

**ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА ИКРУ И ЛИЧИНОК КАСПИЙСКИХ
САЗАНА¹ (CYPRINUS CARPIO L.), ВОБЛЫ (RUTILUS RUTILUS CASPICUS
JAK.) И ЛЕЩА (ABRAMIS BRAMA L.)**

В. И. Олифан

**EFFECT OF SALINITY ON EGGS AND LARVAE OF
CARP, VOBLA AND BREAM**

By V. Oliphan

I. ВВЕДЕНИЕ

Ежегодно весной каспийские сазан, вобла, лещ и судак направляются в дельту р. Волги для размножения в ее ильменах и полоях.

Водоемы дельты отличаются от Северного Каспия рядом признаков: наличием мягкой растительности, глубиной, температурой и др. Солонватость воды Северного Каспия является одним из признаков, наиболее резко отличающим ее от воды нерестилищ в дельте.

Задачей настоящей работы было изучить роль фактора солёности: провести экспериментальные исследования над влиянием его на икру и личинок некоторых промысловых полупроходных рыб, а также дать анализ возможности приспособления их к размножению в Северном Каспии под углом зрения воздействия фактора солёности.

Экспериментальные наблюдения, проведенные мною в 1936 г. (7), показали, что азовские лещ и судак на ранних стадиях развития переносят солёности, близкие к отмеченным для опресненных лиманов и северных районов Азовского моря.

В 1938 и 1939 гг. наши опыты должны были установить пределы солёности, допускающие оплодотворение и развитие икры каспийских сазана, леща и воблы, а также выживание их личинок.

Основная работа была проведена в 1939 г. в дельте р. Волги в селе Федоровка в 15—20 км от моря. В экспериментальной работе большое участие принимала студентка Мосрыбвуза Д. Я. Тетушкина.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для опытов была икра сазана, леща и воблы, пойманных на их естественных нерестилищах — ильменах дельты Волги. Одна серия опытов с сазаном была проведена с икрой от самки, пойманной в главном русле реки еще незрелой и созревшей после гипофизарной инъекции. Из трех самок сазана, подвергнутых гипофизации, две дали зрелую икру, которая, как показали наблюдения за ее развитием, оказалась очень хорошего качества.

¹ См. работу того же автора: „Влияние солёности на ранние стадии развития азовского леща, судака и волжской сельди“, Зоологический журнал, т. XIX, 1940.

Оплодотворение икры в морской воде проводилось так называемым «полусухим» методом: в совершенно сухую чашку отцеживалась из самки-текучки (предварительно обсушенной полотенцем) икра; отдельно от икры в ту же чашку отцеживались молоки, которые затем разбавлялись морской водой и смешивались с икрой. Отмывка икры от «клейкости» проводилась в морской воде той же солености, в какой происходило оплодотворение. Одновременно, как контроль, икра от той же самки оплодотворялась в пресной (речной) воде.

Для суждения о результатах оплодотворения развитие икры прослеживалось до выхода эмбрионов. Отмытая от клейкости икра размещалась по 100 шт. в кристаллизаторы с морской водой тех же соленостей, при которых проводилось оплодотворение икры. Ежедневно сменялась вода; 2—3 раза в сутки отмечалось число погибших икринок и стадия эмбрионального развития.

Материалом для суждения о предельной солености для выживания икры и личинок кроме опытов с икрой, оплодотворенной в морской воде, служили опыты с икрой, оплодотворенной в пресной воде и размещенной в морской воде разной солености уже на стадии дробления. В этих опытах параллельно изучалось действие растворов Рингера тех же соленостей.

Опыты проводились на воде из Каспия, имевшей соленость 12,5‰. Путем выпаривания морской воды на солнце мы получали воду большей солености (22,5‰) и уже из этой воды готовили путем разбавления ее речной водой нужные нам концентрации. Соленость определялась титрованием хлора по Морю с последующим помножением полученных чисел на хлорный коэффициент, равный для Каспия, согласно С. В. Бруевичу, 2,38.

III. ОПИСАНИЕ ОПЫТОВ

1. Опыты по оплодотворению икры сазана, леща и воблы в морской воде

Оплодотворение икры сазана в морской воде было проведено при соленостях: 8, 10, 11 и 12,5‰. Для проверки результатов оплодотворения были поставлены три серии опытов.

Уже в первые часы после оплодотворения стало ясно, что при 11 и 12,5‰ оплодотворения икры сазана не произошло, а при 8 и 10‰ икра была оплодотворена. Наблюдения за икрой, оплодотворенной при 8‰, показали, что ее развитие шло в основном нормально: через 3—4 дня эмбрионы освободились от оболочек (при 22—24°). Однако смертность икры была более высокой, чем в контроле и среди вышедших эмбрионов 33% были уроды.

Икра, оплодотворенная и развивающаяся при 10‰, уже на 2-й день развития (на стадии начала формирования эмбрионов) имела высокую смертность; оставшаяся живой икра развивалась дальше, эмбрионы начали двигаться в оболочках икринок, но выхода жизнеспособных эмбрионов не произошло: все они оказались при выходе аномальными.

Оплодотворение икры леща проведено в морской воде с соленостью 2,5; 5; 7 и 9‰. После оплодотворения икра леща была размещена в кристаллизаторы с морской водой тех же соленостей для проверки результатов оплодотворения и для выяснения влияния солености на выживание икры, оплодотворенной в солоноватой воде. Всего было поставлено три серии опытов с 550 икринками.

Проведенные опыты показали, что процесс оплодотворения происходит нормально в морской воде всех названных соленостей. Оплодотворенная икра прошла нормально все основные стадии эмбриогенеза, причем во всех случаях из икры вышли эмбрионы. Однако при солености 9‰ процент выхода эмбрионов был значительно меньшим, чем в конт-

роле и при соленостях 2,5 и 5‰; кроме того среди вышедших при 9‰ эмбрионов 91% были уроды.

Установить предел солености для оплодотворения икры воблы не удалось, так как к моменту доставки морской воды нерест воблы уже закончился. Однако при предварительных попытках оплодотворения икры воблы в небольшом запасе каспийской воды, привезенной нами из Москвы, оказалось, что икра, оплодотворенная в морской воде соленостью 7,5‰, через несколько часов начала дробиться; следовательно, оплодотворение дало положительные результаты. Развитие дальше не было прослежено, но факт оплодотворения икры воблы при 7,5‰ был установлен.

Основные выводы из опытов по оплодотворению икры в морской воде следующие: зрелая икра сазана и леща может быть оплодотворена в морской воде, имеющей соленость до 10‰ включительно; попытки оплодотворения икры сазана при солености выше 10‰ дали отрицательные результаты.

Положительный результат нашего опыта с оплодотворением икры воблы при солености 7,5‰, а также известные факты нахождения взрослой воблы в районах Каспия, имеющих повышенную соленость, а ранних личиночных стадий воблы — в прибрежных осолоненных зонах Северного Каспия — заставляют нас считать, что верхний предел солености для оплодотворения зрелой икры воблы не может быть ниже верхнего предела для икры сазана и леща (10—9‰).

2. Выживание и развитие икры сазана, леща и воблы при разной солености

Опыты по выживанию развивающейся икры сазана, леща и воблы при различной солености были поставлены параллельно на морской воде и на растворах Рингера тех же соленостей. Проводилось это для проверки результатов наших опытов 1936—1938 гг., которые были поставлены на растворах Рингера, а также для подтверждения правильности нашего суждения о том, что вредное воздействие повышенной солености обусловлено в первую очередь осмотическим влиянием на организм, а не влиянием химизма среды с повышенной соленостью.

В опытах и морская вода и солевые растворы были следующих концентраций: 2,5; 5; 7,5; 10; 12,5 и 15‰.

С сазаном всего было проведено пять серий опытов с 1500 икринками (три серии с морской водой и две с растворами Рингера); с лещом — четыре серии опытов (две на морской воде и две на растворе Рингера) с 1200 икринками; с воблой проведены три серии опытов (одна на морской воде и две на растворе Рингера) — с 1700 икринками.

Не имея возможности дать здесь описание результатов отдельных серий опытов по каждому из трех названных видов, ограничусь общей сводкой результатов всех проведенных опытов и приведением одной сводной таблицы цифр, выражающих средние числа выживаемости икры сазана, леща и воблы, приведенные к одному общему числу выживаемости икры в речной воде (в контроле).

При солености 15‰ и в морской воде и в растворе Рингера развитие икры сазана, леща и воблы останавливалось уже на стадии дробления; на другой день все икринки погибали. При 12,5‰ икринки развивались и в морской воде и в растворе Рингера; без заметных аномалий протекали процессы дробления и гастрюляции, но эмбрионы начали формироваться с заметными дефектами, хотя и стали двигаться в оболочках. В результате большая часть эмбрионов погибла в икринках; вышедшие же эмбрионы погибли через несколько часов после выхода; все зародыши, развивавшиеся при 12,5‰, вышедшие из икры и погибшие в икринках, оказались уродами с очень укороченными, утолщенными

и загнутыми вверх хвостами и с очень медленно пульсирующим сердцем. При солёности 10‰—20—30 ‰ икры сазана, леща и воблы развивается нормально; но смертность икры еще довольно значительна и число аномальных эмбрионов еще довольно велико.

В тех сериях опытов, где прослеживалось развитие икры, оплодотворенной в морской воде при солёности 10‰, икра развивалась со значительно большим отходом и выхода нормальных эмбрионов совсем не было; это явление, очевидно, обусловлено большей чувствительностью икры к неблагоприятным воздействиям повышенной солёности среды на самой ранней стадии развития, непосредственно следующей за оплодотворением икры. О большой чувствительности этой стадии говорит и П. М. Коновалов, работавший в 1938 г. с икрой азовского леща, сазана и судака.

При 7,5‰ выживание икры леща, воблы и сазана не отличалось от выживания ее в контроле, но аномальных эмбрионов было больше, чем в пресной воде, особенно если икра была оплодотворена в морской воде при солёности 7,5‰.

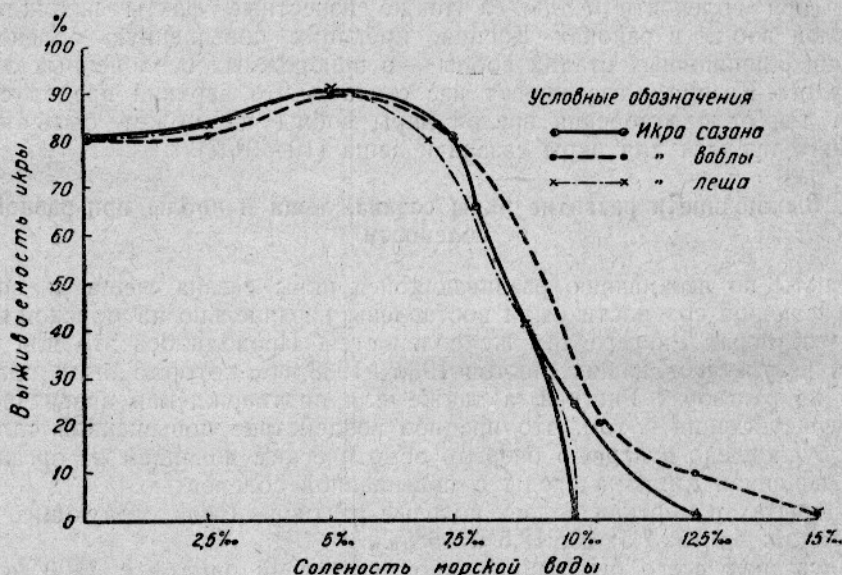


Рис. 1. Выживаемость икры сазана, воблы и леща в морской воде разной солёности

При солёности 5 и 2,5‰ выживание икры всех трех видов даже выше, чем в пресной воде, и аномальных эмбрионов меньше; солёности 2,5 и особенно 5‰ являются, очевидно, оптимальными для икры леща, сазана и воблы.

В табл. 1 даны числа выживаемости эмбрионов сазана, воблы и леща. Эти числа представляют процент эмбрионов, вышедших из икринок в конце опыта (процент вычислялся от количества икринок, помещаемых в данную солёность в начале опыта).

Зависимость выживания икры сазана, леща и воблы от солёности представлена на рис. 1.

Ход кривых показывает, что при солёности ниже 7,5‰ выживание икры всех трех видов близко к выживанию ее в речной воде; при солёности 10‰ наблюдается резкое падение кривых выживания икры, если икра была помещена в морскую воду солёности 10‰ уже на стадии дробления; при помещении же икры в морскую воду солёности 10‰ в момент оплодотворения все эмбрионы гибнут уже при выходе из икринок.

Таблица 1

Зависимость выживания икры леща, сазана и воблы от солености

Вид рыбы	Выживаемость (в %) при солености						Контроль
	15‰	12,5‰	10‰	7,5‰	5‰	2,5‰	
Сазан . . .	0	0	25 0 при оплодотвор. в морской воде	85	90	—	79,5
Вобла . . .	0	0	19,7	80	90	80	80
Лещ . . .	0	0	40 0 при оплодотвор. в морской воде	80	92	84	80

Параллельное проведение опытов с икрой леща, сазана и воблы в морской воде и в растворах Рингера выявило большое сходство в реакции развивающихся эмбрионов на повышенные концентрации солей в этих различных по своему химическому составу средах. Для примера приведу цифры выживаемости икры в морской воде и в растворе Рингера, полученные в опытах с сазаном (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение выживаемости икры сазана в морской воде и в растворе Рингера

Выживаемость (в %)	Соленость					Примечание
	2,5‰	5‰	7‰	8‰	10‰	
В морской воде .	90	90	91,8	66	0	При 8 и 10‰ икра оплодотворена в морской воде
В растворе Рингера	90	90,8	96	52	0	

Как в каспийской воде, так и в растворе Рингера выживаемость икры всех трех видов при солености до 7,5‰ очень мало отличается от выживаемости ее в контроле, а при 10‰ резко падает (до нуля в случае помещения икры в воду с соленостью 10‰ с момента оплодотворения).

Наблюдения за развитием икры сазана, леща и воблы не позволили установить ускоряющее или замедляющее влияние солености на эмбриональное развитие этих трех видов: дробление, гастрюляция, закладка осевых органов и первые стадии формирования эмбрионов протекали примерно с одинаковой скоростью при всех наблюдаемых соленостях. Однако освобождение эмбрионов от оболочек происходило с различной скоростью; чем выше была соленость, тем более замедлен был процесс выхода эмбрионов (замедление выражалось в часах). Это, очевидно, обусловлено тем, что соли, отлагаясь на оболочке икринок, делают ее трудно разрываемой для эмбрионов при их выходе.

В табл. 3 приведены цифры, представляющие зависимость скорости выхода эмбрионов от солености среды. После того как в контроле из оставшихся в живых икринок выклеивалось 90—95%, подсчитывался процент вышедших из икры эмбрионов в морской воде разной солености (табл. 3 и рис. 2).

Такую же зависимость скорости выхода из икры эмбрионов от солености среды мы наблюдали в наших опытах с азовским лещом и судаком. У волжской сельди эта зависимость скорости выхода из икры от солености носит совсем иной характер, что, очевидно, обусловлено иными свойствами оболочки икры (7).

Зависимость скорости выхода из икры эмбрионов сазана, воблы и леща от солености (в ‰)

Вид рыбы	Соленость				
	Контроль	2,5 ⁰ / ₀₀	5 ⁰ / ₀₀	7,5 ⁰ / ₀₀	10 ⁰ / ₀₀
Сазан	92	58,9	45,4	—	28,3
Вобла	94,5	53,5	44,6	40	24,2
Лещ	95	—	64	—	28

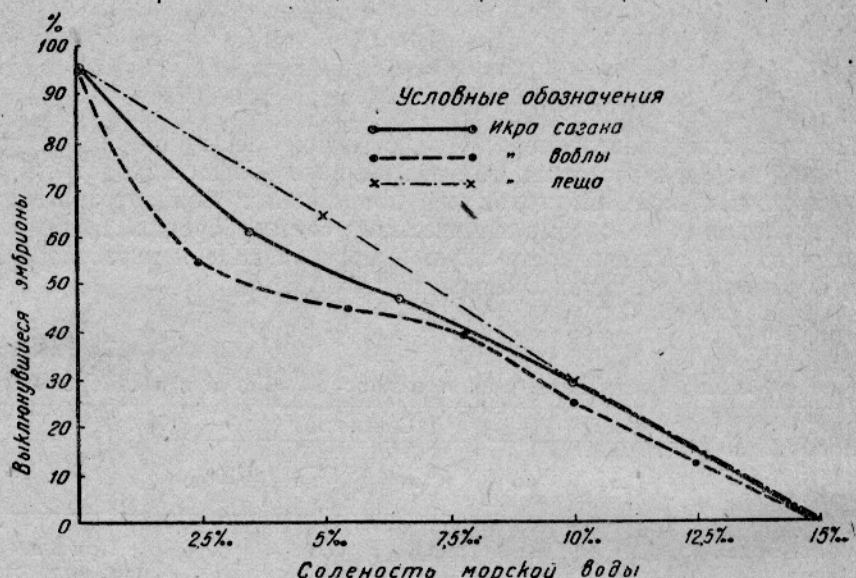


Рис. 2. Зависимость скорости выхода эмбрионов из икры сазана, леща и воблы от солености

3. Выживание личинок сазана, леща и воблы при разной солености

Опыты по изучению влияния солености морской воды на выживание личинок изучаемых рыб из-за опоздания доставки морской воды для опытов не были развернуты так широко, как этого требовала наблюдавшаяся нами большая изменчивость в чувствительности ранних личиночных стадий к солености. Но результаты проведенных опытов все же дали представление об отношении молоди сазана, леща и воблы на разных стадиях развития к солености. Начнем с ранних личиночных стадий.

Опыты с сазаном. В морскую воду личинки сазана были помещены на 3-й день после выхода из икры. Испытуемыми соленостями были: 2,5; 5,5 и 7,8⁰/₀₀; часть личинок была оставлена в качестве контрольных в пресной воде. Ежедневно сменялась вода и давался живой корм — дафнии и циклопы (из соседнего ильмена). При солености 2,5 и 5,5⁰/₀₀ личинки в течение всего времени наблюдения чувствовали себя очень хорошо; только на 6-й день при этих соленостях погибло по одной личинке. В речной воде за все время опыта не погибла ни одна личинка.

При 7,8⁰/₀₀ уже на 2-й день опыта личинки большей частью лежали неподвижно на дне аквариума, но все были живы: сердце пульсировало очень медленно. К концу второго дня все личинки согнулись, большая часть погибла.

В тех опытах, в которых изучалось влияние солености на выживание оплодотворенной икры сазана, эмбрионы, выклюнувшиеся при солености 3,4; 5 и 6,7⁰/₀₀, жили в течение всего времени наблюдений, т. е.

9—10 дней; личинки же, развившиеся из икринок, помещенных в воду солености 7,5‰, на 6—7-й день после выхода стали гибнуть; на 9-й день осталось в живых только 28%, в контроле же были все живы.

Эти данные позволяют высказать предположение, что на 6—7-й день после выхода из икры при температуре 16—20° (и на 4-й день при температуре более высокой) у личинок сазана происходит повышение чувствительности к солености. Данных у нас хотя и мало, но они находятся в полном согласии с данными наших же опытов, проведенных с азовским лещом и судаком. Поэтому мы можем соленость 7,5‰ (пока предположительно) считать верхним сублетальным пределом солености для личинок сазана.

Опыты с воблой. 1-я серия опытов. Через 2 дня после выхода из икринок личинки воблы были помещены в морскую воду следующих соленостей: 2,25; 5,5 и 7,8‰. Везде ежедневно сменялась вода и прибавлялся планктон; личинки из той же икры в кристаллизаторе с речной водой служили контролем. В продолжение 5 дней, т. е. до семидневного возраста, личинки чувствовали себя хорошо как в речной воде, так и в морской воде, имеющей соленость 2,25 и 5,5‰. При солености 7,8‰ уже в день помещения их в морскую воду личинки стали чувствовать себя плохо, медленно двигались по дну аквариума; некоторые лежали совсем неподвижно; на 2-й день при 7,8‰ уже все личинки были неподвижны с медленно пульсирующим сердцем; через несколько часов все погибли.

Во 2-й серии опытов наблюдалась иная картина: при 7,8‰ личинки, развившиеся из икринок, помещенных в морскую воду этой солености на стадии морулы, жили довольно долго — 8—9 дней после выхода их из икры, развивавшейся при 7,8‰.

Опыты с лещом. Наблюдения за выживанием личинок леща при разной солености показали, что, вероятно, подобно тому, как это наблюдалось с личинками воблы, существует большое варьирование в отношении их к солености: в некоторых опытах личинки при 10 и 7,5‰ гибли все на 5—7-й день после выхода; в других же опытах личинки жили при 8,9 и даже при 10‰; однако смертность их была повышенной в сравнении с контролем.

Материалом для опытов с более поздними стадиями развития были личинки и мальки различных размеров (от 9 до 25 мм), пойманные сачком в ильмене дельты р. Волги.

Молодь, главным образом воблы и леща, была помещена в круглые стеклянные аквариумы с водой из Каспия, имеющей соленость 8; 9; 10; 12,5 и 15‰. При размещении личинок в аквариумы строго соблюдалось следующее правило: в морскую воду более высокой солености личинки помещались после выдерживания их в течение 1—2 час. при более низких концентрациях для постепенного их перехода к более высокой солености. Ежедневно им давался свежий корм (циклопы и босмины из соседнего ильменя).

Результаты опытов были следующие. Соленость 15‰. Крупные личинки (мальки) 20—25 мм чувствовали себя хорошо в течение всего периода наших наблюдений, т. е. в течение 7 дней. По наблюдениям В. С. Танасийчук (продолжавшей после нашего отъезда опыты), крупные личинки жили еще 10 дней после того, как ей были переданы, т. е. при 15‰ жили не менее 16—17 дней.

Личинки меньших размеров (12—13 мм) начали гибнуть уже на 2-й день после помещения их в морскую воду солености 15‰. На 3-й день погибли все мелкие личинки.

Соленость 12,5‰. Мелкие личинки (9, 10, 11, 12 и 13 мм) гибли уже в первые дни пребывания их при 12,5‰.

Крупные личинки отличались значительно более высокой выживаемостью. Вычисление процента выживаемости молоди за 7 дней наблюде-

ния дало следующие цифры выживаемости при 12,5‰: для крупных личинок 75, для мелких 13%; в контроле выживаемость и крупных и мелких личинок была 100%.

В морской воде соленостью 10; 9 и 8‰ и мелкие и крупные личинки жили хорошо, охотно поедали даваемый им корм и резво плавали в аквариумах. Из крупных личинок за 7 дней наблюдения ни одна не погибла; из более мелких личинок при 10 и 9‰ погибло по одной. По наблюдениям В. С. Танасийчук, оставленные ей мальки при 10‰ не гибли до самого ее отъезда, т. е. всего жили 25 дней.

Опыты, проведенные с молодь полупроходных рыб, показали, что с возрастом устойчивость к солености повышается; этот вывод находится в полном согласии с результатами, полученными нами в опытах с икрой и личинками волжской сельди и севрюги.

Таким образом в течение раннего онтогенеза для всех исследованных нами видов рыб, столь далеких друг от друга по своему систематическому положению, характерна одна и та же закономерность: понижение устойчивости к неблагоприятным влияниям при переходе от эмбрионального развития на стадию личинки и постепенное повышение этой устойчивости на более поздних стадиях. Эти возрастные изменения, вероятно, связаны с развитием и морфологической дифференцировкой органов осморегуляции.

4. Влияние солености на выживание и развитие икры тарани (*Blicca bjoerkna* L.), красноперки (*Scardinius erythrophthalmus* L.) и ерша (*Acerina cernua* L.)

Постоянными соседями леща, сазана и воблы на нерестилищах дельты р. Волги являются тарань, красноперка, ерш и уклей. У трех первых видов этой сорной рыбы период размножения почти полностью совпадает со сроками размножения названных промысловых рыб; большие стайки личинок тарани, красноперки и ерша обычно находятся рядом со стайками личинок леща, сазана и воблы, конкурируя с ними в поедании планктических организмов (коловраток, рачков и т. п.) и снижая этим кормовые запасы водоема.

Эколог, изучая роль какого-нибудь фактора внешней среды, действующего подавляюще или стимулирующе на выживание ценных промысловых рыб, должен изучать также значение этого фактора для конкурентов этих рыб.

После проведения опытов по выявлению предельной солености морской воды для ранних стадий развития леща, сазана и воблы мы поставили аналогичные опыты с икрой тарани, красноперки и ерша, чтобы выяснить, как отразилось бы повышение солености на нерестилищах на выживание этих конкурентов леща, сазана и воблы.

Опыты были проведены с икрой, оплодотворенной в речной воде и помещенной в морскую воду с разной соленостью вскоре после оплодотворения (на стадии дробления). Учет смертности и стадий развития проводился три раза в сутки; опыты велись при температуре 20—24°. Результаты опытов сведены в табл. 4.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что для тарани и красноперки 10‰ нужно считать верхним сублетальным пределом солености: начиная с 10‰, резко понижается выживаемость и увеличивается число аномальных эмбрионов. Для ерша верхний предел солености лежит несколько выше — между 10 и 12,5‰.

Интересно, что в наших опытах с икрой судака и леща, проведенных в 1936 г. в Азове, мы наблюдали большую устойчивость к солености у икры судака в сравнении с икрой леща.

Возможно, что и другие представители семейства Percidae имеют лучше развитую способность к осморегуляции, чем представители семейства Cyprinidae.

Таблица 4

Влияние солености на выживаемость и развитие некоторых конкурентов промысловых полупроходных рыб

Вид рыбы	Выживаемость (в % выхода) эмбрионов при соленостях								
	Контроль		5 ⁰ / ₀₀		7,5 ⁰ / ₀₀		10 ⁰ / ₀₀		12,5 ⁰ / ₀₀
	Выжи- вае- мость	Проц. у­ро­дов	Выжи- вае- мость	Проц. у­ро­дов	Выжи- вае- мость	Проц. у­ро­дов	Выжи- вае- мость	Проц. у­ро­дов	
Тарань	55	18	81	10	88	3	38	79	Вся икра по- гибла на стадии дробления
Красноперка . . .	100	0	97	2	82	20	56	98	Икра погиб- ла на ста- дии форми- рования эм- брионов
Ерш	100	0	63	0	72	?	86	50—60	До стадии движения зародышей выжило 60% икринок

Анализируя приведенные данные, можно сказать, что благодаря очень близкому совпадению верхних пределов солености для выживания икры всех исследованных нами промысловых и сорных рыб соленость среды, очевидно, не может быть рассматриваема как фактор, изменения которого могут значительно повлиять на биоценотические взаимоотношения между ними и относительную их численность.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Какой же ответ позволяют дать проведенные нами экспериментальные исследования на вопрос, не является ли соленость воды Северного Каспия тем фактором среды, который благодаря своему неблагоприятному действию на процесс оплодотворения икры и на выживание и развитие эмбриональных и личиночных стадий сазана, воблы и леща может служить препятствием для приспособления этих видов к размножению в Северном Каспии?

Экспериментальное установление верхнего предела солености для оплодотворения икры сазана равным 10‰, положительные результаты, полученные при оплодотворении икры леща при солености 9‰, и икры воблы при 7,5‰¹ позволяют нам сделать вывод о том, что соленость большей части западных районов Северного Каспия не является тем фактором среды, который, затрудняя процесс оплодотворения в водах этого района икры леща, сазана и воблы, вследствие этого может быть препятствием для размножения этих видов в Северном Каспии.

Опыты по изучению влияния солености на выживание и развитие оплодотворенной икры сазана, леща и воблы, показавшие, что верхний сублетальный предел для них около 8—10‰, позволяют считать, что соленость воды большей части западного района Северного Каспия не будет влиять угнетающе на выживание икры этих видов, отложенной и оплодотворенной в солоноватой воде этих зон.

¹ Есть основания считать, что верхний предел солености для оплодотворения икры леща и воблы не может быть ниже предела, установленного нами для сазана (соленость 10‰).

Пределы солености для ранних личиночных стадий воблы, леща и сазана близки к тем пределам, которые установлены для развивающейся икры. Правда, ряд наблюдений заставляет нас предполагать, что на определенной стадии развития личинки этих видов часто обнаруживают резкое понижение устойчивости к солености выше $7,5\text{‰}$, но и этот предел не может явиться ограничением к выживанию личинок в западной части Северного Каспия, вода которого на громадном протяжении (до свала) характеризуется соленостями ниже $7,5\text{‰}$.

Экспериментальные наблюдения далее показали, что устойчивости к солености у воблы, сазана и леща на более поздних личиночных стадиях и на стадии малька все возрастает: по их устойчивости к солености можно предполагать, что уже почти вся западная часть Северного Каспия доступна для заселения молодью этих видов.

Подводя итоги полученным в экспериментах результатам, можно сделать вывод: каспийские лещ, вобла, сазан, а также судак (судя по результатам наших опытов с азовским судаком) по своей физиологической конституции обладают потенциальной способностью на стадии эмбрионального и раннего постэмбрионального развития переносить соленость до $7,5\text{‰}$, а на более поздних личиночных стадиях и на стадии малька — соленость еще более высокую (15‰).

Можно ли высказать предположение, своего рода прогноз, о том, что эта потенциальная способность полупроходных рыб — на всех этапах своего существования приспособляться к солености среды, характерной для слабоосолоненной западной части Северного Каспия, — может быть реализована в будущем для размножения этих рыб в указанных районах Каспия?

Для ответа на этот вопрос обратимся к тем наблюдениям в природе над отношением икры, личинок, молоди и взрослых особей воблы, сазана, леща и судака к солености воды Каспия, которые сделаны до сих пор различными исследователями.

Полупроходные рыбы идут на нерест в пресную воду дельты рек. Однако на нерест воблы и сазана в морских заливах (култуках) Урало-Каспийского района мы встречаем указания у ряда авторов в 1933 г. Дьяконов отмечает нерест воблы, сазана и судака при солености $1,43\text{‰}$. Работавшая в 1937 г. на Гогольском култуке А. Злобина наблюдала массовый нерест воблы на прошлогоднем рдесте при солености $2,38—3,33\text{‰}$. У Г. Н. Монастырского (6) мы читаем: «Урало-Каспийская рыбхозстанция неоднократно наблюдала нерест воблы в слабоосолоненной воде — $0,10—0,56\text{‰}$, а в Эмбе даже при солености $5,8\text{‰}$ ».

Нерест сазана по наблюдениям С. Г. Зуссер и В. В. Петрова (8) происходил в морских ильменах, где соленость поднималась до $5,71\text{‰}$. Указаний на развитие отложенной в култуках икры и на попадание там в уловы ранних личиночных стадий мы не имеем. Однако, основываясь на результатах наших опытов, показавших, что солености до 5‰ являются оптимальными для развития ранних стадий леща, воблы, сазана, а также судака (по опытам с азовским судаком), мы можем считать, что соленость воды этих култуков не могла служить препятствием к развитию уже отложенной икры и вышедших из нее личинок.

Суммируя данные о нересте сазана, леща и воблы, можно сделать вывод, что в естественных условиях, как правило, эти виды идут для размножения в пресные воды; нерест в осолоненной воде наблюдается редко и при солености, не превышающей $5,8\text{‰}$.

Благодаря тому, что исследования по учету урожая молоди полупроходных рыб в Волго-Каспийском районе и ее распространению ведутся широко, можно найти довольно много указаний на отношение сеголетков интересующих нас видов к солености воды Северного Каспия.

В. С. Танасийчук описывает перемещение молоди леща из дельты в море. Во 2-й половине июня мальки леща придерживаются исключительно пресной воды; во 2-й половине июля мальки леща заполняют предустьевую зону с максимумом в полосе резких градиентов солености в большом количестве при 5‰ ; во 2-й половине августа молодь заходит в глубь моря: большие количества при 6‰ , единично при 8‰ ; в сентябре — большие количества при 10‰ . Миграции молоди воблы, по наблюдениям Е. Д. Каргиной (4), происходят следующим образом. В июне—июле она не выходит за пределы солености $5,4\text{‰}$; в августе молодь воблы выходит уже в открытое море; в середине августа она наблюдалась в районе с соленостью $8,14\text{‰}$, а в конце августа при $10,14\text{‰}$. В сентябре и октябре ею захватывается район до солености 11‰ . На зависимость миграционных путей леща и воблы от солености указывает и И. И. Казанова.

Молодь сазана, по наблюдениям Е. Д. Каргиной (4), держится преимущественно прибрежной зоны, перенося соленость до $3,12\text{‰}$.

Приведенные литературные данные свидетельствуют о том, что молодь леща, воблы и сазана при освоении Северного Каспия проявляет чувствительность к солености морской воды, что выражается в постепенности освоения зон со все возрастающей соленостью и в скоплениях сеголетков в зонах с резкими градиентами солености.

Ф. Ф. Голованов (1) указывает, что лещ обитает в воде Каспия соленостью до $12,3\text{‰}$; главный лов сазана в море производится в мелководной прибрежной зоне, хотя присутствие его обнаружено и вдали от берегов при солености до $8,29\text{‰}$; максимальная соленость, при которой был обнаружен судак, — $12,3\text{‰}$.

У Т. Ф. Дементьевой (2) мы находим, что для воблы пределом массового захождения в глубь моря является изогалина в 10‰ , а более поздние исследования указали на присутствие воблы при $12,39\text{‰}$.

Однако и взрослые рыбы проявляют чувствительность к солености. В той же статье Дементьевой (2) есть указания на возможность зависимости поведения и распространения воблы от солености: во-первых, степень солености обуславливает пребывание и распространение рыбы определенной стадии зрелости по глубинам и, во-вторых, что «места наибольших скоплений в период, предшествующий ледоставу, совпадают в предустьевом пространстве Волги»... с соленостью не выше 2‰ ; при 2‰ воблы очень мало, а при $3\text{—}6\text{‰}$ вобла отсутствует вовсе.

Явление осенних миграций леща из моря в реки для зимовки — факт общеизвестный, так же как и осенний ход судака из солоноватых вод Каспия для залегания на зимовку в пресных водах дельты Волги и в ямах предустьевого пространства.

Подводя итоги наблюдениям над отношениями леща, воблы, сазана и судака к солености в естественных условиях их существования в Каспийском бассейне, мы приходим к следующему.

1. Изучаемые виды полупроходных рыб Каспия — рыбы пресноводные, хотя и приспособились к жизни в морской воде соленостью $8\text{—}12,4\text{‰}$, однако в период размножения идут на нерестилища в пресную воду дельты рек. Таким образом икрометание этих рыб, как правило, происходит в пресной воде; те же случаи нереста в осолоненной воде морских култуков, которые отмечены в литературе, были, по словам самих наблюдателей, вынужденными: вобла, лещ и сазан, ранее нерестовавшие в побочных рукавах р. Урала и пойме, шли на места прежних нерестилищ и, не имея возможности пройти к ним из-за низкого паводка, вынуждены были нереститься в морских култуках.

2. Определенную чувствительность к солености проявляет и молодь этих видов при своих миграциях из дельты в море, постепенно осваивая зоны с повышенной концентрацией солей.

3. На зимовку эти рыбы идут из осолоненных зон Каспия в пресные воды дельты Волги и ее предустьевой области.

На основании этих наблюдений в природе мы приходим к следующему выводу: хотя потенциально лещ, вобла и сазан (как показали экспериментальные наблюдения) способны переносить почти все солености, наблюдаемые в западной части Северного Каспия, — в настоящее время распространение и миграции этих видов, несомненно, регулируются в известной мере фактором солености.

Большая чувствительность к солености пресноводных полупроходных рыб обусловлена, конечно, сложностью физиологической работы, которую должен производить организм рыб для поддержания постоянства осмотического давления внутренней среды при изменениях солености во внешней среде. Как известно по работам Смисса (9) и Кейса (5), — у рыб осморегуляционная работа в среде с меньшим осмотическим давлением, чем давление в теле рыбы, имеет другой характер, производится другими органами, чем осморегуляционная работа в среде с осмотическим давлением большим, чем в теле рыбы.

Мы считаем возможным высказать предположение, что для организма пресноводных рыб производить осморегуляционную работу в пресной воде — среде, к жизни в которой приспособились в течение многих тысячелетий их предки, — значительно легче, чем в воде солоноватой — среде относительно новой для этих видов.

Вот почему у этих рыб выработалось приспособление проводить особенно трудные периоды жизни в пресной воде, в среде более привычной для них, чем вода морская. Такими критическими периодами надо считать, во-первых, период зимовки, имеющий очень неблагоприятные условия для жизни рыб, и, во-вторых, период личиночной жизни, когда закладываются и формируются системы органов, характерных для взрослой рыбы, в том числе и органы осморегуляции. Этот период является самым критическим в жизни рыб; обычно он отличается и наибольшей смертностью. В период же, когда организм рыб обладает наибольшей устойчивостью к неблагоприятным воздействиям — на стадии выросшего и окрепшего малька, полупроходные рыбы осваивают при своих кормовых миграциях зоны с повышенной соленостью.

Можно ли считать, что наблюдаемая в настоящее время у пресноводных полупроходных рыб привязанность в трудные периоды жизни к пресной воде не позволяет им приспособиться к размножению в солоноватой воде Каспия?

В биологии рыб Каспийского бассейна мы знаем такие факты, которые позволяют нам утверждать противное. Такими фактами мы считаем: 1) наличие «обособленных групп сазана, весь цикл жизни которых происходит в пределах районов с солоноватой водой» (Идельсон, Зуссер и Петров) и 2) факт существования в значительно осолоненных водах Южного и Среднего Каспия морского судака *Lucioperca marina* Cuvier), близкого родича пресноводного судака, но являющегося в настоящее время, по словам Н. И. Чугуновой (10), типичным представителем морской ихтиофауны, «вся жизнь которого протекает в море, причем он даже избегает опресненных участков».

Мы не знаем длительности периодов, в течение которых происходила адаптация указанных рыб к размножению в солоноватой воде, но самый факт этого приспособления говорит нам о возможности, что эволюция и других видов пресноводных полупроходных рыб после резкого ограничения площади для их нереста, которое произойдет после реконструкции р. Волги в ее дельте, пойдет по пути адаптации их к проведению всего жизненного цикла в Северном Каспии.

Однако уже сейчас можно предвидеть, что это приспособление будет сопровождаться значительным уменьшением численности промысловых стад этих рыб: наблюдения показывают, что часто производители, не на-

ходя привычных условий для нереста, совсем не откладывают икру, и она подвергается жировому перерождению; возможно и повышение гибели особей, неприспособившихся к проведению критических периодов в осолоненной воде (личиночный период и зимовка).

VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальные наблюдения, проведенные в дельте р. Волги, показали следующее.

1. Икра каспийских сазана, воблы и леща может быть успешно оплодотворена в каспийской воде соленостью до 10‰ включительно.

2. Верхним сублетальным пределом солености для эмбриональной стадии этих рыб надо считать 8—10‰, для ранних личиночных стадий 7,5—8‰; оптимальная соленость для развития икры и ранних личиночных стадий до 5‰; для более поздних личиночных стадий и для мальков верхний сублетальный предел солености — выше 15‰.

Полученные данные позволяют говорить о том, что потенциально сазан, вобла и лещ не только во взрослом состоянии, но и на самых ранних стадиях развития способны переносить те солености, которые отмечены для громадного пространства западной части Северного Каспия.

Отсюда можно сделать вывод, что соленость не является препятствием для приспособления полупроходных рыб к размножению в северных областях Каспия.

Имеющиеся в литературе указания на распространение и миграции полупроходных рыб в Каспийском бассейне заставляют признать, что поведение их в природе в известной степени регулируется фактором солености — миграции весной на нерест и осенью на зимовку в дельту и предустьевые области Каспия. Миграции эти являются, очевидно, приспособлением пресноводных полупроходных рыб к перенесению трудных периодов своего существования (критическая стадия личинки и зимовка) в воде пресной — среде, более близкой и привычной для них, чем вода морская, среда — относительно новая для них.

Однако наличие обособленных групп сазана, проводящих весь цикл жизни в Северном Каспии, а также факт существования в Каспии морского судака, близкого родича пресноводного судака, настолько приспособившегося к жизни в море, что он даже избегает опресненных участков, позволяет считать вполне реальной возможность приспособления и других полупроходных пресноводных рыб к проведению всего жизненного цикла в Северном Каспии. Однако ни длительности сроков приспособления, ни степени уменьшения численности промысловых стад рыб при этом приспособлении мы, конечно, предвидеть не можем.

SUMMARY

Experimental observations carried out in the Volga-delta showed that:

1. Eggs of the carp (*Cyprinus carpio* L.), vobla (*Rutilus rutilus caspicus*) and bream (*Abramis brama*) are successfully fertilised in Caspian water with salinities ranging up to 10‰ inclusive.

2. A salinity of 8—10 ‰ must be considered as the upper sublethal limit for embryonal stages of these fishes, and a salinity of 7,5—8 ‰ — for early larval stages; the optimum for the development of eggs and larval stages do not exceed 5‰; the upper sublethal limit for late larval stages is higher, amounting to 15‰.

The data obtained lead to assume that potentially carp, vobla and bream, adults as well as the earliest stages of development, are able to withstand salinities recorded in the waste regions of the western North Caspian sea.

Hence it may be concluded that salinity is no obstacle in the adaptation of semi-migratory fishes to breeding in the northern part of the Caspian sea.

Literary data available on the distribution and migration of semi-migratory fishes of the Caspian basin indicate that the behaviour of these fishes in nature is to a certain extent controlled by the factor of salinity (spring spawning migrations and fall wintering migrations in the delta and near the mouth of the river). These migrations are evidently adaptations enabling the fishes to pass the hard periods of existence (critical larval stage and wintering) in fresh waters, that are a more customary and intimate medium for these freshwater fishes than the sea water which is a relatively new environment.

However the existence of individual groups of carp, which spend all their life-cycle in the North Caspian sea, and that of the marine pike-perch (*Lucioperca marina*, Cuvier), closely related to the fresh water pike-perch and adapted to sea life to such an extent, that it avoids regions with freshened waters, permit to expect that other semi-migratory freshwater fishes may adapt themselves so as to spend their whole life-cycle in the North Caspian. However we cannot predict the time needed for these adaptations, nor the extent of the decrease of the commercial stock of fishes, owing to such an adaptation.

ЛИТЕРАТУРА

1. Голованов Ф. Ф., Распространение полупроходных рыб в Урало-Каспийском районе, «Труды 1-й Всекасп. научн. рыбохоз. конференции», т. I, М., 1935.
 2. Дементьева, Т. Ф., Распределение и миграции воблы в море, «Труды ВНИРО», т. X, 1939.
 3. Идельсон М. С., Сазан. Перспективы и пути рыбн. пром. в Северном Каспии, 1937.
 4. Каргина Е. Д., Распространение молоди частиковых в восточной части Северного Каспия, «Труды 1-й Всекасп. научн. рыбохоз. конференции», т. I, 1935.
 5. Keys A., Adaptation to varying salinity in the common eel. R. Proc. Roy. Soc. XIII, 112, 1933.
 6. Монастырский Г. Н., Вобла Северного Каспия, журн. «Рыбное хозяйство», № 10, 1938.
 7. Олифан В. И., Влияние солености на ранние стадии развития азовских леща, судака и волжской сельди, «Зоологический журнал», т. XIX, вып. 1-й, 1940.
 8. Петров В. В., Некоторые данные о промысле сазана в Азербайджане в связи с изучением его запасов, «Бюллетень Всекасп. научн. рыбохоз. экспедиции» № 3—4, 1932.
 9. Smith H., Water regulation and its evolution in the fishes. Quart. Rev. Biology, X, 1936.
 10. Чугунова Н. И., Морской судак, «Бюллетень Всекасп. научн. рыбохоз. экспедиции», № 5—6, Баку.
-