева Д. С. 55, 61, 346
Замахаев Д. Ф. 114, 153, 154, 158, 346
Замбриборщ Ф. С. 160, 346
Зарагс (Sahrhage D.) 28, 226, 270, 277, 360, 361
Захарова Л. К. 183, 346
Зацепин В. И. 180, 346
Зеленин А. М. 55, 347
Земская К. А. 101, 110, 252, 298, 346
Зей (Zei M.) 365
Зийлстра (Zijlstra J.) 226, 365
Зотин А. И. 22, 56, 346
Зупанович (Zupanovic) 156, 365
Зыков П. В. 151, 346

Иванов Л. Ст. 146, 270, 346
Ивлев В. С. 21, 26, 42, 43, 47, 57, 58, 189, 231, 232, 245, 257, 278, 293, 346
Иенсен (Jensen A.) 129, 217, 361
Ижевский Г. К. 23, 239, 240, 246, 259, 264, 275, 298, 346
Иоганзен Б. Г. 22, 55, 57, 58, 61, 62, 63, 64, 75, 198, 346, 347
Ионас В. А. 204, 206, 347
Иохансен (Johansen A. C.) 247, 361
Ирихимович А. И. 55, 347
Исаев А. И. 310, 347

— Йорт (Hjort J.) 16, 21, 23, 24, 26, 28, 29, 50, 189, 194, 218, 254, 255, 259, 360
Йошихара (Joshichara) 28, 29, 281, 361, 365

Кавапабе (Kawanabe H.) 105, 361
Кагановский А. Г. 16, 262, 347
Канаева И. П. 179, 347
Карзинкин Г. С. 5, 19, 21, 30, 31, 49, 50, 94, 98, 245, 276, 310, 315, 347
Карнап Р. 96
Кевдин В. А. 20, 270, 271, 274, 275, 347
Керр (Kerr I. G.) 37, 361
Кизеветтер И. В. 256, 347
Киларски (Kilarski W.) 112, 361
Киплинг (Kipling C.) 203, 204, 361
Кирпичников В. С. 50, 100, 111, 347
Кларк (Clark E.) 155, 359
Клементс (Clements W. A.) 176, 359
Ключарева О. А. 38, 48, 347
Кипович Н. М. 29
Коатс (Coates C. W.) 358
Коблицкая А. Ф. 151, 347
Козлова Л. Л. 155, 353
Кожин Н. И. 121, 310, 316, 347, 361
Колмогоров (Kolmogoroff A. N.) 275, 276, 361
Колтановский П. М. 199

Коновалов П. М. 184, 347
Константинов А. С. 32, 347
Константинова Н. А. 25, 50, 99, 112, 347
Копытов В. И. 356
Корлетт (Corlett G.) 186, 359
Корифорт М. 96, 347
Корринга (Korringa) 15
Коровина В. М. 65, 347
Костомарова Н. А. 189
Костюченко В. А. 14, 151, 347
Кошелев Б. В. 75, 82, 87, 94, 161, 347
Красикова В. А. 161, 347
Красюкова З. В. 189, 347
Крейг (Craig R. E.) 362
Крефт (Krefft) 226, 361
Кривобок М. Н. 74, 347, 348
Кристиан (Cristian A.) 152, 359
Крогиус Ф. В. 28, 183, 263, 346, 348
Кроссмен (Crossman E. G.) 182, 359
Крохин Е. М. 48, 263, 348
Крумхольц (Krumholz L. A.) 159, 361
Крутчфилд (Crutchfild J. A.) 363
Крук (Kruuk H.) 200, 361
Крыжановский С. Г 5, 8, 11, 24, 84, 92, 93, 94, 96, 169, 189, 348
Крылов А. Н. 6
Крыхтин М. Л. 151, 152, 158, 278, 348
Кубо (Kubo) 28, 29, 361
Кудерский Л. А. 36, 348
Кузьмин-Караваев Ю. А. 291, 347
Кузнецов И. Д. 328, 348
Кузнецов И. И. 88, 348
Кукушкин А. А. 47, 352
ули (Cooley R. A.) 215, 328, 359
Курбатова 260, 356
Курбатов А. Д. 161, 348
Курепков И. И. 263, 346
Кушинг (Cushing D. H.) 71, 100, 221, 225, 226, 359
Кювье (Cuvier G.) 16

Лаблайка (Lablaika I. A.) 298, 361
Лагунов И. И. 154
Лапшин В. А. 64, 348
Лапин Ю. Е. 20, 25, 80, 97, 101, 109, 146, 252, 263, 272, 273, 274, 280, 348
Ларкин (Larkin P. A.) 96, 97, 172, 270, 291, 321, 361, 362
Лей (Lea E.) 24, 185, 361
Лебедев В. Д. 27, 100, 228, 348
Ле Крен (Le Cren E. D.) 31, 48, 50, 96, 101, 104, 106, 204, 207, 239, 249, 278, 361
Лебедев Н. В. 291, 348
Левашидов В. Я 110, 249, 343, 348
Леоненко Е. П. 152, 348
Летичевский М. А 83, 348
Лещева Т С. 35, 51, 349
Либосварский (Libosvarsky I.) 79, 361
Лием (Liem Karel F.) 156, 362
Лин (Lin C. K.) 156, 327, 362
Линдсей (Lindsey C. C.) 160, 362
Линин А. Н. 102
Лисовиченко Л. Н. 104, 186, 187, 189, 190, 302, 348, 349
щев М. Н. 25, 39, 50, 104, 177, 179, 249, 298, 349, 361
Логвинович Д. Н. 38, 349
Лотка (Lotka A.) 26, 275, 276, 361
Лужин Б. П. 100, 165, 349
Лукин А. В. 26, 83, 113, 349
Лундбек (Lundbeck) 293, 362
Лэк Д. 89, 239, 349
Лю Сяо Шунь 84, 151, 349
Лягина Т 11. 22, 27, 56, 65, 70, 76, 77, 82, 104, 113, 161, 165, 166, 349, 355
Ляпунов Н. П. 241, 355
Ляхнович В. П. 315, 344

Мазохин-Поршняков Г А. 320, 349
Майский В. Н. 145, 288, 349
Макарова П. П. 25, 66, 112, 349, 357
Мак-Грегор (MacGregor) 362
Макеева А. П. 151, 157, 281, 349
Малиновский А. А. 275, 349
Манадеева Р. Ш. 349
Манн (Mann H.) 340, 358
Мантейфель Б. П. 21, 31, 34, 35, 47, 51, 175, 178, 211, 242, 276, 311, 349
Маргетс (Margets A. R.) 217, 218, 219, 361
Маркун М. И. 349
Марр (Marr I. C.) 189, 190, 191, 362
Марти Ю. Ю. 20, 26, 46, 109, 122, 127, 130, 213, 221, 222, 223, 246, 247, 258, 322, 349, 362
Мартышев Ф. Г 60, 315, 350
Маслов Н. А. 118, 131, 259, 350
Матвеев Б. С. 92, 99, 350
Матисен О. А. (Mathisen O. A.) 151, 161, 162, 206, 278, 289, 350, 362
Махмудбеков А. А. 145, 350
Мейен В. А. 22, 66, 82, 350
Мейснер В. И. 5, 28, 55, 245, 309, 310, 328, 329, 330, 332, 333, 334, 350
Мельников В. Н. 350
Мельникова М. П. 59, 350
Меншуткин В. В. 28, 133, 144, 270, 272, 274, 283, 284, 350
Мерримен (Merriman D.) 216, 362
Месяцев И. И. 206, 350
Микельсаар П. Ф. 43, 157, 350
Микулич Л. В. 36, 350
Милановский Ю. Е. 181, 205, 350
Миллер (Miller P. J.) 152, 181, 362
Мина М. В. 302, 350
Миронова Н. В. 33, 42, 151, 350
Мирошниченко М. П. 160, 350
Митрохин Ю. А. 290, 353
Мишарин К. И. 161, 350
Мовчан В. А. 102, 350
Монсеев П. А. 36, 118, 121, 157, 194, 216, 229, 350
Мойтра (Moitra S. K.) 186, 362
Монастырский Г Н. 5, 15, 25, 28, 29, 97, 108, 109, 144, 145, 146, 151, 158, 233, 272, 273, 280, 288, 291, 294, 295, 296, 298, 303, 306, 350, 351
Мор С. А. 328, 362
Мор Х. С. 328, 362
Мороз В. П. 68, 351
Морозов А. В. 20, 99, 238, 239, 242, 296, 351
Морозова Г А. 154, 159, 352
Моррис (Morris Q.) 178
Москаленко Б. К. 19, 78, 351
Мулицкий (Mulicki Z.) 153, 359
Мухамедиева Ф Д. 157, 351
Мухачева В. А. 43, 351

Нансен (Nansen F.) 258, 360
Наумов В. М. 81, 351
Наумов Н. П. 88, 240, 351
Неймарк В. М 290, 353
Нив (Neave F.) 145, 239, 362

Нидгем (Needham T.) 190, 256, 362
Никаноров Ю. И. 58, 351
Никитинская И. В. 23, 43, 351
Никифоров Н. Д. 351
Николаев Д. С. 199, 213, 354
Николаев И. И. 22, 23, 38, 255, 256, 351
Никольский Г. В. 8, 15, 16, 18, 21, 22, 25, 26, 27, 28, 31, 32, 34, 35, 38, 43, 44, 46, 47, 54, 58, 61, 69, 71, 75, 86, 88, 92, 100, 133, 135, 138, 145, 151, 152, 154, 159, 160, 163, 175, 176, 177, 203, 209, 210, 221, 223, 224, 225, 226, 227, 232, 239, 240, 241, 254, 255, 256, 258, 262, 263, 268, 272, 273, 278, 280, 281, 282, 284, 299, 303, 306, 310, 319, 320, 327, 329, 343, 347, 349, 351, 352, 362
Никольсон (Nicholson A. J.) 238, 239, 362
Новикова Н. С. 47, 352
Нисида (Nischida T.) 69, 359

Овен Л. 55, 84, 352
Окада (Okada Yo. K.) 156, 362
Окул А. В. 38, 352
Олейников Н. С. 159, 352
Оливеро (Olivereau M.) 54, 359
Опарин Д. И. 352
Оттестад (Ottestad P.) 263, 362
Ostvedt 201, 221, 362

Павлов Д. С. 35, 51, 179, 349, 352
Павлова Н. Н. 159, 352
Павловская Р. М. 66, 74, 75, 86, 145, 184, 187, 188, 189, 248, 249, 251, 302, 352
Паленичко З. Г. 36, 352
Папов Д. А. 155, 189, 352
Пантулу (Pantulu V. R.) 151, 362
Паракецов И. А. 26, 35, 83, 86, 157, 176, 177, 350, 352, 353
Парриш (Parrish B. B.) 172, 185, 362
Паркер (Parker R. R.) 96, 97, 172, 291, 362
Паулин (Paulin G.) 362, 363
Пегель В. А. 32, 353
Пергат Н. З. 88, 353
Персов Г. М. 22, 56, 58, 59, 158, 159, 353
Петерсен (Petersen C. G.) 18, 20, 206, 271, 362, 363
Петерсон (Peterson) 27, 363
Петкевич А. Н. 61, 62, 63, 64, 75, 157, 347, 353
Петрова Е. Г. 86, 357
Петрова Н. С. 180, 346
Пивцев И. А. 63, 69, 353
Пикулева В. А. 45, 151, 154, 159, 163, 352
Пирожников П. Л. 35, 353
Пискунов И. А. 71, 353
Поддубный А. Г. 41, 353
Поляков Г. Д. 22, 44, 56, 64, 79, 104, 106, 107, 108, 110, 238, 280, 284, 323, 353
Пономарева Л. А. 50, 353
Пономаренко И. Я. 104, 356
Попова О. А. 78, 79, 181, 353
Потапова О. И. 87, 353
Потапова Т. П. 46, 159, 165, 355
Потехина Е. В. 69, 353
Привезенцев Ю. А. 62, 63, 353
Пристли (Pristley R.) 326
Пробатов А. Н. 72, 73, 80, 152, 157, 160, 353
Протасов А. А. 121, 155, 353, 361
Протасов В. Р. 290, 353
Пятерикин Н. К. 203, 354

Рабиперсон А. И. 20, 354
Радаков Д. В. 35, 47, 175, 176, 178, 179, 180, 199, 201, 349, 354, 363
Райская А. А. 260, 356
Райт (Raitt D. S.) 219, 221, 363
Рашак Л. А. 73, 256, 354
Расс Т. С. 92, 95, 287, 354
Рассел Бертран 267, 354
Раунсфелл (Rounsefell G.) 21, 293, 363
Рафес П. М. 238, 354
Раццанти (Razzanti A.) 156, 358
Ревнивых А. И. 40, 354
Рейнбот (Reinboth R.) 156, 363
Рекстин Б. К. 160, 354
Рекубратский В. А. 181, 205, 350
Рессел Э. С. (Rüssel) 27, 231, 277, 280, 354, 363
Решетников Ю. С. 45, 75, 87, 161, 354
Риккер У. Э. (Ricker W. E.) 15, 22, 26, 28, 29, 96, 112, 180, 182, 239, 241, 242, 243, 245, 248, 251, 270, 281, 291, 354, 363
Римш Е. Я. 50, 104, 349
Рипли (Ripley E. Wm.) 214, 363
Робертсон (Robertson G. A.) 363
Рог (Rog H. D.) 151, 161, 363
Ройс (Royce W. F.) 363
Роллефсен (Rollefsen G.) 15, 23, 25, 28, 101, 110, 118, 127, 130, 218, 254, 259, 363
Романычева О. Д. 158, 260, 261, 272, 273, 340, 354
Романцов Д. Д. 152, 344
Росс (Ross R.) 270, 363
Рудакова В. А. 33, 354
Рулье К. Ф. 5
Рунстром (Rünnström S.) 185, 287, 363
Руссов (Roussow G.) 149, 363
Рууд (Ruud) 118, 363

Сабо (Szabo Z.) 159, 364
Савваитова К. А. 46, 69, 75, 82, 155, 159, 165, 354, 355
Савил (Saville A.) 288, 362, 363
Садов И. А. 88, 354
Салехова Л. П. 155, 156, 354, 355
Сакун О. Ф. 158, 353
Саундерс-Инглиш (Saunders English E. T.) 287, 359, 363
Свейн (Swain A.) 155, 357
Свердсон (Svärdson G.) 22, 54, 364
Световидов А. Н. 258, 263, 355
Свифт (Swift D. R.) 99, 364
Северцов Н. А. 5
Северцов С. А. 14, 25, 56, 57, 58, 116, 242, 355
Северцев А. Н. 92, 355
Семенов К. П. 188, 189, 344, 355
Семко Р. С. 246, 247, 248, 263, 298, 346, 355
Сесягин С. М. 161, 347
Сетердал (Saetersdal G.) 363
Сетте (Sette O. E.) 190, 364
Сиверцов А. П. 60, 99, 355
Симпсон (Simpson A. C.) 59, 78, 364
Скотт (Scott D. P.) 59, 66, 364
Слободкин (Slobodkin L. B.) 239, 245, 364
Слюнин Н. В. 254, 355
Смирцов А. И. 55, 87, 121, 158, 355
Смирнов А. Н. 288, 355
Смирнов А. Ф. 82, 355
Смирнов А. Г. 152, 158, 278, 348, 355
Смирнова Е. Н. 93, 348
Смит С. А. 364
Смит С. Х. 113, 156, 364
Соболев С. Л. 241, 355
Соин С. Г. 66, 81, 88, 93, 355

Солдатов В. К. 5, 24, 151, 355
Солсйм (Soleim P.) 23, 186, 364
Соловьева Н. С. 151, 160, 355
Сорди (Sordi M.) 156, 364
Сорокин В. П. 157, 207, 355, 364
Спановская В. Л. 22, 26, 46, 56, 65, 66, 70, 77, 82, 104, 113, 153, 159, 160, 161, 165, 355
Суетов С. В. 50, 355, 356
Сунд (Sund O.) 23, 31, 226, 364
Суханова Н. Ф. 160, 350
Сухойван П. Г. 356
Сьоблом (Sjöblom V.) 81, 364
Сысоева Т. К. 42, 104, 356

Танасийчук В. С. 246, 248, 252, 259, 356
Таниг (Täning A. V.) 164, 364
Тараненко Н. Ф. 255, 256, 356
Тарковская О. И. 74, 347
Терентьев П. В. 281, 356
Терсби-Пелхам (Thursby-Pelham D. E.) 217, 365
Тереценко К. К. 327, 356
Тестер (Tester A. L.) 364
Тинберген (Tinbergen N.) 178
Титова В. Ф. 151, 356
Тихий М. И. 356
Ткачева К. С. 55, 344
Томази (Thomazi A.) 328, 364
Томпсон (Thompson W F.) 21, 25, 26, 146, 215, 231, 232, 233, 246, 247, 248, 254, 296, 364, 365
Торсон (Thorson G.) 311, 365
Трещев А. И. 354, 356
Трусканов (Truskanov I. G.) 289, 359
Тумм (Thumm I.) 162, 365
Турдаков А. Ф. 88, 158, 356
Турпаева Е. П. 32, 356
Туров (Thurow F.) 200, 205, 365
Тюрин П. В. 27, 148, 168, 171, 172, 300, 356

Уральская И. В. 152, 353

Фабр-Демерг (Fabre-Demergue) 191, 359
Фарран (Farran G. P.) 27, 204, 207, 359
Федоров С. С. 221, 222, 255, 289, 356, 359, 362
Фейрбридж (Fairbridge W. S.) 129, 359
Фелин (Felin F. E.) 106, 359
Филлипс (Phillips I. B.) 106, 177, 359, 363
Флетчер (Fletcher R. E.) 363
Фонтен (Fontaine M.) 54, 359
Формозов А. П. 243, 258, 356
Форт (Fort R. S.) 328, 359
Фортунатов М. П. 260, 352, 356
Фортунатова К. Р 26, 40, 172, 178, 179, 181, 182, 291, 356
Френд (Freund K.) 151, 360
Фридланд И. Г 72, 73, 185, 363, 356
Фроленко Г. И. 188, 189, 356
Фролов А. И. 80, 353
Фрост (Frost W. S.) 178, 360
Фултон (Fulton T. W.) 327, 328, 360
Фюрнестен (Furnestin J.) 360

Хаббс С. Л. (Hubbs C. L.) 152, 319, 361
Хаббс Л. С. (Hubbs L. C.) 152, 361
Хавинга (Havinga B.) 205, 206, 360
Хантер (Hunter I. R.) 200, 361
Хантсмен (Huntsmann A. G.) 25, 26, 361, 358
Хардисти (Hardisty M. W.) 158, 360
Хейл (Hile) 26, 360
Хелланд-Хансен (Helland-Hansen P.) 258, 360
Хемпел (Hempel G.) 23, 28, 66, 67, 164, 165, 188, 270, 277, 302, 360
Херрингтон (Herrington W. C.) 26, 250, 360, 365
Хикита (Hikita T.) 359
Хиклинг (Hikling C. F.) 71, 360
Хилен (Hylen A.) 118, 361, 363
Холлидей (Hollyday F. G. T.) 23, 165, 185, 358
Холт (Holt S.) 27, 29, 96, 116, 117, 168, 173, 217, 218, 219, 267, 270, 272, 280, 358, 362
Хугленд (Hoogland R.) 178, 360
Хэйл (Hale M.) 16, 50, 113, 360

Циглевич (Cieglewicz W.) 153, 359

Чанг Хсиао Вэй (Chang Hsiao Wei) 108, 109, 359
Чаянова Л. А. 211, 349
Чен (Chen C. S.) 327, 359
Чепман (Chapman R. N.) 89, 90, 359
Чепракова Ю. И. 62, 66, 74, 87, 161, 256, 356, 357
Чепурнов А. В. 165, 357
Черфас Б. П. 310, 347
Чугунов Н. Л. 5, 15, 22, 28, 78, 100, 161, 217, 234, 245, 246, 247, 259, 260, 263, 272, 273, 291, 303, 306, 327, 357
Чугунова Н. И. 25, 69, 76, 86, 112, 119, 163, 356, 357
Чень Жу-фень 153, 357

Шаперклаус (Schäperclaus W.) 161, 364
Шатуновский М. И. 43, 63, 84, 153, 164, 165, 357
Шелбурн (Schelbourne G. E.) 186, 187, 364
Шевринг (Schevring L.) 65, 364
Шептякова Л. Ф. 114, 357
Шефер М. Б. (Schefer M. B.) 25, 88, 206, 239, 244, 272, 275, 278, 340, 357, 364
Широкова Л. И. 159, 352
Шмальгаузен И. И. 25, 96, 97,
Шмидт П. Ю. 176, 357
Шмидтов А. И. 38, 357
Шнитников А В. 185, 357
Шолиан (Soljan T.) 155, 364
Шорыгин А. А. 34, 38, 357
Шостакович В. Б. 357
Шпарлинский В. М. 194, 308, 357
Штейнфельд А. П. 83, 349
Шуберт (Schubert) 226, 361
Шубников Д. А. 50, 207, 255, 357
Шубникова Н. Г. 62, 357
Шульман Г Е. 31, 49, 112, 357
Шульц (Schultz R.) 152, 362, 364
Шумахер (Schoemacher N. H.) 162, 364

Эберхардт (Eberhardt K.) 159, 162, 359
Эверхарт (Everhart) 293, 363
Эгертон (Egerton F. N.) 16, 359
Элсон (Elson P F.) 183, 359
Эугучи (Euguchi H.) 69
Эшмейер (Eschmeyer R. W.) 319, 361

Юданов И. Г. 289, 359
Юданов К. И. 288, 357
Юровицкий Ю. Г. 77, 80, 97, 348, 357

Предметный указатель

Азовское море 27, 31. 38, 112, 179, 186, 204, 217, 247, 265, 298, 321, 322
Акулы 18, 49, 93, 112, 117, 174, 197, 214, 230
Америка 158, 248
Аму-Дарья 32, 36, 176, 199, 227, 261
Амур (река) 32, 36, 39, 40, 75, 85, 86, 100, 108, 110, 151, 152, 173, 174, 176, 177, 179, 180, 181, 198, 205, 215, 230, 248, 252, 263, 315, 320, 321
Амур белый 40, 42, 312
Англия 18, 31, 50, 222, 249, 330
Анива (зал.) 103
Анчоус 35, 120, 169, 174, 194, 195, 230, 302
Аральское море 36, 50, 74, 82, 94, 103, 111, 112, 176, 199, 228, 260, 261, 262, 264, 298, 320, 322, 332
Атлантика 17, 36, 85, 157, 175, 176, 195, 216, 218, 220, 254, 258, 259, 264, 296, 322
Африка 34, 195, 307

Байкал 83, 160, 249, 250, 252
Балтийское море 31, 50, 74, 83, 84, 200, 247, 249, 297, 322
Барабуля 55, 63
Барсучье море 59, 176, 179, 197, 220, 262, 322, 325
Белоглазка 51
Белое море 36, 50, 59, 73, 81, 83, 84, 111, 176, 262, 311
Белуга 57. 69, 85
Белуха 181
Бенгальский зал. 16
Берингово море 195
Бискайский зал. 83
Бойцовая рыбка 159, 161
Большая (река) 263
Бонито 196
Бристольский зал. 80, 81, 151, 162, 195, 206
Бычки 32, 38, 56, 109, 116, 145, 153, 173, 174, 321
Бычок 181
— кругляк 151, 204, 206

Варзуга 252
Верхогляд 228, 229
Верховка 51
Вислинский зал. 74
Вобла 20, 41, 45, 50, 58, 62, 65, 66, 70, 76, 87, 104, 108, 109, 145, 146, 151, 172, 180, 181, 182, 184, 185, 189, 198, 206, 252, 256, 257, 259, 261, 267, 271, 273, 289, 298, 326
Волга 45, 78, 83, 85, 104, 158, 178, 227, 259, 260, 328
Востробрюшка 209
Вьюновые 76

Гамбузия 159
Ганг 16
Гвинейский зал. 176
Гданьский зал. 84
Глубокое оз. 94
Голец (вьюновые) 70, 79
Голец (лососевые) 69, 75, 82, 154, 180, 204 319
Головешка (см. ротан)
Головоногие 175
Гольян 36. 175, 205
Горбуша 40, 59, 75, 145, 158, 159, 180, 181, 249, 252, 262, 263, 289
Горбыль 151, 153
Губаны 56, 153, 155
Густера 104, 109

Дакар 176
Дальнее (оз.) 183, 263
Дания 18
Джанбас кала 227
Джорджес-банка 250
Дон 94, 205
Дракон морской 205
Дрейссена 152
Дунай 86

Енисей 320
Елец сибирский 61, 151
Ерш 33, 38, 63, 64, 208, 211, 229

Желтое море 84
Жерех 181, 259

Заяц 258
Змееголов 198, 314

Иглокожие 311
Иджеп оз. 106
Или 32
Индия 185, 307, 328
Иссык-Куль 314

Калуга 40, 81. 151, 181
Калифорния 214
Калянус 221
Камбаловые 101, 113, 196, 220, 334
Камбалы 25, 46, 128, 152, 153, 199, 200, 204, 215, 216, 229, 253, 257, 272, 287, 302, 331
Камбала
глосса 160, 187
морская 83, 152, 186, 200, 217, 218, 254, 271
речная 31, 63, 83, 84, 322
полярная 36, 152, 157, 164, 297
Камчатка 48, 75, 82, 155, 183, 254, 263, 290
Канада 155, 249, 253, 254
Кандалакшский зал. 61
Канюк 258
Карась 36, 121, 159, 161, 204, 205
морской 157

обыкновенный 44, 46, 59, 105, 131, 185, 198
серебряный 35, 44, 82, 152
Кара-Терень 184
Кара-Чалан 184
Карелия 75, 82, 87, 94
Карп 51, 55, 60, 62, 99, 102, 104, 186, 199, 200, 308, 317, 318
Карпозубые 109, 164
Карповые 56, 70, 93, 100, 101, 112, 113, 153, 157, 164, 174, 209, 210, 234, 302, 331, 332, 334
Карская губа 83
Каспийское море 34, 38, 41, 58, 65, 70, 82, 94, 101, 106, 108, 109, 110, 172, 176, 206, 252, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 282, 292, 298, 314, 320, 322
Катран 157
Кета 40, 68, 69, 75, 87, 100, 108, 109, 110, 145, 180, 181, 249, 252, 258, 263, 281, 292
Кефаль 314
Кижуч 87
Килька 207, 297
Китай 86, 207, 327
Кильская бухта 84
Кишечнополостные 175, 311
Колюшка 18, 151, 179, 180, 181, 319
девятииглая 178
трехиглая 112, 160
Корюшка
малоротая 179
обыкновенная 103, 111, 256
Корюшка 50, 65, 146, 148, 181, 196, 256, 325, 332
Косатка малая 229
Красноперка 35, 159
Красная (см. нерка) 82, 87, 108, 182, 183, 184, 189, 206, 246, 247, 263, 319
Култус (оз.) 182
Куйбышевское водохранилище 77, 78
Кумжа 120
Кура 257
Курильское (оз.) 263
Куропатка 258
Куросио 263

Лемминг 258
Лена 35
Ленина (оз.) 88
Ленок 36, 61, 69, 178
Лентельмевеси оз. 99
Летучая рыба 180, 183
Лещ 31, 34, 38, 41, 47, 50, 51, 61, 75, 82, 86, 87, 88, 94, 97, 98, 99, 104, 106, 107, 108, 112, 113, 121, 149, 151, 161, 184, 185, 188, 189, 198, 227, 228, 229, 252, 255, 259, 260, 261, 262, 264, 291, 298, 299, 314, 317, 321, 322, 323, 324, 325, 331, 332
Лиса 258
Лисичка морская 229
Лопатонос 178, 205
Лососевые 54, 68, 100, 112, 113, 121, 161, 314
Лососи 37, 56, 68, 93, 108, 145, 146, 151, 154, 155, 169, 173, 174, 180, 182, 183, 185, 191, 196, 207, 214, 234, 243, 246, 247, 248, 249, 250, 252, 254
Лосось 23, 50, 104, 200

Медузы 311
Мезенский зал. 63, 64
Мерлан 152, 264
Минога 37
амурская 82
ручьевая 158
Мичиган (штат) 185
Могильно (оз.) 99
Можайское водохранилище 76, 77, 161, 165
Мойва 81, 82, 179, 181, 264
Моллюски 175, 311, 322
Монтрей (зал.) 107
Москва-река 151, 165
Муксун 35, 75

Навага 36, 42, 63, 64, 79, 80, 83
Налим 31, 36, 49, 51, 178
Насекомые 175, 258
Нерка 154
Нимбо 195

Обь 78, 85
Окуневые 112, 334
Окунь 50, 61, 78, 79, 82, 83, 98, 104, 108, 170, 178, 203, 205, 211, 249, 250, 332
голубой 112
каменный 155
китайский 183
морской 151, 157, 207, 323
обыкновенный 31, 33, 101, 160, 207, 211, 257, 313
ушастый 98
черный 314
Омуль 161, 326, 332
Онежский залив 65, 73
Осетровые 54, 56, 57, 68, 70, 87, 88, 93, 100, 116, 145, 149, 164, 174, 215, 247, 257, 302, 314, 315, 316, 322, 328, 331, 334
Осетр 64, 98, 99, 151, 157, 188, 205, 257, 299, 331
сибирский 63

Палия 82, 318
Палтус 26, 206, 254, 329, 333
Пауль (оз.) 182
Пеламида 35, 46, 180, 254, 255, 258
Перкарина 179
Пескарь 39, 45, 151, 163, 321
уссурийский 210
Песец 258
Петра Великого (зал.) 215, 229
Печора 32, 39
Пикша 12, 101, 194, 200, 218, 219, 220, 221, 251, 254, 255, 257, 326
Плоскоголов тигровый 214, 215
Плотва 33, 36, 41, 42, 65, 66, 67, 70, 76, 77, 78, 82, 87, 97, 98, 108, 118, 119, 120, 121, 129, 161, 165, 203, 204, 210, 211, 256, 313, 321, 324
Подуст 35, 159
Подуст-чернобрюшка 42
Поленки 258
Посольский сор 249, 250
Птицы 183, 197, 258, 308
Пузанок 108
Пярну (зал.) 73

Ракообразные 175
Рижский залив 74, 104
Рипус 65, 100
Ротан 46, 159, 166
Рыбец 68, 317
Рыбинское водохранилище 41, 67, 77, 106, 107, 117

Рысь 258
Рюген 248
Ряпушка 58

Сазан 36, 61, 66, 68, 69, 70, 78, 82, 100, 103, 113, 159, 180, 184, 185, 198, 205, 227, 229, 259, 261, 308, 314, 321, 323, 331
Сайда 33, 42, 151, 175, 178, 194, 200
Сайка 264, 297
Салака 65, 73, 74, 104, 146, 148, 164, 186, 187, 190, 202, 208, 247, 248, 256, 297
Саранча 258
Сарган 56
Сардина 16, 46, 106, 165, 190, 191, 194, 195, 230, 254, 255, 258
Сахалин 59, 80, 159, 316
Северное море 17, 27, 58, 68, 69, 71, 78, 81, 83, 84, 100, 176, 195, 207, 217, 218, 219, 221, 222, 224, 225, 226, 227, 271, 297, 311
Севрюга 28, 57, 68, 69, 109, 118, 119, 120, 160, 161, 257, 259, 272
Сельдевые 54, 93, 100, 194, 196, 210, 258, 332
Сельдь 16, 17, 20, 23, 33, 35, 46, 49, 82, 83, 101, 118, 121, 128, 129, 131, 153, 158, 164, 169, 174, 175, 179, 182, 186, 189, 190, 194, 195, 199, 204, 211, 223, 233, 234, 246, 248, 254, 256, 257, 258, 259, 260, 287, 288, 296, 302, 308, 325, 326, 331, 332
  атлантическо-скандинавская 42, 50, 69, 80, 81, 109, 111, 128, 149, 185, 188, 209, 220, 226, 254, 255
  беломорская 20, 73, 87, 161
  егорьевская (весенняя) 61, 66, 74, 292
  ивановская (летняя) 66, 292
  североморская 58, 68, 69, 71, 100, 207, 221, 227
  тихоокеанская 69, 71, 72, 80, 81, 103, 129, 185, 254, 263
Семга 40, 59, 68, 69, 75, 252
Сибирь 57
Сиги 36, 37, 56, 75, 87, 104, 106, 112, 161, 163, 204, 205, 318, 332, 334
Сиг
  волховский 65
  лудога 65
Синец 77, 78
Скаты 49, 174, 197
Скопление 289
Скумбрия 17, 190, 191, 195, 196, 199, 255
Снеток 100, 101, 117, 255
Сом 40, 153, 154, 174, 178, 180, 181, 205, 227
Сороколут 258
Сосна 263
Спаровые 204
Ставрида 32, 56, 180
Стерлядь 57, 100, 205, 227
Судак, 69, 70, 104, 106, 111, 112, 146, 148, 171, 179, 181, 203, 205, 206, 211, 256, 259, 260, 298, 308, 314, 317, 321, 323
Сунд 247
Сыр-Дарья 36, 199
Сырок 61, 75, 322

Таймень 36, 40
Тарань 111, 119, 178, 189, 256
Тиляпия 312
Тихий океан 80, 85, 157, 175, 176, 177, 206, 254, 333
Толстолобик 237, 312
Тоннай (оз.) 80
Треска 16, 17, 23, 33, 35, 42, 46, 50, 70, 101, 104, 110, 118, 120, 128, 131, 149, 153, 154, 163, 169, 175, 179, 180, 181, 186, 189, 194, 199, 200, 204, 206, 218, 219, 239, 246, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 263, 273, 296, 297, 298, 308, 322, 323, 324
Тресковые 54, 100, 112, 113, 194, 196, 220, 255, 291, 302, 334
Тугун 322
Тунец 35, 179, 195, 196, 199, 206, 230, 255
Туусула (оз.) 99
Тюлени 181
Тюлька 32, 179, 321

Уала (зал.) 71
Убинское (оз.) 61, 64
Удильщики 49, 154, 155
Узбой 45, 82
Узун-Каир 184
Уклея 210
Уруть 184
Усач аральский 69, 87, 149
Учинское водохранилище 65, 66, 70, 77, 119, 129, 205, 210, 211

Фарерские острова 197, 199, 200
Филин 258
Форель 50, 65, 99, 100, 165, 169, 182, 249, 314, 318
  радужная 66

Хамса 31, 32, 66, 74, 86, 120, 145, 180, 184, 187, 190, 191, 198, 248, 249, 250, 256
Храмуля 157
Хэк 194

Цейлон 307
Цихлиды 49

Чебак 158, 180
Чебачок 210
  иссыккульский 63, 64, 69, 88, 164
Черное море 31, 32, 180, 184, 190
Чернospинка 153
Чехонь 41, 199
Чир 161
Чукучан 161

Шемая 199
Шпрот 32, 119, 264
Щетинкочелюстные 311
Щука 33, 36, 39, 64, 70, 78, 79, 82, 83, 85, 178, 179, 181, 205, 211, 257, 313, 321, 325
Щуковые 113

Язь 36, 38, 78, 151, 204, 227
Ястреб 258

Указатель латинских названий организмов

Abramis
— *ballerus* 77
— *brama* 41, 61, 82, 260
—— *orientalis* 51
— *sapa*
—— *aralensis* 51
Acanthias
— *acanthias* 157
Acerina
— *cernua* 64, 208, 211
Acipenser
— *baeri* 63
— *fulvescens* 173
— *güldenstädti* 188, 260
— *nudiventris* 36
— *stellatus* 129, 260
Agonidae 229
Alburnus
— *alburnus* 210
Ambloplites
— *rupestris* 50
Ariidae 176
Aristichthys nobilis 237
Aspius
— *aspius* 181, 260
Atherestes 36

Barbus
— *brachycephalus* 154
Betta 159, 162
Blicca
— *bjorkna* 109
Bolinopsis 311
Brachymystax
— *lenok* 61, 178

Callionymus
— *lyra* 108, 109, 113, 173
Carassius
— *auratus*
—— *gibelio* 82, 152
— *carassius* 105, 121, 131, 161
Caspialosa
— *caspia* 108, 158
— *kessleri* 153, 154
—— *pontica* 63
Centracathidae 155, 156
Centrarchidae 48
Ceratioidei 43, 48, 155
Cetorhinus
— *maximus* 117
Chalcalburnus
— *chalcoides*
—— *aralensis* 199
Cleisthenes
— *herzensteini* 216
Clupea
— *harengus* 36, 38, 71, 80, 81, 82, 109, 118, 128, 173, 188, 208, 258, 260, 287
—— *maris-albi* 128, 161
—— *membras* 128, 147, 186
—— *patlasi* 128, 173
Clupeonella
— *delicatula* 38, 179
Coregonus
— *albula* 65
—— m. *vimba* 100
— *clupeiformes* 173
— *lavaretus* 45, 161
—— *baeri* 65
—— *ludoga* 65
— *muksun* 35, 75
— *peled* 61, 75
— *tugun* 40
Coris
— *giofredi* 156
— *julis* 156
Cottidae 83, 86, 145, 173, 176
Crenilabrus
— *ocellatus* 155
— *quinquemaculatus* 155
Crycotopus
— gr. *silvestris* 43
Cychlasoma
— *nigrofasciata* 162
Cyprinus
— *carpio* 82, 180
Dalia
— *pectoralis* 36
Delphinapterus
— *leucas* 181
Diplodus
— *annularis* 156, 157
— *sargus* 156
Dreissena 77, 129
Eleginus
— *gracilis* 85
— *navaga* 64, 83, 85
Engraulis
— *encrassicholus* 38, 120, 180, 255
— *maeoticus* 191
—— *ponticus* 191
— *ringens* 194
Epinephellinae 156
Epinephelus
— *guttatus* 156
— *striatus* 156
Erythroculter erythropterus 228
— *mongolicus* 39
Esox
— *lucius* 64, 85, 178
— *reicherti* 85, 180
Gadus
— *morhua* 36, 128, 258, 260, 322
—— *callarias* 128
—— *maris-albi* 43
Galeorhinus
— *zyopterus* 214
Glyptosternum 153
Gluptotendipes 43

Gnathopon chankaenensis 210
Gobiidae 109, 173
Gobius
— *paganellus* 181
Gymnacanthus 177
— *herzensteini* 85, 177
— *tricuspis* 82, 85
Harpodon
— *nehereus* 48
Hemiculter
— *leucisculus* 209
Hippoglossoides
— *elassodon* 229
Hippoglossus 36
— *hippoglossus* 215, 254
Hucho
— *taimen* 40, 178
Huso
dauricus 40, 85, 181
— *huso* 85
Hypomesus 121
— *olidus* 39, 179
Hypophthalmichtys molitrix 237
Hypoplectrus
— *unicolor* 156
Labridae 156
Lampetra 85
— *fluviatilis* 85
— *japonica* 85
— *planeri* 158
Lebistes 160
Lepidosiren
— *paradoxa* 37
Leucaspius
— *delineatus* 51
Lepomis megalotis 98
Leucichthys
— *kiyi* 173
Leuciscus
— *bergi* 63, 88, 158, 164
— *idus* 38
— *leuciscus baicalensis* 61
— *waleckii* 41, 180, 210
Leurestes
— *tenuis* 173
Limanda
— *aspera* 36, 85, 129, 216, 229
— *ferruginea* 216
— *limanda* 36, 85
— *punctatissima* 85
Liocassis
— *brashnikowi* 229
— *ussuriensis* 43
Liopsetta 35
Lota
— *lota* 51, 178
Lucioperca
— *lucioperca* 148, 206
Lutianus 179
Maenidae 155, 156
Mallotus
— *villosus* 82
Melanogrammus
— *aeglefinus* 218, 219, 250
Mollienesia
formosa 152
Monopterus
— *albus* 156
Mullus
— *barbatus*
— *ponticus* 55, 63
Mycteroperca
— *bonaci* 156
— *tigris* 156
Myoxocephalus 83, 85, 177, 180
— *axillaris* 85
— *brandti* 85, 177
— *jaok* 85, 177
— *quadricornis* 85, 177
— *scorpius* 85, 177
Myriophyllum
— *spicatum* 184
Mystus
— *gulio* 151
Nemachilus
— *barbatulus* 70, 79
Neogobius
— *melanostomus* 151, 204
Neoplatycephalus
— *macrodon* 129, 215
Nereis
— *succinea* 43
Oncorhynchus 68, 121, 155
— *gorbuscha* 48, 56, 75, 109, 260, 289
— *keta* 48, 109, 260, 289
— — *autumnalis* 48
— *nerka* 48, 154, 161, 183, 260, 263, 289
— *tschawytscha* 161
Osmerus 121
— *eperlanus* 65
— — *m. spirinchus* 100
Pagellus
— *erythrinus* 156
— *mormyrus* 156
Pelamys
— *sarda* 180, 254
Pelecus
— *cultratus* 199
Perca
— *fluviatilis* 47, 62, 101, 104, 173, 211
— *schrenki* 47
Percarina
— *maeotica* 179
Percottus
— *glehni* 46, 159, 164
Petromyzon marinus 158
Platessa
— *platessa* 35, 78, 152, 217, 254
— *quadrituberculata* 36
Pleuronectes
— *flesus* 43, 84, 322
— — *luscus* 44
— *platessa* 129
Pneumatophorus
— *japonicus* 48
Poecilidae 109, 151
Poecilopsis
— *lucida* 152
— *occidentalis* 152
Prionodes
— *phoebe* 156
— *tabacarius* 156
— *tigrinus* 156
Pseudaspius
— *leptocephalus* 39
Pseudopleuronectes
— *americanus* 216
— *herzensteini* 129
Pseudorasbora
— *parva* 43
Pseudoscaphirhynchus
— *kaufmanni* 178

Pseudosciaena
— *crocea* 153, 195
— *polyactis* 84
Pteroplatea 49
Rhineodon
— *typicus* 117
Richardsonius
— *balteatus* 182
Rutilus
— *rutilus* 82, 118, 180, 210
—— *aralensis* 81, 184
—— *caspicus* 260
Salmo 121, 155
— *gajrdneri* 59, 182
— *ischchan*
—— *infsp. gegarkuni* 100
— *salar* 75, 260, 262
— *trutta* 120.
Salvelinus 154, 204, 319
— *alpinus* 82, 155, 180
Sardina
— *pilchardus* 254
Sardinella
— *aurita* 195
Sardinops
— *sagax*
— *caerulea* 191
— *melanosticta*
Scomber
— *scombrus*
Scorpaenidae 176, 177
Sebastes
— *marinus* 207
Serranellus mentella 207
— *subligarius* 155
Serranidae 155, 156
Serraninae 156
Serranus
— *scriba* 155
Siluridae 153
Silurus 153
— *glanis* 40, 178, 180
Sisoridae 153
Sparidae 155, 156
Sphyraena 179
Spicara maena 156
Sprattus 173
— *sprattus* 38, 119, 297
— — *balticus*
Stomiatoidei 155
Symbranchiformes 156
Symphysodon
— *discus* 49
Taius
— *tumifrons* 156
Thymallus
— *thymallus* 38
Tilapia 318
Trachurus
— *trachurus* 180
Triglops 83

Оглавление

Предисловие 5

Введение 7

Глава I. **Краткий обзор истории разработки теории динамики популяций рыб** 15

Глава II. **Обеспеченность пищей и пищевые отношения у рыб** 30

Содержание понятия обеспеченности пищей рыб 30

Пищевые отношения у рыб в пределах одного фаунистического комплекса в разных географических широтах 32

Пищевые отношения между видами разных фаунистических комплексов . 37

Пищевые отношения внутри вида 40

Абиотические условия, определяющие обеспеченность пищей 49

Заключение 51

Глава III. **Плодовитость, качество половых продуктов и ход нереста** . . . 54

Показатели, используемые для оценки плодовитости 54

Механизмы регуляции плодовитости 58

Качество половых продуктов и механизмы его регуляции 59

Возрастные изменения плодовитости 67

Изменения плодовитости в пределах одной популяции 70

Различия в плодовитости разных популяций одного и того же вида . . . 80

Различия в плодовитости разных видов 84

Ход нереста 86

Заключение 88

Глава IV. **Развитие рыбы, ее рост и половое созревание** 92

Этапность развития рыб 92

Циклические изменения в онтогенезе 95

Закономерности роста рыб 95

Рост особей и численность популяции 100

Рост особей и прирост биомассы популяции 101

Соотношение весового и линейного роста 103

Рост и изменчивость размеров рыб 104

Взаимовлияние смежных поколений на рост рыб в поколении 105

Приспособительное значение разновозрастности полового созревания . . . 108

Старость и рост 113

Заключение 114

Глава V. **Структура популяции и закономерности ее изменений** 116

Предельный и средний возраст разных видов и популяций рыб 116

Изменение возрастного состава в пределах одной популяции 121

Математические модели динамики возрастного состава стада 133

Типы нерестовых популяций у рыб и их динамика 144

Характер приспособительного значения возрастной структуры популяции . . 149

Соотношение полов в популяции 151

Размерно-половая структура популяции 152

Роль карликовых самцов 154

Гермафродитизм 155

Изменения соотношения полов во время нагула, нерестового хода и на нерестилищах 157
Приспособительное значение изменений соотношения полов и механизмы регуляции половой структуры популяции 158
Морфологическая разнокачественность особей в популяции 163
Заключение 166

Глава VI. **Общая и естественная смертность** 168
Причины смертности 168
Смертность рыб от старости 172
Закономерности воздействия хищников на популяцию 174
Влияние абиотических условий на смертность рыб 183
Низкая обеспеченность пищей как причина смертности 186
Заключение 192

Глава VII. **Промысловая смертность.** (Влияние вылова на стадо промысловой рыбы и на ихтиофауну в целом) 194
Уловистость орудий рыболовства 198
Селективность орудий и способов лова 201
Влияние вылова на стадо промысловой рыбы 212
Закономерности изменений структуры популяции под воздействием вылова . 230
Заключение 235

Глава VIII. **Основные закономерности динамики численности и биомассы популяций рыб** 237
Приспособления к саморегуляции численности и биомассы популяций . . 237
Связь плодовитости родительского стада и численности потомства . . 245
Причины флюктуаций численности рыб 254
Периодические колебания численности и биомассы стад рыб 258
Заключение 265

Глава IX. **Биологические основы математического моделирования динамики популяций рыб** 267
Метод математического моделирования 268
Принципы построения математических моделей 270
Модели с непрерывным временем 270
Модели с дискретным временем 272
Биологические основы построения математических моделей 274
Модели расчета оптимальных режимов эксплуатации стад рыб 282
Заключение 284

Глава X. **Основные методы и биологические принципы прогнозирования возможного вылова** 286
Оценка численности и биомассы облавливаемых стад рыб 286
Метод площадей 287
Методы учета численности движущихся рыб 289
Учет численности стада путем мечения 290
Оценка абсолютной численности стада рыбы по интенсивности выедания кормов 291
Методы оценки относительной численности стада 292
Учет на основе анализа общих уловов и уловов на рыболовное усилие . . 292
Учет на основе анализа уловов и возрастного состава стада 294
Принципы построения прогноза динамики стада рыбы 294
Прогноз численности стада и возможного вылова на основе анализа статистики уловов 296
Прогнозы на основе анализа гидрологических условий водоемов 296
Прогноз, основанный на анализе мощности отдельных поколений и соотношения пополнения и остатка 298
Биологические принципы построения прогноза динамики стада рыб . . . 299

Глава XI. **Основные принципы повышения продуктивности популяции рыб**
Биологические основы рационального рыбного хозяйства
Рациональное использование кормовых ресурсов водоемов
Обеспечение воспроизводства стада
Рациональная эксплуатация хозяйственно ценных популяций
Биологические основы построения правил рыболовства
План рациональной эксплуатации сырьевой базы рыбной промышленности
Заключение

Глава XII. **Дальнейшие задачи в области изучения динамики популяций рыб**
Литература
Указатель авторов
Предметный указатель
Указатель латинских названий организмов

Георгий Васильевич Никольский

**Теория динамики стада рыб
как биологическая основа рациональной эксплуатации
и воспроизводства рыбных ресурсов**

*Утверждено к печати
Отделением общей биологии Академии наук СССР*

Редактор *Б. М. Макаров*.
Редактор издательства *А. М. Гидалевич*
Художник *А. М. Олевский*
Технический редактор *Н. Д. Новичкова*

Сдано в набор 7/VII 1965 г. Подписано к печати 16/XI 1965 г.
Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 24. Усл. печ. л. 32,88. Уч.-изд. л. 33,4
Тираж 2000 экз. Т-14858 Изд. № 3753/65.
Тип. зак. № 5772.

Цена 2 р. 54 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»,
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
17	15 св.	концу	началу
24	5 св.	— ментальные работы, связанные с решением проблемы урожайности	— мерности периодических колебаний численности водных промысловых
141	Табл. 70, 3 гр. слева, 24 сн.	130,1758	130,758
148	1 сн.	и	на
194	22 сн.	7	L.
196	Табл. 83, 4 гр. слева, 2 св.	1,8:	2,8:
	6 гр. слева, 5 сн.	126	146
	4 гр. справа, 1 сн.	255	225
197	4 гр. справа, 7 св.	113	144
227	Табл. 96, 1 гр. слева	*dus*	*idus*
341	16 св.	Амброзов	Амброз
359	17 сн.	Enguchi	Enguchi

Г. В. Никольский