

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

Канд. биол. наук К. А. ЗЕМСКАЯ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

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

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

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

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ЛЕЩА

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РОСТ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Закономерности роста

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

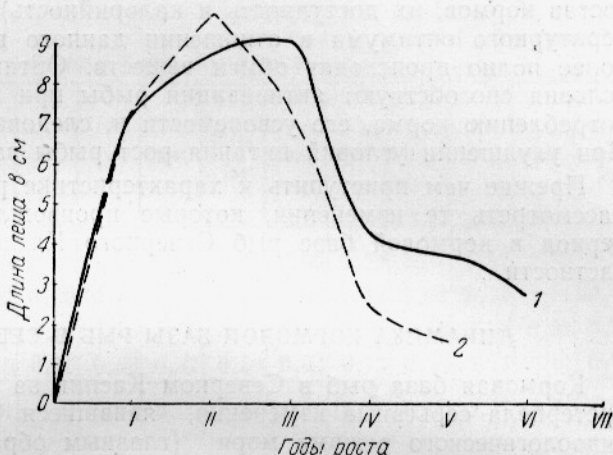


Рис. 1. Рост леща Волго-Каспийского района (средний размер возрастных групп) по данным: 1—Терещенко; 2—Дементьевой.

Таблица 1
Характеристика роста леща в различных водоемах¹

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

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

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

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

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

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

ДИНАМИКА КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 2
Биомасса бентоса Северного Каспия в г/м²*

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

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

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

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

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

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

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

Пищевая обеспеченность леща в Северном Каспии

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 3

Биомасса кормового бентоса леща в г/м² *

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РОСТ ЛЕЩА В СЕВЕРНОМ КАСПИИ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

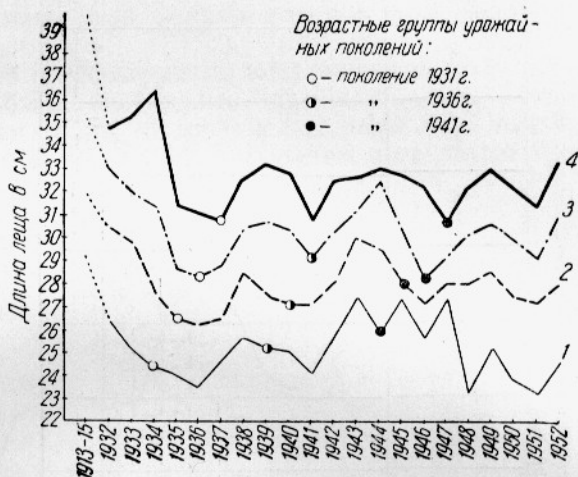


Рис. 2. Колебания средних размеров возрастных групп леща:
 1—трехгодовик; 2—четырёхгодовик; 3—пятигодовик; 4—шестигодовик.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

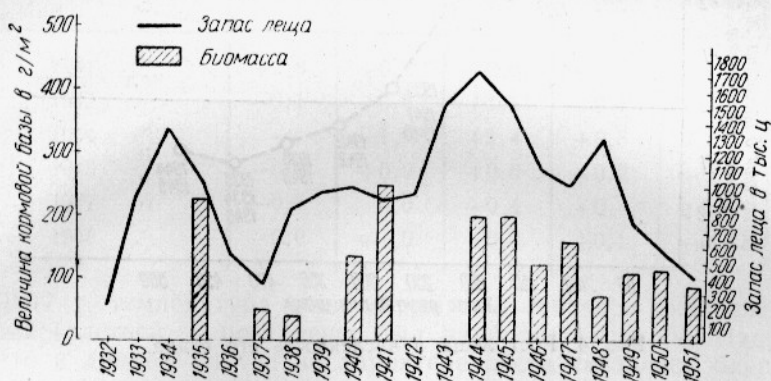


Рис. 3. Запас леща и биомасса кормового бентоса.

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

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

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

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

Для выяснения взаимосвязи между ростом леща и величиной его

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

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

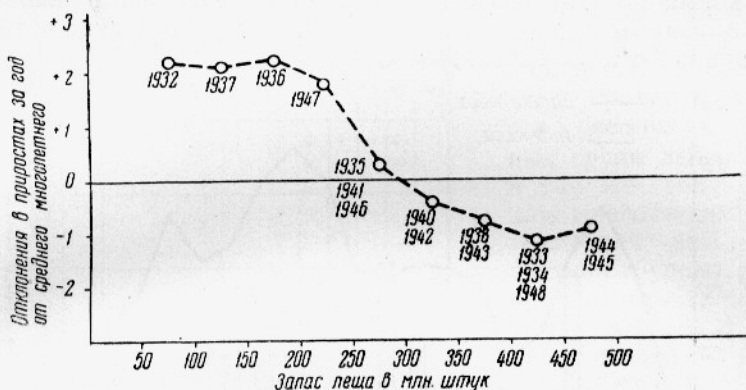


Рис. 4. Рост леща и численность его стада.

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

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

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

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

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

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

Таблица 5

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

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

Продолжение

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

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

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

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

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

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

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

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

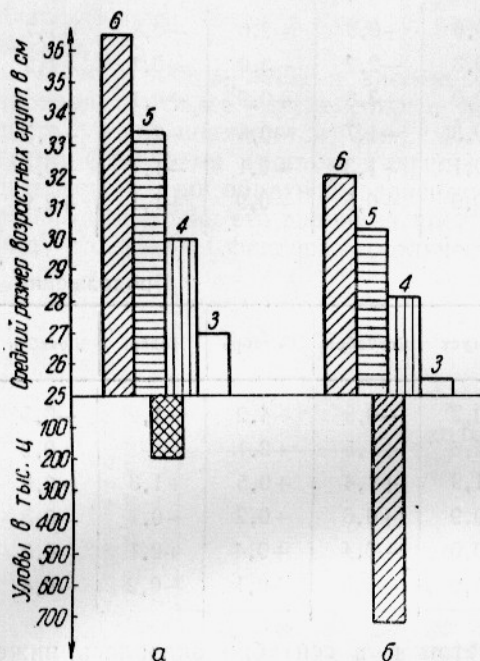


Рис. 5. Уловы и рост леща в период малой и наибольшей численности стада: а—1917—1932 гг.; б—1943—1952 гг.

Созревание поколений леща в связи с изменением темпа роста

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

Для нерестовой популяции леща характерно:

1) созревание поколения на протяжении нескольких лет;

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

3) многократная повторяемость нереста.

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

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

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

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

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

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

Таблица 6

Темп созревания поколений (процент впервые нерестующих)

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

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

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

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

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

Таблица 7

Соотношение в пробах созревших и незрелых лещей в %

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

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

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

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

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

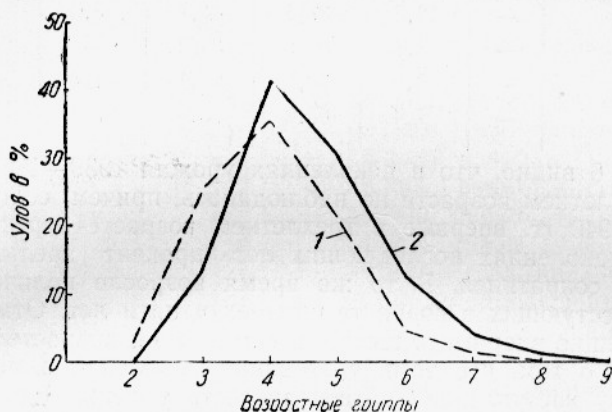


Рис. 6. Процентное соотношение возрастных групп в уловах:
1—1932—1941 гг.; 2—1942—1951 гг.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Таблица 9

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ВЫВОДЫ

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

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

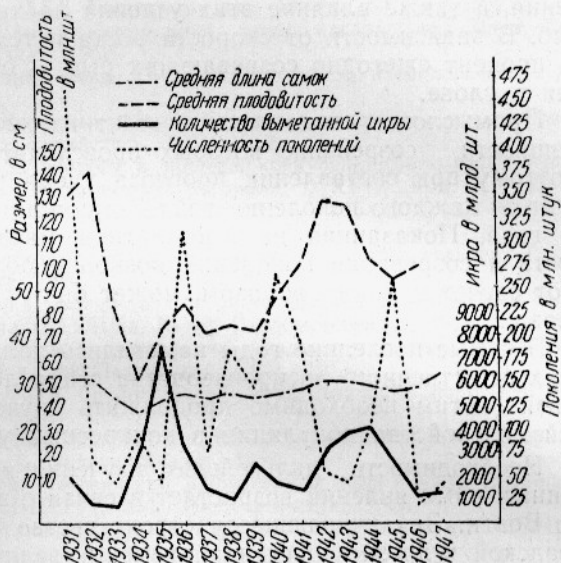


Рис. 7. Количество выметанной икры и численность поколений.

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

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

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

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

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

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

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

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

K. A. ZEMSKAYA

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

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