

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ВЫЖИВАНИЕ ЛИЧИНОК САЛАКИ

Л. Н. ЛИСИВНЕНКО

В рыбном промысле Балтийского моря салака занимает одно из первых мест, поэтому выяснение причин, определяющих колебания ее численности, имеет первостепенное значение.

По своим биологическим особенностям салака является видом, приспособившимся к размножению в прибрежной зоне, где условия среды очень изменчивы. Необходимо выяснить, что определяет ее выживание на ранних стадиях развития.

Ввиду того, что вопрос о выживании салаки во время эмбрионального развития подробно рассмотрен в работах Л. А. Раннак [12] и М. Тоом [14], перед нами стояла задача детально изучить биологию ее личиночных стадий. В данной работе главное внимание обращено на обеспеченность личинок пищей, особенно при переходе их на активное питание.

МЕТОДИКА НАБЛЮДЕНИЙ

Наблюдения за весенненерестующей салакой проводили в Пярнуской бухте в течение 4 лет (с 1953 по 1956 г.), и у восточного берега Рижского залива (район Салацгрива) в течение 3 лет (с 1955 по 1957 г.). Для уточнения мест нереста салаки и распределения ее личинок был собран большой материал (свыше 800 проб) на 60 станциях. Кроме того, для выяснения и уточнения характера питания салаки и ее личинок было собрано и обработано 570 проб зоопланктона. Одновременно проводили постоянные наблюдения за температурным режимом и соленостью на местах нереста салаки и местах распределения ее личинок. Для сбора материала, помимо стандартных орудий лова, были впервые применены орудия новой конструкции: для сбора икры салаки на субстрате — трал с пилами, а для лова личинок и мальков — специально сконструированный мальковый трал.

ВЫЖИВАНИЕ САЛАКИ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Непосредственные наблюдения на нерестилищах за состоянием и условиями размножения весенненерестующей салаки вдоль западного и восточного берегов Рижского залива показали, что живые икринки составляют не менее 98% [6]. Такой же высокий процент живых икринок наблюдал М. Тоом [14] на нерестилищах салаки в северной части Рижского залива. При инкубации искусственно оплодотворенной икры количество выклюнувшихся эмбрионов достигало 70—80%.

Следовательно, во время эмбрионального развития (т. е. на стадии икринки) салака почти не погибает. Гибель происходит после выклева предличинок и при переходе личинок на активное питание. На гибель ли-

чинок в этот период указывает Котгаус [18]. Л. А. Раннак [13] пришла к выводу, что основной причиной, обуславливающей колебания мощности отдельных поколений салаки, являются условия размножения и выживания молоди на ранних стадиях развития.

Известно, что у других рыб (например, у трески) поколение в основном гибнет на стадии икринки [17, 19]. Кендлер [19] показал, что треска выметывает икру на больших глубинах и что икра развивается только в нижних слоях воды, где соленость бывает не менее 10—11‰. В последующие годы наблюдения Грауман [2] подтвердили эти данные. Дементьева [17] указывает, что в отдельные периоды (1934—1937, 1940—1942, 1947—1949, 1952—1953 гг.), когда приток в Балтийское море североморских вод через проливы усиливался, что обуславливало повышение солености во впадинах, площадь нерестилищ трески увеличивалась. В связи с этим улучшалась аэрация придонных слоев и увеличивалась урожайность трески в течение 1—2 лет после каждого такого периода. В последующие годы, с прекращением этого процесса, количество кислорода на нерестилищах уменьшается и наступает неблагоприятный для воспроизводства трески период. Это обстоятельство указывает на то, что для трески решающим фактором является развитие и выживание икринок.

ВЫЖИВАНИЕ САЛАКИ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

В ранее опубликованной работе [6] мы указывали, что жизнь личинок салаки, особенно на первых этапах развития, в том числе и на самом критическом — при переходе личинок на активное питание, — проходит в зоне расположения ее нерестилищ, то есть в прибрежных районах Рижского залива и в Пярнуской бухте. В эти же районы ранней весной с больших глубин подходят личинки осенненерестующей и мальки весенненерестующей салаки. Продолжительность пребывания их в прибрежной зоне — от 1 до 2 месяцев, в зависимости от скорости прогревания воды. При повышении температуры воды до 16—20° молодь салаки уходит в более глубокие места.

В связи с этим при изучении биологии личинок и мальков салаки особое внимание было уделено основным факторам среды в зоне их обитания, то есть у берегов Рижского залива и в заливе Пярну. На основании имеющихся данных считаем, что главным из этих факторов является численность зоопланктона как показатель величины кормовой базы в период выклева личинок салаки. Плотность и состав зоопланктона

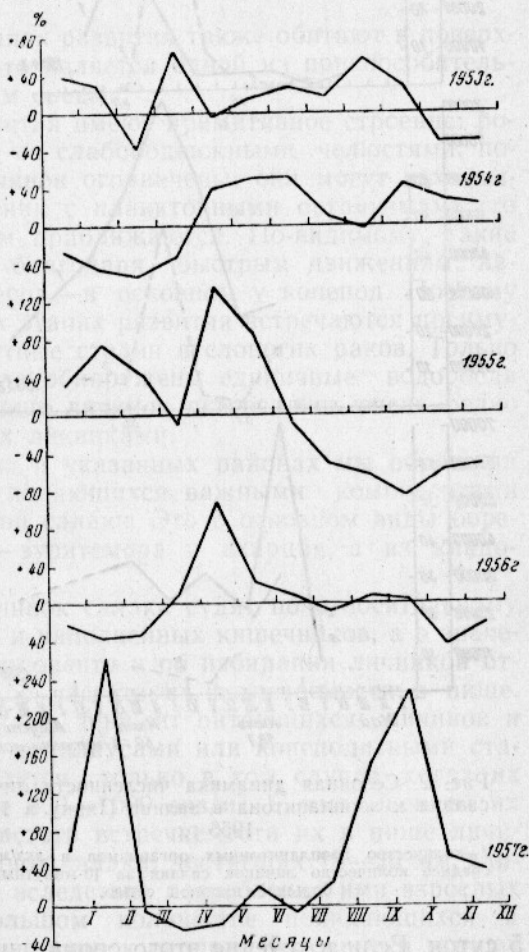


Рис. 1. Отклонение стока реки Даугавы от нормы в 1953—1956 гг. по месяцам (в ‰).

определяют их выживание и обуславливают ежегодные колебания численности популяций личинок салаки. Известно, что количество кормового планктона определяется временем и количеством поступающих в водоем со стоком рек биогенных соединений, а также, возможно, восстановлением их из отдельных организмов. При этом очень важное значение имеет температура и интенсивность перемешивания вод [5, 7, 9, 11, 15].

В прибрежной зоне Рижского залива и в Пярнуской бухте численность зоопланктона более высокая, чем в Рижском заливе в целом. Это объясняется тем, что воды континентального стока поступают прежде всего в эти зоны и вследствие их мелководья весной здесь быстрее, чем на больших глубинах, происходит прогревание и перемешивание вод, что и обуславливает раннее увеличение биомассы фито- и зоопланктона. По нашим наблюдениям, весь процесс — от поступления в водоем биогенных элементов с речным стоком до интенсивного развития зоопланктона — длится около 2—3 месяцев. Мы в течение 5 лет наблюдали полную корреляцию между величиной речного стока весной и численностью зоопланктона в период выклева (июнь—июль) личинок салаки (рис. 1 и 2).

УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК

Экспериментальные данные показали, что личинки салаки после расасывания желточного мешка могут существовать без пищи всего 4—

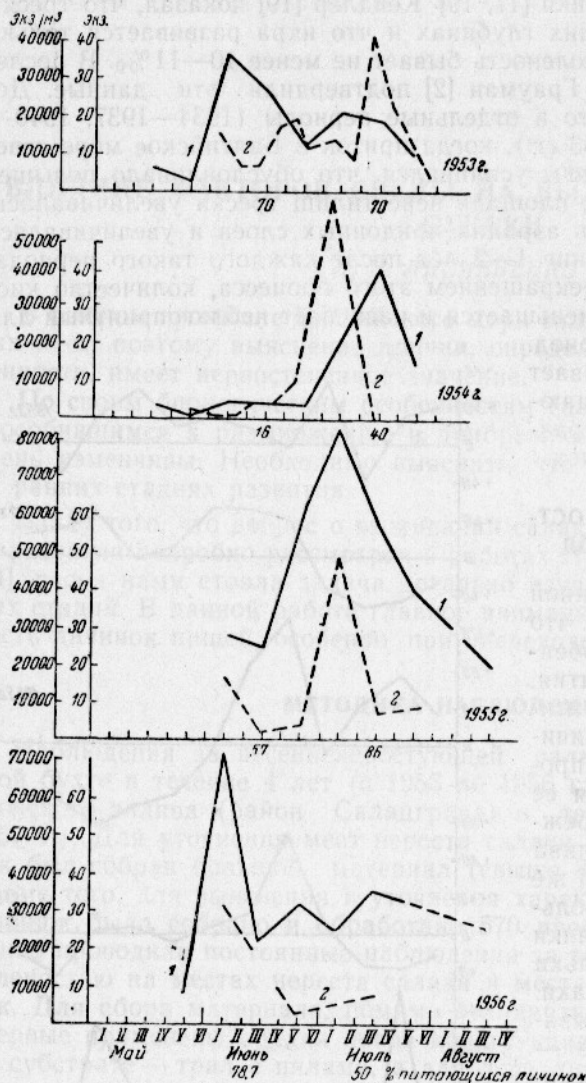


Рис. 2. Сезонная динамика численности личинок салаки и зоопланктона в заливе Пярну в 1953—1956 г.:

1—количество зоопланктонных организмов в экз./м³; 2—среднее количество личинок салаки за 10-минутный лов большой икорной сетью.

5 суток. Если в течение этого срока они не начнут питаться из-за отсутствия соответствующей пищи, то они погибнут. Однако удовлетворить эту важнейшую жизненную потребность личинки салаки могут, видимо, не каждый год в одинаковой степени. Это зависит как от наличия в районе выклева личинок достаточного количества планктонных организмов соответствующей величины, так и от совпадения сроков интенсивного развития кормового планктона со сроками выклева личинок салаки, а также от биологического состояния последних.

Весной, в период размножения зоопланктона (копепод), численность его, особенно науплиальных и копеподитных стадий, в поверхностных слоях воды (0—10 м) выше, чем в более глубоких. Такое распределение зоопланктона наблюдается не только над большими глубинами, но и в прибрежной зоне Рижского залива.

Ниже приведена численность науплиальных и копеподитных стадий веслоногих раков у восточного берега Рижского залива в 1956 г. на 1 м³.

Численность науплиальных и копеподитных стадий веслоногих раков на 1 м³ по датам лова

Горизонты в м	24/V	4/VI	26/VI	3/VII	13/VII	13/VIII	24/VIII
10—0	3578	10234	3494	14500	8900	50200	33300
20—17—10	2620	3041	1326	16468	3375	2400	12200

В. М. Боднек [1] указывает, что весной (апрель, май) в Рижском заливе в период размножения веслоногих раков основная биомасса планктона была сосредоточена в верхнем 10-метровом слое и не изменялась ни днем, ни ночью.

Личинки салаки на первых этапах развития также обитают в поверхностных слоях воды. Очевидно, это является одной из приспособительных особенностей вида к условиям среды.

Личинки салаки в начале развития имеют примитивное строение: ротовое отверстие у них небольшое со слабоподвижными челюстями, поэтому поисковые способности личинок ограничены; они могут захватывать пищу только при столкновении с планктонными организмами, то есть когда последние сами к ним приближаются. По-видимому, такие столкновения происходят только благодаря быстрым движениям, наблюдаемым у некоторых планктеров — в основном у копепод. Поэтому в пище личинок салаки на первых этапах развития встречаются преимущественно науплиусы и копеподитные стадии веслоногих раков. Только в редких случаях в их пище были обнаружены единичные водоросли (афанизоменон). Инфузории в пище личинок встречались очень редко ввиду быстрого переваривания их личинками.

При исследовании зоопланктона в указанных районах мы обращали внимание на численность видов, являющихся важными компонентами пищи личинок, мальков и взрослой салаки. Это в основном виды бореального комплекса (из копепод — эуритемора и акарция, а из кладоцер — босмина).

Об интенсивности питания личинок салаки судят по относительному количеству (в процентах) пустых и наполненных кишечника, а о значении в питании того или иного компонента и об избирании личинкой отдельных пищевых организмов — по частоте их встречаемости в пище. Средняя интенсивность питания (т. е. процент питающихся личинок и частота встречаемости около 50) науплиусами или копеподитными стадиями веслоногих раков наблюдается только в том случае, когда их численность в планктоне не ниже 800—1000 экз/м³. С уменьшением их численности до 150—50 экз/м³ частота встречаемости их в пище личинок не превышает 10—20. У личинок салаки, достигших 18—20 мм длины, рацион питания расширяется вследствие потребления ими взрослых форм копепод и кладоцер, в большом количестве появляющихся в планктоне к моменту подрастания личинок салаки. Коловратки в пище подросших личинок встречаются очень редко.

Наблюдая ежегодные колебания количества выживших личинок салаки и изменения численности ее популяций, мы считаем, что колебания численности салаки тесно связаны с колебаниями численности зоопланктона. Следует отметить, что в планктоне Рижского залива значительное место занимает многочисленная группа коловраток, максимум размножения которых совпадает с началом прогревания прибрежных

Таблица 1

Организмы	Количество мелких планктонных организмов в заливе Пярну в 1 м³							
	май				июнь			
	1953	1954	1955	1956	1953	1954	1955	1956
Веслоногие раки	2922	2488	—	6240	14381	4613	10789	26510
Копеподитные, стадии, науп- лиусы	1241	737	—	1713	4964	759	21769	18118
Итого	4163	3225	—	7953	19345	5372	32558	44728
Коловратки	778	607	—	1441	27929	14238	12014	82938
Всего	4941	3832	—	9394	47274	19610	44572	127666

Продолжение

Организмы	Количество мелких планктонных организмов в заливе Пярну в 1 м³					
	июль				август	
	1953	1954	1955	1956	1955	1956
Веслоногие раки	10295	10512	23150	18253	7785	15933
Копеподитные стадии, науп- лиусы	4165	1424	18936	18814	5205	6433
Итого	14460	11936	42086	37072	12990	22366
Коловратки	8728	3547	35188	80005	12660	9600
Всего	23188	15489	77274	117077	25650*	31966

* Данные двух станций.

Таблица 2

Год	Организмы	Среднее количество планктонных организмов (в м³) в прибрежной зоне Рижского залива на глубине 10 м по месяцам и декадам				
		май		июнь		
		II	III	I	II	III
1955	Веслоногие раки (науплиусы и копеподитные стадии)	30 320	6770	2283	1259	9665
	Коловратки	574	110	1101	548	4173
1956	Веслоногие раки (науплиусы и копеподитные стадии)	—	3228	3 946	8 397	4 649
	Коловратки	—	565	17 467	11 216	59 154

Год	Организмы	Среднее количество планктонных организмов (в м ³) в прибрежной зоне Рижского залива на глубине 10 м по месяцам и декадам					
		июль			август		
		I	II	III	I	II	III
1955	Веслоногие раки (науплиусы и копеподитные стадии)	26 961	43 143	27 310	26 262	2 420	52 233
	Коловратки	202 200	135 455	33 894	4 968	2 419	2 519
1956	Веслоногие раки (науплиусы и копеподитные стадии)	19 810	9 296	—	24 390	23 500	40 170
	Коловратки	42 502	4 871	—	133 480	21 500	10 012

вод и часто наблюдается раньше максимального размножения копепод (табл. 1). Однако и в период выклева личинок салаки (июнь, июль), хотя численность коловраток была в 5—10 раз выше численности копепод особенно в районе Салацгрива в 1956 г. (табл. 2), они в пище личинок салаки не встречаются потому, что характер их движения совершенно иной — винтообразный, плавный [4].

ВЛИЯНИЕ ДРУГИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ВЫЖИВАНИЕ ЛИЧИНОК

Личинки салаки обитают в поверхностных слоях воды, где они прежде всего испытывают влияние температуры. От степени прогревания прибрежных вод зависит скорость выклева личинок, их рост и развитие, а также интенсивность развития зоопланктона. Немаловажное значение в период выклева личинок салаки имеет и продолжительность освещенности водоема солнцем. При достаточном солнечном освещении, вследствие хорошо выраженной у предличинок положительной реакции на свет, они быстрее поднимаются в поверхностные слои воды. Здесь им обеспечены более благоприятные условия питания, так как чем продолжительнее солнечное освещение, тем интенсивнее развивается фито- и зоопланктон.

Личинки салаки, по нашим и литературным данным [16], ночью не питаются.

В лунные ночи в заливе Пярну и в прибрежной зоне в Рижском заливе (район Салацгрива) в поверхностных слоях воды (над нерестилищами) вылавливали за один 10-минутный горизонтальный лов большой ихтиопланктонной сеткой до 1000 предличинок и личинок салаки. В темные ночи предличинки и личинки рассеиваются в толще воды на глубинах до 5—10 м.

Течения и ветры являются положительными факторами, способствующими более быстрому распределению личинок салаки в горизонтальном направлении, благодаря чему между ними уменьшается конкуренция из-за пищи. Однако сильные ветры, вызывая волнение, увеличивают гибель личинок от чисто механических повреждений.

В то же время М. Тоом [14] указывает, что эмбрионы салаки лучше выживают при ветреной погоде. При безветренной, теплой погоде в период нереста салаки наблюдается дефицит кислорода. В связи с этим эмбрионы порывистыми движениями легко разрывают тонкую оболочку

икринки и происходит преждевременный выклев. Л. А. Раняк [12, 13] отмечает, что преждевременно выклюнувшиеся личинки менее жизнеспособны по сравнению с нормально выклюнувшимися.

Существенное значение имеет также растянутость нереста салаки. Чем длительнее нерест, тем продолжительнее период выклева личинок и вероятнее выход большего по численности поколения, так как при растянутом нересте уменьшается конкуренция из-за пищи. Кроме того, слабый выклев личинок вследствие неблагоприятных условий в течение одного периода выклева может быть компенсирован более высокой их численностью в течение следующего периода, протекающего уже при лучших условиях.

УСЛОВИЯ ВЫЖИВАНИЯ ЛИЧИНОК САЛАКИ В РАЗНЫЕ ГОДЫ

К изложенным выше общим положениям о влиянии условий среды на развитие и выживание личинок салаки мы пришли на основании наблюдений, проведенных в течение нескольких лет (с 1953 по 1957 г.). Ниже мы приводим конкретный материал за каждый год по районам.

В заливе Пярну в 1953 г. весна началась в мае и по сроку наступления являлась средней по сравнению с другими годами. Высокий паводок рек в сочетании с благоприятной температурой (табл. 3 и 4) в весенне-летний период (май, июнь, июль) обеспечил в Пярнуском заливе продолжительное и интенсивное размножение зоопланктона с мая по июль (с двумя всплесками — в июне и июле).

Таблица 3

Месяцы	Отклонение от нормы стока реки Даугавы в % по годам				
	1953	1954	1955	1956	1957
Январь	+40	-26	+34	-20	+60
Февраль	+31,2	-45	+76	-35	+26,1
Март	+38,8	-53	+45	-31	-4,9
Апрель	+66	-29	-7	+13	-22,9
Май	-5	+40	+136	+108	-15,2
Июнь	+16	+50	+86	+23	+21,9
Июль	+27,4	+52	-6	+10	-8,8
Август	+19,5	+13	-50	-5	+30,5
Сентябрь	+56	0	-61	+9	+156
Октябрь	+27	+44	-85	+5	+235
Ноябрь	-30,6	+29	-56	-40	+52,8
Декабрь	-29	+24	-50	-20	+4,1

В течение всего времени средняя численность зоопланктона была не ниже 20—35 тыс. экз/м³ (табл. 5). Численность науплиусов также была высокая — 3—4 тыс. экз/м³. (табл. 5).

Нерест салаки в 1953 г. начался в первых числах мая, однако ввиду того, что у салаки период инкубации в зависимости от температуры воды может быть более или менее продолжительным (до 20 суток), предличинки и личинки появились в уловах лишь в начале июня, но затем их ловили в течение всего июня и июля, причем в начале июля интенсивность выклева усилилась (табл. 6).

Таблица 4

Средняя температура воды в заливе Пярну
по месяцам и декадам

Годы										
	май			июнь			июль			август
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I
1953	4,5	6,8	10,5	13,8	13,0	15,9	16,4	17,7	—	—
1954	8,0	8,3	10,9	10,7	14,9	16,7	17,6	18,4	18,4	—
1955	—	—	—	9,3	11,8	14,6	17,5	15,0	13,9	19,2
1956	—	—	8,0	16,5	18,0	16,0	13,5	—	—	—

Таблица 5

Средняя численность зоопланктона в экз/м³

Годы										
	май			июнь			июль			август
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I II
1953	1189	4264	3806	36148	27421	12067	21837	19428	8740	— —
1954	2877	4628	1598	5417	4678	4684	21055	41714	14376	— 25590
1955	—	—	—	28265	25636	58908	83791	58700	40005	— 21810
1956	—	—	9434	73435	24200	32368	26268	36424	—	— 25933

Таблица 6

Среднее количество личинок весеннерестующей салаки
(за 10 минут лова большой ихтиопланктонной сетью)
по месяцам и пятидневкам

Годы													
	май	июнь						июль					
	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
1953	—	15	8	8	17	20	13	13	9	41	24	—	3
1954	3	1	1	5	5	10	—	128	60	1,5	1,5	—	—
1955	—	18	—	2	—	3,5	—	48	—	7	—	9	—
1956	—	100*	—	—	—	—	—	0	—	8	—	—	—

* За один улов.

Растянутый период выклева предличинок салаки является благоприятным условием для их выживания, особенно если он совпадает с периодом повышенной продуктивности зоопланктона (см. рис. 2). Кроме того, в 1953 г. продолжительность солнечного освещения была выше нормы, поэтому в течение периода выклева наблюдалась высокая биомасса кормовых организмов и личинки салаки были хорошо обеспечены пищей, что в сочетании с благоприятной температурой положительно сказалось на их выживании. В мае и июне личинки салаки интенсивно питались.

Позднейшие ихтиологические исследования показали, что поколение 1953 г. было урожайным, особенно в сравнении с двумя неурожайными

поколениями смежных лет: 1952 и 1954 гг. Л. А. Раннак [12] указывает, что в 1955 г. в период нереста уловы салаки в Рижском и Финском заливах состояли преимущественно из двух-четырёхгодовиков. Среди них явно выделялись два урожайных поколения — 1951 г. в возрасте 4 лет и 1953 г. в возрасте 2 лет. Неурожайные поколения — 1952 г. в возрасте 3 лет и 1950 г. в возрасте 5 лет были слабо представлены в уловах как в открытом море, так и в заливах. В табл. 7 приводятся данные о возрастном составе салаки в северной части Рижского залива и у его восточного берега (данные Л. А. Раннак).

Таблица 7

Район лова	Распределение салаки по возрастным группам в 1955 г. в %								n
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Виртсу	0,3	39,0	23,5	26,2	6,8	2,3	0,9	1,0	1097
Залив Пярну	0,1	51,1	17,0	27,9	3,0	0,8	0,1	—	767

Однако конец лета и осень 1953 г., а также зима 1953—1954 г. были холодными, что не способствовало росту и зимовке молоди салаки. Поэтому мальки салаки этого урожайного поколения, мигрировавшие весной 1954 г. в залив Пярну, были некрупными ($M=64,2-64,7$ мм) (табл. 8).

Таблица 8

Район	Средняя длина мальков в мм по годам			
	1954	1955	1956	1957
Залив Пярну	64,2—64,7	53,0	—	—
Салацгрива	—	56,8	71—74,5	60,0

В 1954 г. весна была холодная и поздняя. Малый сток рек зимой 1953/54 г. (см. табл. 3), преобладание сильных ветров северных направлений в течение всего года сказались отрицательно на всех биологических процессах. В мае и июне 1954 г. размножения зоопланктона почти не наблюдалось. Интенсивное размножение планктонных организмов началось лишь в середине июля (когда общая их численность достигла 40 000 экз/м³), но продолжалось очень недолго; к концу июля численность планктона сильно уменьшилась. Наибольшая численность науплиусов была в середине июля — 1—2 тыс. экз/м³; в остальное время — 250—500 экз/м³.

Ввиду неблагоприятных гидрометеорологических условий весной 1954 г. воды в заливе прогревались медленно. В этих условиях, по И. И. Николаеву [7, 8], салака созревает раньше и нерест ее происходит при более низкой, чем обычно, температуре. Так было в годы с очень поздней весной — 1951, 1952 и 1954 гг. Выклев предличинок салаки вследствие ее раннего нереста наступил прежде периода интенсивного размножения зоопланктона и продолжался очень короткое время. Вследствие недостатка корма интенсивность питания личинок салаки в июне была ничтожна (16% питающихся), увеличилась она только в июле в связи с повышением численности зоопланктона (46% питающихся).

Относительно непродолжительный период выклева личинок салаки, несовпадение его с периодом интенсивного размножения планктона, низ-

кая температура воды, недостаток солнечного света, частые штормы — все это неблагоприятно сказалось на выживании личинок салаки и, по видимому, явилось основной причиной малочисленности поколения весеннерестующей салаки в 1954 г. Это поколение в двухгодовом возрасте вступило в промысел и составило, по данным М. Н. Лишева, всего 16% промыслового стада.

Если бы нерест салаки в 1954 г. был более растянут, малая численность личинок, выживших от одной популяции, компенсировалась бы, возможно, более высокой численностью личинок следующей популяции, попавшей в более благоприятные условия, и поколение могло быть более сильным. Рост поколения 1954 г. в течение холодного лета и непродолжительной холодной осени этого года был плохой. Наступившая зима 1954/55 г. была холодной и продолжительной, весна в 1955 г. была поздняя. Воды мелководной прибрежной зоны и бухт Рижского залива прогревались до 11—12° лишь во второй половине июня. В это время молодь весенней салаки поколения 1954 г. входила в залив Пярну и в прибрежную зону Рижского залива, имея относительно небольшие размеры ($M=53$ мм), свидетельствующие о неблагоприятных условиях роста в предшествующий период (табл. 8).

В 1955 г., несмотря на позднюю весну, лето было теплое, и большой сток рек в течение продолжительного времени (май—июнь) обеспечил высокую численность зоопланктона (30—80 тыс. экз/м³). Выклев предличинок весеннерестующей салаки в заливе Пярну начался в первых числах июня и в течение месяца проходил не интенсивно. За это время выклюнулось не более 15—20% общего числа предличинок, выклюнувшихся в течение весны. Массовый выклев наблюдался в июле и совпал с периодом интенсивного размножения зоопланктона.

Подобное совпадение периода выклева личинок салаки с периодом интенсивного размножения зоопланктона было отмечено и у восточного берега Рижского залива (район Салацгрива) весной этого года. Вследствие интенсивного размножения зоопланктона количество питающихся личинок в заливе Пярну в июне достигало 57%, а в июле было наибольшим из всех предшествующих лет — 86%. Продолжительность солнечного освещения во время выклева личинок салаки была выше нормы — 120%. В результате сочетания благоприятных факторов поколение весеннерестующей салаки 1955 г. было очень урожайным. Теплое лето, продолжительная и теплая осень способствовали его хорошему росту. Поэтому молодь весеннерестующей салаки урожая 1955 г., будучи упитанной и окрепшей, легко пережила суровую зиму 1955/56 г.

В конце мая, в июне и в первой половине июля 1956 г. эта молодь в очень большом количестве подходила к восточному побережью Рижского залива. Она имела довольно крупные размеры ($M=71-74,5$ мм). Молодь питалась лимнокалянусом и мизидами. Индексы наполнения ее кишечника были от 0,7 до 46 (средний индекс — 21). Комплекс этих холодолюбивых форм (лимнокалянус и мизиды), как указывают Николаев и Криевс [10], увеличивается после суровых зим (1956 г.).

В Рижском заливе урожайное поколение весеннерестующей салаки 1955 г. по численности выделялось среди других поколений. В 1957 г. в двухгодовом возрасте это поколение составляло большой процент в уловах ставных неводов (табл. 9, данные Лишева).

В 1956 г. после суровой и длительной зимы весна была поздняя. Сток рек в начале года был немного ниже нормы. Непродолжительное потепление, наступившее в конце мая — начале июня, благоприятно сказалось на размножении зоопланктона. Численность науплиусов в этот период достигала 5—6 тыс. экз/м³. Во второй половине июня и в течение июля держалась прохладная погода с частыми штормами, способствующими периодическому подтоку холодных вод с очень малым количеством зоо-

Таблица 9

Годы	Процентное соотношение салаки в уловах ставных неводов по возрастным группам						
	1	2	3	4	5	6	7
1952	—	22	41	20	8	6	3
1953	1	31	35	25	6	2	—
1954	—	13	60	22	3	2	—
1955	2	19	43	28	4	3	1
1956	5	16	42	25	9	3	—
1957	2	33	38	15	7	4	1

планктона. Таким образом, относительно низкая температура воды отрицательно сказалась на размножении зоопланктона. Численность зоопланктона не превышала 25—35 тыс. экз/м³.

Начало выклева предличинок салаки в 1956 г. совпало с первым потеплением и с периодом увеличения численности зоопланктона. Основной выклев предличинок салаки в заливе Пярну продолжался вторую половину июня и первую половину июля, когда численность зоопланктона и интенсивность питания личинок салаки вначале была высокой — 78% питающихся личинок, а затем уменьшилась до 60%.

Численность личинок салаки в 1956 г. была в 2 раза меньше, чем в 1955 г. Это говорит о том, что поколение 1956 г. является менее урожайным, чем поколение 1955 г. Численность молоди весеннерестующей салаки рождения 1956 г. в прибрежной зоне восточной части Рижского залива весной 1957 г. была значительно ниже, чем численность молоди поколения 1955 г., наблюдавшаяся весной 1956 г.

Весной 1957 г. молодь весеннерестующей салаки рождения 1956 г. имела длину 56—57 мм, что указывает на средний темп ее роста [11].

Численность личинок весенней салаки и условия среды у восточного берега Рижского залива (район Салацгрива) в 1955—1957 гг. приведены в табл. 10.

Как видно из табл. 10 в первом квартале 1955 г. сток рек был выше среднего (на 53% выше нормы). Относительно тихая теплая погода во время выклева личинок салаки способствовала прогреву воды (до 17°) у побережья восточной части Рижского залива. Продолжительным был и период солнечной освещенности (на 20% выше нормы). Благоприятные условия среды способствовали увеличению численности мелкого кормового зоопланктона, достигшей во время выклева личинок 24 тыс. экз/м³*. Таким образом, личинки в период выклева были хорошо обеспечены кормом (50% питающихся личинок).

Нерест салаки происходил с начала июня до начала августа, что при высокой численности мелкого кормового зоопланктона в данный период являлось благоприятным условием для выживания богатого поколения салаки.

При таких условиях поколение весеннерестующей салаки 1955 г. было урожайным. Среднее количество личинок за один улов большой ихтиопланктонной сеткой приведено в таблице 10. Данные по урожай-

* В течение 3 последних лет в районе Салацгрива учитывали только мелкий кормовой зоопланктон (копеподитные стадии веслоногих раков и их науплиусы), то есть те формы, которыми преимущественно питаются личинки салаки в период перехода их на активное питание.

Таблица 10

Показатели	Годы		
	1955	1956	1957
Среднее количество личинок (за 10 минут лова сетью)	22,7	6,6	13,7
Количество питающихся личинок в %	50	40	46
Продолжительность выклева (в декадах) . . .	7 (с I декады июня по I декаду августа)	3 (с III декады июня по II декаду июля)	4 (с II декады июня по II декаду июля)
Средняя численность мелкого зоопланктона в экз/м³	24,232	7,712	11,840
Продолжительность солнечной освещенности в % от нормы в период выклева	120,6 (VI-VII-VIII)	93,9 (VI-VII)	99,1 (VI-VII)
Средняя температура в период выклева) на глуб. 10 и 20 м).	17° (VI-VII-VIII)	13,8° (VI-VII)	14,1° (VI-VII)
Сток р. Даугавы в квартале (отклонение от нормы в %)	+53	-1,2	+57

ности поколения салаки 1955 г. рождения подтверждаются уловами ставных неводов и тралов (данные М. Н. Лишева) в 1957 г. (табл. 11).

Таблица 11

Годы	Процентное соотношение салаки в траловых уловах по возрастным группам*			
	2	3	4	5 и старше
1954	21	37	29	13
1955	42	39	16	3
1956	41	42	15	2
1957	52	39	8	1

* Данные по годовикам не приведены,

Однако в 1958 г. численность этого поколения заметно снизилась вследствие значительного вылова тралями двухгодовиков.

В 1956 г., как видно из табл. 10, условия среды, по сравнению с 1955 г., были неблагоприятными для выживания личинок салаки. Речной сток в начале года был ниже нормы. Средняя температура воды в прибрежной зоне в период выклева личинок салаки не превышала 13,8°. Продолжительность солнечной освещенности была также ниже нормы — 93,3%. Указанные неблагоприятные условия среды обусловили неболь-

шую численность мелкого зоопланктона — 7700 экз/м³. Выклев личинок продолжался всего лишь 3 декады (с конца июня до середины июля) при указанной небольшой плотности мелкого зоопланктона. Соответственно до 40% уменьшилась средняя интенсивность питания личинок, в результате чего поколение салаки 1956 г. оказалось малочисленным. Среднее количество личинок за один 10-минутный лов большой ихтиопланктонной сетью составляло 6,6.

В начале 1957 г. речной сток был повышенным (+57%). Средняя температура прибрежных вод была 14,1°, а длительность периода солнечной освещенности — близкой к норме. Средняя численность мелкого кормового зоопланктона составляла около 11 тыс. экз/м³ (см. табл. 10).

В этих условиях поколение весеннерестующей салаки 1957 г. рождения было средним по численности; об этом свидетельствует среднее количество личинок за один лов большой ихтиопланктонной сетью, не превышающее 13,7 экземпляров. Интенсивность питания личинок была также средняя — 46%.

Гидрометеорологические условия (температура, сток рек, продолжительность солнечной освещенности), а также условия питания — это еще не все факторы, обуславливающие успешность естественного воспроизводства салаки. Имеются и другие факторы, оказывающие отрицательное действие на личинок салаки — характер течений на нерестилищах, зараженность личинок паразитами и т. п., но они имеют местное значение. Так, например, в 1954 г. вследствие неблагоприятных условий выживания личинок поколение весеннерестующей салаки в заливе Пярну было очень малочисленным и слабым, чем, по-видимому, и объяснялась относительно большая зараженность (до 7,9%) личинок ленточным червем — *Protocephalus* sp.

Большое влияние на выживание личинок оказывают хищники. Так, в 1953 г. был высокий урожай хищных рыб (судака, окуня), вследствие чего в 1954 г. Пярнуский залив был плотно заселен молодью этих рыб. При исследовании некоторых проб, взятых из ставных неводов, оказалось, что 50% молоди судака питалось личинками салаки, а желудки молоди окуня были очень плотно набиты икрой салаки. В районе Салац-грива икру салаки истребляла бельдюга.

Влияния штормовой погоды на выживание личинок салаки нам не удалось установить. По данным Моландера [20], в южной части Балтийского моря, в районе мелководных проливов Каттегата и Скагеррака, отмечена следующая закономерность: в годы с частыми штормами во время нереста шпрота поколения его были малоурожайными, в годы с относительно тихой погодой — урожайными. Автор предполагает, что нежные личинки шпрота в большом количестве гибнут во время волнения моря. Возможно, что и на личинок салаки в период их выклева сильные ветры влияют неблагоприятно.

В 1955 г. в северной части Рижского залива во время нереста салаки наблюдалась гибель ее личинок от повреждений, нанесенных им водорослями и водными растениями, занесенными на нерестилища течениями [14]. Особенно много погибших личинок (30—60%) отмечено во время резких падений и повышений уровня моря, вызванных сильными течениями. Однако это явление характерно, по-видимому, только для северной части Рижского залива и существенно не влияет на урожайность поколения салаки во всем заливе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, характеризующие выживание личинок салаки (их количественный учет, численность кормового зоопланктона, температура воды, длительность освещения солнцем, величина стока и продолжительность

выклева личинок) показывают что урожайными были поколения 1953 и 1955 гг.; среднеурожайным — поколение 1957 г. и малоурожайными — поколения 1954 и 1956 гг.

Характерно, что данные по учету возрастного состава стада салаки совпадают с нашим определением урожайности поколений по степени выживания личинок. Аналогичную оценку урожайности отдельных поколений салаки и значения их в промысле дает Л. А. Раннак [12, 13] на основании анализа материала, полученного в северной части Рижского залива.

На основании исследований, проведенных в 1953—1957 гг., можно сделать вывод, что непосредственной причиной, определяющей численность поколений весеннерестующей салаки, является выживание личинок на этапе перехода их к активному питанию, зависящее от численности (плотности) зоопланктона. Численность последнего, в свою очередь, зависит от величины речного стока, обогащающего биогенными веществами воды залива, и от температурного режима. Таким образом, величина стока и температурные условия влияют на урожайность салаки. При этом очень важное значение имеет время, на которое приходится максимум паводка в том или другом году, так как поступившие с речным стоком биогенные вещества должны вступить в процесс вегетации и обеспечить массовое размножение зоопланктона к периоду выклева личинок салаки.

Во время исследований мы наблюдали подобную зависимость между величиной паводка и урожайностью салаки, подтверждающую предположение о том, что условия размножения рыб и обеспеченность пищей их молоди на ранних этапах развития являются основными факторами, определяющими численность популяции рыб.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Боднек В. М., Зоопланктон средней и южной части Балтийского моря и Рижского залива. Труды ВНИРО, т. 26, Пищепромиздат, 1954.
2. Грауман Г. Б., Материалы о питании личинок балтийской трески по сборам 1955 г. Труды Балтиро, вып. 2, 1956.
3. Дементьева Т. Ф., Закономерности динамики численности основных промысловых рыб и методика промысловых прогнозов. Труды конференции по вопросам рыбного хозяйства, изд. АН СССР, 1953.
4. Зенкевич Л. А. и Константинова М. И., Движение и двигательный аппарат коловраток, «Зоологический журнал», том XXXV, вып. 3, 1956.
5. Кусморская А. П., Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. 6, 1955.
6. Лисивненко Л. Н., Характеристика нереста и условий размножения салаки, Труды Латвийского отделения ВНИРО, вып. 11, Рига, 1957.
- 6а. Лисивненко Л. Н., Этапы развития салаки и ее пищеварительных органов. Труды Балтиро, вып. 4, Калининград, 1958.
7. Николаев И. И., Фитопланктон Рижского залива. Труды Латвийского отделения ВНИРО, т. 1, Рига, 1953.
8. Николаев И. И., Метеорология и рыбное хозяйство, «Вопросы ихтиологии», 1954, № 2.
9. Николаев И. И., О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями условий продуктивности планктона. Труды ВНИРО, т. XXXIV, Пищепромиздат, 1957.
10. Николаев И. И. и Криевс Х. К., Продуктивность и условия развития планктона в центральной Балтике и в Рижском заливе в 1955—1956 гг. Труды Латвийского отделения ВНИРО, вып. 11, Рига, 1957.
11. Пицык Г. К. и Новожилова А. Н., О динамике зоопланктона в Азовском море, Труды Азчерниро, вып. 15, 1951.
12. Раннак Л. А., Нерестовые ареалы, нерест и оценка мощности поколений салаки в водах Эстонской ССР. Труды ВНИРО, том XXVI, Пищепромиздат, 1954.
13. Раннак Л. А., Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживаемость. Труды ВНИРО, т. 34, Пищепромиздат, 1958.

14. Тоом М., Размножение салаки в северной части Рижского залива и условия, определяющие наибольшую ее выживаемость на ранних стадиях развития. Труды ВНИРО, т. 34, Пищепромиздат, 1958.
15. Усачев П. И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР, «Успехи современной биологии», т. XXIII, вып. 2, 1947.
16. Battle H., Digestion and digestive enzymes in the Herring. Journ. of the Biol. Assoc. Board of Canada, Vol. V, № 3, 1935.
17. Dementieva T. F., Some Data on the Life, History and Fishery of Cod in the Central Baltic. Rapports et Procès verbaux de Réunions, v. 142, 1959.
18. Kotthaus H., Zuchtversuchlich mit Heringslarven. Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Bd. 1, H. 3, 1939.
19. Kändler K., Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit der Ostseedorschungsdampfer «Posseidon» in den Jahren 1925—1938. Berichte der deutsch wissenschaftlichen Kommission f. Meeresforschung. H. 1944.
20. Molander A., Sprat and Milieu—Conditions. Annales Biologiques v. 1, 1939—1941.