

597.0

**К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ РОСТА ПЕРВЫХ ЛЕТ ЖИЗНИ
РЫБЫ НА ПОСЛЕДУЮЩИЙ ЕЕ РОСТ**

Д. Ф. ЗАМАХАЕВ

Проблема роста животных организмов имеет большое теоретическое и особенно практическое значение. Проблема эта очень сложна. Общебиологическая значимость ее, основные методы и направления уже были изложены ранее [31]. Изучение закономерностей роста животных требует постановки специальных экспериментов или прямых наблюдений.

Ихтиология получает данные о росте рыб, как правило, косвенным путем, при помощи обратного расчисления линейной длины рыб главным образом по чешуе, реже по отолитам и костям. Поэтому суждение о росте рыб основано на росте их тела в длину. Чтобы установить весовой рост исследуемой особи за прошлые годы, нужны дальнейшие последовательные вычисления, что практически применяется редко, хотя важность весового показателя роста при решении многих вопросов промысловой ихтиологии после обстоятельного высказывания Мейснера [26] подтверждается многими ихтиологами.

Другой особенностью изучения роста рыб путем обратного расчисления является то, что в подавляющем большинстве случаев устанавливают увеличение длины за большой отрезок времени, именно за год (l_1, l_2, l_3 и т. д.; t_1, t_2, t_3 и т. д.).

Получаемые таким образом длины рыб за отдельные годы не всегда легко подкрепить даже непосредственным сравнением с длинами рыб определенного возраста. Н. И. Чугунова [38] объясняет, по каким причинам трудно, а иногда даже невозможно, судить с нужной нам точностью о росте рыб путем сопоставления наблюдаемых длин за отдельные годы жизни.

Приведем один пример с судаком, в котором довольно хорошо показано несоответствие, получающееся при сравнении роста по наблюдаемым и вычисленным показателям, названное Н. И. Чугуновой «парадоксом» [35] (табл. 1).

Как видно, поколение судака 1919 г., начиная со второго года, все более и более перегоняет в росте поколение 1920 г. В результате фактическое различие в длинах между пяти- и шестигодовиками оказывается равным 7,3 см (62,2—54,9), вычисленное ($l_6 - l_5 = t_6$) только 3,1 см. Расхождение весьма существенное.

Линейный рост рыб в течение жизни чаще всего с каждым годом замедляется (см. табл. 1).

Однако нередко рост сопровождается более или менее постоянными скачками, при которых прирост последующего года превышает прирост предыдущего. По этому признаку Оттестад [73], Рунстрем [77], Шутова-Корж [41] и другие группируют атлантических сельдей по ти-

пам роста: $A - t_1 > t_2 > t_3$; $B - t_3 > t_2$; $C - t_4 > t_3$; $D - t_5 > t_4$ и t_3 . Такие же скачки в росте существуют в течение первых четырех лет жизни у баренцевоморской трески. Наибольшие приросты у нее могут быть на втором, третьем и четвертом годах жизни, чаще на третьем году. В табл. 2 представлены выборочные примеры, демонстрирующие эту скачкообразность приростов в течение первых лет жизни.

Таблица 1
Линейные приросты пятигодовалых и шестигодовалых кубанских судаков смежных поколений, см

Возраст и поколение	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	t_6	l	n
Пятигодовалые (1920)	18,9	15,2	11,8	6,0	3,0	—	54,9	15
Шестигодовалые (1919)	18,0	16,4	12,7	7,3	4,7	3,1	62,2	15
Разница в приростах	-0,9	+1,2	+0,9	+1,3	+1,7	—	+7,3	—

У черноспинок скачок в росте наблюдается за два года до наступления половой зрелости. Год, предшествующий первому нересту, характеризуется, наоборот, резким замедлением линейного роста [13].

Таблица 2
Скачки в росте баренцевоморской трески, см

Р а й о н	Возраст и поколение	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	t_6	t_7	t_8	n
Медвежин- ская банка	Четырехгодовалые (1928)	8,8	10,8	14,8	9,3	—	—	—	—	31
	Пятигодовалые (1927)	10,4	13,3	11,9	11,8	7,8	—	—	—	52
	Шестигодовалые (1926)	9,6	11,1	14,7	9,5	9,7	7,4	—	—	42
Северный склон Канийской банки	Семигодовалые (1925)	9,8	8,8	9,6	10,2	8,3	6,8	5,3	—	59
	Восьмигодовалые (1924)	10,5	10,5	10,4	9,3	8,0	7,3	5,9	4,8	24
Гусиная банка	Семигодовалые (1925)	10,5	9,6	9,7	10,5	8,6	7,4	5,9	—	50
	Восьмигодовалые (1924)	10,7	9,5	10,1	9,8	8,8	6,0	6,4	4,8	26

В промысловой ихтиологии, как подчеркивал в свое время Мейснер [26], вычислять показатели линейного роста необходимо так, чтобы их можно было сравнивать при решении определенной, поставленной заранее задачи исследования. Например, для сравнения прироста рыб какого-либо стада по районам или по годам или в качестве показателя изменения в физиологическом состоянии организма (накопление жировых отложений, созревание, нерестовое состояние).

Очевидно, в зависимости от поставленной задачи метод сравнения может быть различным. В одних случаях достаточно сопоставить приросты длины за год у рыб одного возраста и вида. В других — следует учитывать не только возраст, но и «стартовую» длину рыбы, т. е. длину, от которой начинался новый прирост. В. В. Васнецов [7, 8] первым при сравнении скорости роста рыб обратил особое внимание на значе-

ние их длин вне зависимости от возраста. В дальнейшем влиянию размеров на рост стали придавать все большее и большее значение при разработке методов сравнительного анализа роста рыб.

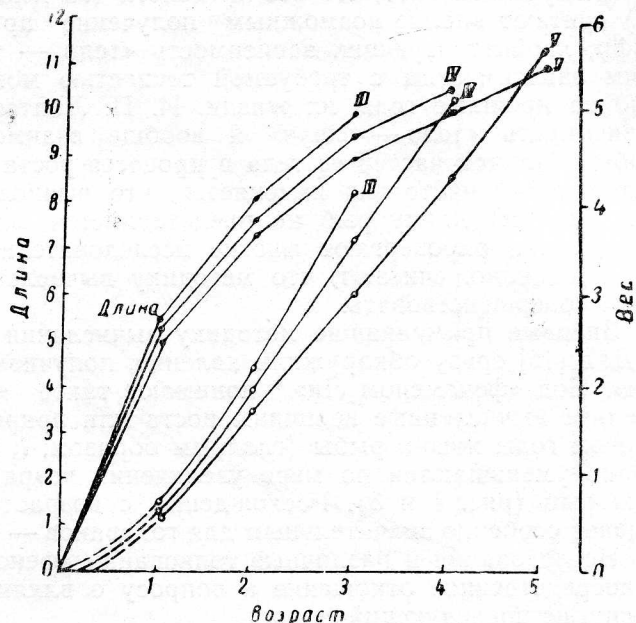


Рис. 1. Вычисленные длины (в дюймах) и вес (в унциях) озерных ряпушек по возрастным группам (III, IV, V).

Изучение зависимости между ростом рыб в молодые и последующие годы жизни тесно связано с разработкой методики вычисления роста рыб. В прошлом наиболее полный обзор исследований по разработке методики вычисления роста рыб был сделан Мейснером [26].

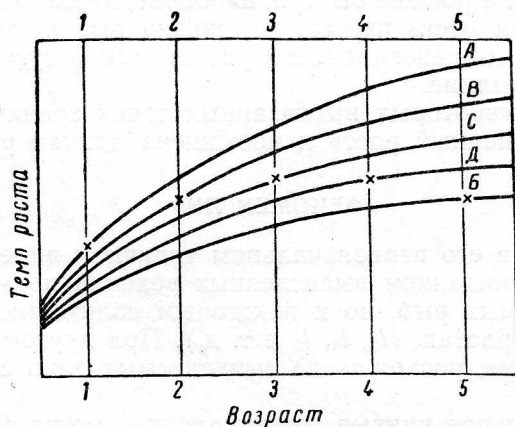


Рис. 2. Кривые роста различно растущих особей (по Альму):
x — половая зрелость.

Подробный обзор и критический анализ обширной литературы по вопросам исследования роста рыб дан в обстоятельной работе Остена [70]. Однако как в первый период развития методики изучения возраста и роста, так и позднее исследованию строения самой чешуи, ее развития, роста, а главное репродуктивных частей кожного покрова, производящих чешую, уделялось очень мало внимания.

Из работ, содержащих гистологическое изучение строения чешуи и ее развитие, наиболее значительными были работы Педжита [75], Сэвиджа [78], Певзнер [76] и особенно Нива [69] и Уоллина [82].

Следует отметить, что все ихтиологи (за исключением И. П. Лаптева) считают вполне возможным получение практически правильных цифр, характеризующих зависимость «тело — чешуя» (S/L) и что по этим зависимостям с требуемой точностью можно рассчитать длины рыб за прошлые годы их жизни. И. П. Лаптев [22] утверждает, что зависимость «тело — чешуя» и вообще взаимосвязь между длиной рыбы и длиной частей ее тела в процессе роста и под влиянием внешних условий настолько изменяется, что вычислить по чешуе (отолитам, костям) длину рыб не представляется возможным. Его мнение решительно опровергают многие исследователи [9, 28, 37 и др.], которые, однако, считают, что методику вычисления роста рыб необходимо совершенствовать.

Впервые применившие методику вычисления роста рыб Э. Леа [59] и Дал [45] сразу обнаружили явление, получившее название «феномен Ли». Под «феноменом Ли» * понимают такое явление, при котором средние вычисленные величины роста или приросты, приходящиеся на первые годы жизни рыбы (главным образом, l_1 и l_2 или t_1 , t_2), закономерно уменьшаются по мере увеличения возраста и длины исследуемых рыб (рис. 1 и 3). Расхождение с возрастом вычисленных длин бывает особенно значительным для годовиков — $l_1 = t_1$.

Исследования и различные толкования «феномена Ли» имеют часто непосредственное отношение к вопросу о влиянии роста первого года жизни на последующий ее рост.

Второе явление, называемое «компенсацией роста» или иногда «феноменом компенсационного роста», привлекло внимание исследователей несколько позже и занимало их меньше, чем «феномен Ли».

«Феноменом компенсационного роста» [83 и др.] называют обратные соотношения вычисленных приростов двух смежных периодов роста или такой рост, при котором медленно росшие особи растут быстрее в последующем году, а росшие быстро, наоборот, медленнее.

В свете влияния роста первых лет жизни рыб на их последующий рост проявление «компенсационного роста» или отсутствие его привлекает особое внимание.

Рассмотрению некоторых высказанных точек зрения на «феномен Ли» и «компенсационный рост» и посвящена данная работа.

«ФЕНОМЕН ЛИ»

«Феномен Ли» в его первоначальном типичном виде характеризуется не только расхождением вычисленных величин по мере увеличения возраста исследуемых рыб, но и некоторым сближением этих величин [79] в старших возрастах. (l_3 , l_4 , l_5 и т. д.). При другом, не типичном виде «феномена Ли», расхождение вычисляемых длин с возрастом увеличивается.

В последнем случае кривые сопоставления роста (l_1 , l_2 , l_3 и т. д.) будут веерообразно расходиться, а в первом — сходиться.

Примеры таких расходящихся веерообразных и, следовательно, не типичных кривых, можно видеть на рисунках 1, 2, 3а, а сходящихся — на рис. 3б, 4, 5.

Отметим здесь, что веерообразное расхождение кривых роста у каспийского пузанка является результатом неправильного определе-

* По имени Розы Ли, обратившей особое внимание на этот «феномен», который она объяснила несовершенством принятого метода обратного расчисления роста рыб [62].

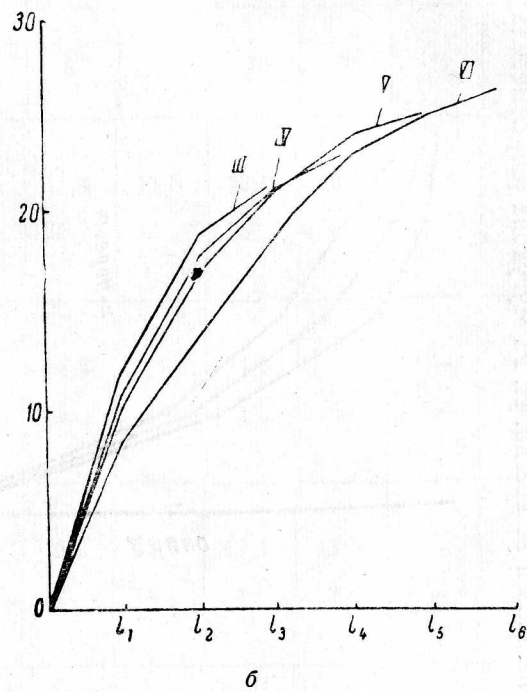
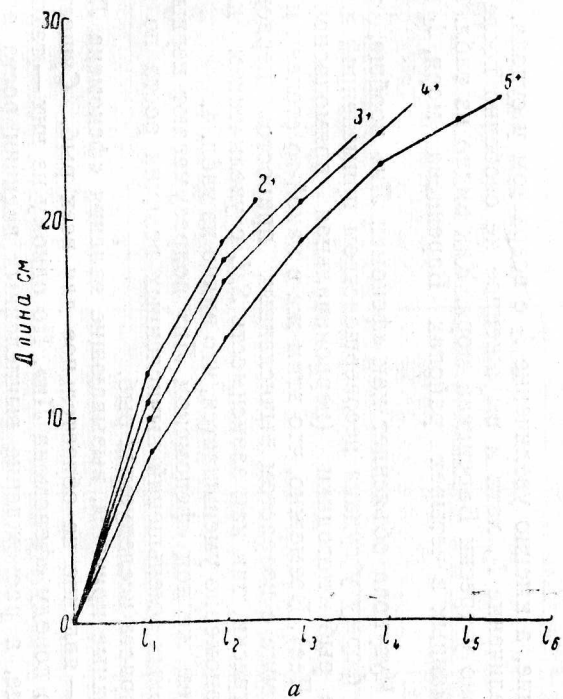


Рис. 3. Рост каспийского пузанка (см):
 а — веерообразные кривые (по Киселевичу); б — сходящиеся кривые (по Замахеву).

ния возраста северокаспийских рыб в те годы. Годовую зону прироста предыдущего года принимали тогда за весенний (преднерестовый) прирост текущего года [25, 36]. Исправление ошибки Киселевича, показанное на рис. 3б, уничтожает веерообразность и демонстрирует сходжение кривых роста, т. е. «феномен Ли» в его типичном виде.

Явление «феномена Ли» как закономерное уменьшение l_1 с возрастом наблюдается не всегда. Н. И. Чугунова [35] отметила даже обрат-

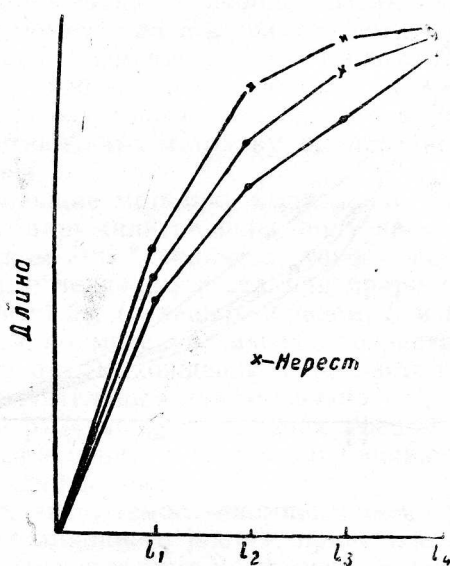


Рис. 4. Кривые роста каспийского пузанка одного возраста и поколения, созревшего в различные годы жизни.

ное явление, а именно увеличение l_1 с возрастом у судака. Такое же явное увеличение l_1 , хотя и выраженное не особенно последовательно, обнаружено у трески Баренцева моря. Как видно из табл. 3, у старых рыб, пойманных в четырех районах Баренцева моря, l_1 выше, чем у молодых.

Н. И. Чугунова объясняет как «феномен Ли» вообще, так и его обратную форму у судака несовершенством примененной для вычисления роста рыб методики (первоначальная прямопропорциональная формула Леа). Возможно, что этим же в какой-то степени и объясняется увеличение с возрастом вычисленных приростов первого года — $l_1 = t_1$ у трески, так как зависимость S/L с увеличением длины тела рыбы закономерно уменьшается, что видно из табл. 4.

В общем же под «феноменом Ли» подразумевают первые два типа закономерных уменьшений вычисленных величин роста по мере повышения возраста исследуемых рыб.

Возможные причины, вызывающие явления «феномена Ли». «Феномен Ли» — явление не обязательное для всех рыб. Существуют два мнения по поводу «феномена Ли». По одному из них — такого явления нет вообще, а расхождение вычисленных величин роста является результатом несовершенства методики самого вычисления, или (реже) селективного отбора орудиями лова, применяемыми при взятии проб. По другому — «феномен Ли» существует в природе в силу особого сгруппирования рыб в связи с наступлением половой зрелости или различной смертностью быстро и медленно растущих особей.

Вычисленные величины роста возрастных групп баренцевоморской трески на первом году жизни, см

Место и время взятия проб	Обозначение	Возраст												Средняя длина и число экз.
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Медвежинская банка 23/V 1932 г.	l_1	—	10,4	8,8	10,4	9,6	9,0	11,4	13,8	12,0	10,7	9,2	—	10,3
	n	—	11	31	52	42	12	25	12	20	6	3	—	214
Мурманское мелководье 14/VII 1932 г.	l_1	11,3	8,8	8,4	8,1	9	—	14,7	—	14,5	—	—	—	9,7
	n	59	79	30	5	3	—	2	—	1	—	—	—	69
Северный склон Ка- нинской банки 17/VII 1932 г.	l_1	—	10,2	9,3	9,3	8,7	9,8	10,5	10,7	13,1	13,5	—	—	9,5
	n	—	17	77	96	91	59	24	14	4	2	—	—	384
Гусиная банка 19/VII 1932 г.	l_1	—	10,0	8,5	8,7	8,6	10,3	10,7	11,2	13,3	10,3	13,0	10,0	9,3
	n	—	46	79	69	71	50	26	11	7	3	1	1	364

Впервые биологическое объяснение «феномена Ли» было дано независимо друг от друга Э. Леа [60] для атлантических сельдей и К. А. Киселевичем [18, 19] для северо-каспийских рыб. К. А. Киселевич, отмечая для проходных сельдей, воблы и белорыбицы расхождения в вычисляемых длинах, утверждал, что эти расхождения отражают явления, существующие в природе, а не являются результатом несовер-

Таблица 4
Отношения длины чешуи (S) к длине трески (L)

Размерный ряд трески, см	Медвежинская банка		Северный склон Канинской банки		Гусиная банка	
	S/L	n	S/L	n	S/L	n
31—35	1,02	4	—	—	1,05	17
36—40	1,06	14	1,08	10	1,07	41
41—45	0,96	8	1,03	30	1,04	56
46—50	0,97	18	1,06	65	1,04	58
51—55	1,02	22	0,99	75	0,98	44
56—60	0,95	28	0,97	57	0,98	44
61—65	0,93	35	0,94	35	0,97	33
66—70	0,90	20	0,94	23	0,92	31
71—75	0,87	14	0,91	6	0,89	16
76—80	0,86	17	0,93	6	0,75	4
81—85	0,84	17	0,82	4	0,84	9
86—90	0,83	17	0,77	1	0,83	7
91—95	0,83	15	—	—	0,78	2
96—100	0,79	2	—	—	0,91	1
101—105	—	—	—	—	0,91	1

шенной техники вычисления роста. Графическое изображение величин вычисленного роста — l_1 , l_2 , l_3 и т. д., названное автором «веерообразным расхождением кривых роста», показывает, что кривые, отражающие рост более молодых возрастных групп, значительно круче кривых, характеризующих рост старших возрастных групп.

Рост в первый год жизни является определяющим. Особи, находившиеся в более благоприятных условиях на первом году жизни, достигают больших размеров и в последующие годы также опережают в росте остальных. Первоначальный рост определяет и возраст наступления половой зрелости. Быстро росшие особи достигают зрелости на один-два года раньше росших медленно.

Причины, определяющие хороший или плохой рост первого года жизни (по мнению К. А. Киселевича, Н. Л. Чугунова и др.), заключены в растянутости нереста, обуславливающей неравномерность роста на первом году и в неравнозначности по кормовым условиям мест водоема, где обитает молодь.

Объяснение К. А. Киселевичем «феномена Ли» биологическими причинами вызвало в свое время решительное возражение со стороны Н. Л. Чугунова, который сначала высказал предположение, что расхождение кривых роста есть результат несовершенства примененной методики Леа, не учитывающей непропорциональности роста головы и тела рыбы [18].

Киселевич после этого проверил влияние непропорциональности роста головы сельди на вычисленные l_1 , l_2 и т. д. Влияние оказалось столь малым, что требовало ничтожной и практически не нужной поправки в десятых долях миллиметра к полученной длине.

Несмотря на это, Н. Л. Чугунов [39] все же остался при своем мнении, указывая на возможное влияние на вычисляемые величины роста не прямой зависимости между ростом рыбы и чешуи.

К. А. Киселевич не исследовал зависимости «тело — чешуя». Но для проходных сельдей Каспия — черноспинки, волжской сельди и каспийского пузанка, а также для азово-черноморских сельдей такие наблюдения были сделаны нами. Как видно из табл. 5, зависимость «тело — чешуя» относительно постоянна для рыб всех размеров во взятых пробах. Однако «феномен Ли» у этих рыб имеется. По исследова-

Таблица 5

Отношение радиуса передней (q) части чешуи к длине (l) сельдей

Длина, см	Пузанок каспийский	Сельдь проходная многотычин- ковая	Сельдь проходная малотычин- ковая	Сельдь азово-черно- морская
12	—	—	—	3,0
13	—	—	—	2,9
14	—	—	—	3,1
15	—	—	—	3,1
16	2,07	—	—	3,1
17	2,09	—	3,5	3,0
18	2,03	—	3,4	3,0
19	2,07	—	3,3	3,2
20	2,06	—	3,0	3,2
21	2,06	2,05	3,3	3,0
22	2,07	2,05	3,2	3,0
23	2,09	2,00	3,3	2,9
24	—	2,00	3,2	3,0
25	—	2,04	3,2	2,9
26	—	2,10	3,4	3,1
27	—	2,00	3,4	—
28	—	1,97	3,3	—
29	—	2,00	3,4	—
30	—	2,06	3,2	—
31	—	2,03	—	—
32	—	2,10	—	—
33	—	2,14	—	—
34	—	2,02	—	—
35	—	2,09	—	—
36	—	2,04	—	—

Примечание. Чешую у первых двух сельдей измеряли при одном увеличении, а у остальных — при другом. Поэтому в одном случае отношения q/l близки к 2, в другом — к 3.

виям Е. Н. Казанчеева [16], у долгинской сельди, наоборот, зависимость «тело — чешуя» изменяется с длиной. Поэтому для вычисления роста автор применил логарифмический метод Монастырского, при котором, однако, также четко оказался выраженным «феномен Ли». По мнению Е. Н. Казанчеева, это обстоятельство подтверждает точку зрения К. А. Киселевича на причину расхождения кривых роста каспийских сельдей. Тем не менее приведенные нами отношения «тело — чешуя» могут встретить серьезные возражения, так как в пробах нет неполовозрелых (молодых и мелких) рыб.

Как уже было сказано, точка зрения Леа на «феномен Ли» у атлантической сельди полностью совпадает с точкой зрения А. К. Киселевича. Э. Леа объясняет это явление тем, что рост и созревание отдельных особей одного поколения неодинаковы. Молодые сельди по мере их полового созревания постепенно воссоединяются с более старыми, уже нерестовавшими. Так продолжается до тех пор, пока не станут половозрелыми все сельди данного поколения. Кроме того, Леа отмечает, что

развитие половых продуктов одновременно подавляет прирост в длину.

Такого же мнения придерживаются и многие другие исследователи этих рыб [56, 64 и др.]. Однако Оттестад [73], применяя метод прямой пропорциональности для вычисления роста рыб и считая его правильным, объяснял «феномен Ли» неоднородностью материала, который включал, по его мнению, сельдей с различным темпом роста в молодом возрасте, типы *A, B, C*). Для доказательства он выбрал из проб сельдей одного типа *A* и не обнаружил явления «феномена Ли».

Отрицание Оттестадом наличия «феномена Ли» у атлантических сельдей встретило серьезные возражения. Грем [52] не соглашается с игнорированием мнения Леа по этому вопросу и отмечает, что даже на отобранном Оттестадом материале все же можно обнаружить отклонение, хотя и слабое, вычисленных величин (t_1, t_2, t_3). Такое же отрицательное отношение встретило объяснение Оттестада и у Рунстрема [77]. Рунстрем полностью соглашается с мнением Леа о причинах расхождения вычисленных величин роста у норвежских сельдей. Он доказывает справедливость суждения Леа на особом виде колец, установленных им и Леа на чешуе норвежских сельдей — береговых, промежуточных океанических и океанических нерестовых. Образование колец, отличающихся друг от друга определенными признаками, Рунстрем связывает с местом обитания рыб в различные периоды их жизни. В силу этого, по вычисленным длинам норвежских сельдей стало возможным судить об определенных местах и периодах их жизни. Рунстрем установил на чешуе норвежских атлантических сельдей годовые (зимние) кольца — прибрежной стадии южного или северного типа, которые образуются в первые годы жизни рыб, промежуточной океанической стадии, формируемые в океане, в период полового созревания и, наконец, нерестовой стадии.

Возможная продолжительность образования прибрежных колец и зон роста до миграции рыб в океан колеблется в пределах двух — шести с половиной лет.

Линейный рост в период прибрежной стадии у сельдей с кольцами южного типа выше, чем у рыб с кольцами северного типа.

Продолжительность промежуточной океанической стадии у норвежских сельдей, судя по числу соответствующих колец на чешуе, — один — полтора года, т. е. два вегетационных периода. В эти периоды (по Рунстрему и Леа) происходит процесс полового созревания сельдей. При этом скорость линейного роста замедляется.

Еще более сильная задержка в линейном росте происходит после созревания и образования годового нерестового кольца.

Из каждого поколения, как показала чешуя, раньше всего в океаническую стадию переходят хорошо растущие двухгодовики. После двух лет промежуточной океанической стадии они становятся зрелыми в возрасте 4 лет и вступают в нерестовое стадо. Затем, в трехгодовалом возрасте в океаническую стадию переходят сельди, обладавшие несколько меньшей скоростью роста. Эти рыбы после двух сезонов промежуточной океанической стадии вступают в нерестовое стадо в пятигодовалом возрасте. Точно в такой же последовательности в зависимости от скорости роста первых лет жизни в прибрежной стадии переходят сначала на два сезона к океаническому существованию, а затем вступают в нерестовое стадо все рыбы каждого поколения. Поэтому в пробах из зрелого (нерестового) стада самые молодые рыбы, созревшие в раннем возрасте, показывают наиболее значительную длину за первые годы жизни (l_1, l_2, l_3), а созревшие позже — все более и более малый рост и приросты за эти же годы.

Такая разновременность созревания и объясняет явление «феномена Ли».

Так как быстро растущие на первых годах жизни особи достигают

половой зрелости в раннем возрасте, у них раньше наступает задержка роста, обусловленная сначала процессом полового созревания, затем зрелостью и нерестом. У рыб, росших в первые годы хуже, значительное торможение роста в связи с созреванием и половой зрелостью наступает позже. В результате в каждом поколении наблюдается сначала расхождение, а затем схождение вычисленных величин роста у отдельных групп особей, что характерно для «феномена Ли» типичного вида.

На рис. 5 показаны кривые вычисленного роста норвежских сельдей поколения 1904 г. в десятилетнем возрасте, разбитые на 5 нерестовых групп по возрасту первого созревания гонад.

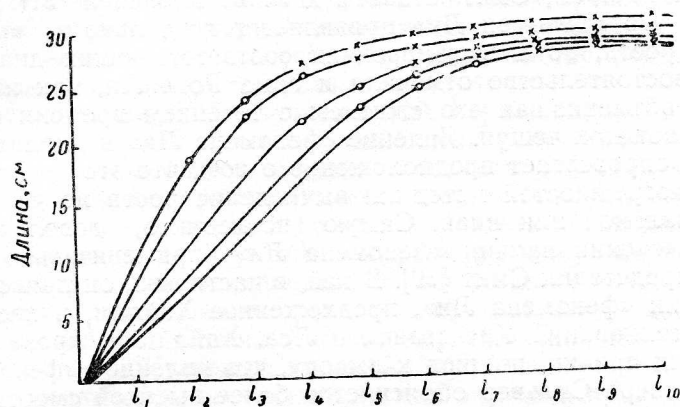


Рис. 5. Рост и созревание поколения 1904 г. по уловам 1914 г. (по Рунстрему):
o — промежуточная океаническая стадия; x — нерест.

Как видно из рисунка, половое созревание этих сельдей было растянутым. Они созревали в возрасте от 4 до 10 лет. Чем быстрее был рост в первые годы жизни рыб, тем скорее наступала промежуточная океаническая стадия, период полового созревания, зрелости, а за ними и торможение темпа роста. Поэтому расходящиеся вначале кривые роста затем сходятся.

Быстро росшие рыбы замедляли рост, а медленно росшие, наоборот, ускоряли его. Происходила, как говорит Рунстрем, «компенсация роста», и к десяти годам различия в длинах рыб одного поколения сглаживались.

Таким образом Рунстрем, подтверждая мнение Леа, раскрывает биологическую сущность «феномена Ли» в его типичной форме, а именно: первоначальное расхождение вычисленных величин роста и дальнейшее их схождение, как бы компенсирующее первоначальный замедленный рост.

Аналогично, путем изучения нерестовых отметок на чешуе каспийского пузанка А. А. Остроумов [27] подкрепляет мнение Киселевича о биологических причинах «феномена Ли». Для пояснения на рис. 4 приведены кривые вычисленного роста (l_1, l_2, l_3, l_4) самок четырехгодичных пузанков одного поколения, размещенных по трем нерестовым группам в зависимости от возраста первого икротетания.

Здесь, как и на рис. 5, отчетливо видно расхождение кривых роста у пузанка, вызванное темпом его роста и сроком созревания, а затем схождение этих кривых к четырем годам, зависящее от значительного торможения роста после наступления половой зрелости.

Сравнение кривых роста пузанка (см. рис. 4 и 3б) показывает сходство в расхождении и сходимости кривых роста. Таким образом, подобно Рунстрему, который подкрепил точку зрения Леа относительно норвежских сельдей, Остроумов обосновал утверждение К. А. Киселевича о биологических причинах первоначального расхождения кривых роста каспийских сельдей.

Большое внимание вопросам, связанным с «феноменом Ли», как и компенсационному росту, уделяли американские исследователи рыб внутренних водоемов, главным образом озерных ряпушек. Наиболее подробно занимались «феноменом Ли» Остен [70] и Хайл [54, 55], исследования которых легли в основу других работ американских ихтиологов.

Ван Остен, Хайл, Смит, а затем и В. В. Кузнецов [21], особо подчеркивают, что «феномен Ли» проявляется не только в вычисленных величинах роста, но и в измерениях соответствующих диаметров чешуи. Это обстоятельство отмечала и сама Роза Ли, как известно неправильно объяснившая его сжатием с течением времени внутренних костных пластинок чешуи. Явление «феномена Ли» в длинах самой чешуи также опровергает предположение о том, что это явление лишь результат погрешностей методики вычисления роста по чешуе, прямо пропорциональной или иной. Самую последнюю, довольно полную сводку объяснений причин «феномена Ли» (применительно к озерной ряпушке) представил Смит [79]. В ней, в частности, он приводит объяснение причин «феномена Ли», предложенное Хайлом, и несколько отличное от толкований Киселевича и Леа. Хайл [55], проанализировав 8 возможных причин, пришел к выводу, что явление «феномена Ли» у ряпушек озера Сильвер объясняется более высокой смертностью быстро растущих рыб, коррелирующей с возрастом. В этом отношении автор проводит аналогию с пойкилотермными организмами, которые в холодных районах растут медленно, но живут долго, т. к. низкие температуры замедляют обмен веществ. Быстро растущие особи вымирают раньше. Вычисленный рост рыб, погибших в относительно молодом возрасте, был на первых годах жизни (l_1 , l_2 и т. д.) выше роста в те же годы особей, погибших в старшем возрасте. Для подкрепления своего вывода, Хайл, как в дальнейшем и Смит, ссылается на экспериментальные исследования форелей [63, 80], крыс [72], насекомых [84], в которых показано, что задержка или остановка роста удлиняет срок жизни. Смит [79] продолжил работы Ван Остена и Хайла по исследованию «феномена Ли» у озерной ряпушки. У исследованных Смитом ряпушек наблюдается «феномен Ли» не типичной формы (см. рис. 1).

Причину «феномена Ли» у анализируемых рыб автор видит в обособлении ряпушек по размерам и вследствие этого в селективном изъятии промыслом быстро росших особей.

В молодых возрастных группах наиболее крупные особи обособляются и попадают в промысловое использование. Поэтому вычисленный темп роста молодых возрастных групп в пробах оказывается высоким.

Промысел, уничтожая крупных, быстро растущих особей, оставляет в поколении рыб с замедленным темпом роста. С увеличением возраста поколения такое селективное воздействие промысла уменьшается, но результаты его прошлого влияния на показатели роста остаются весьма существенными. Явление «феномена Ли» в старших возрастных группах, где все особи половозрелые, Смит объясняет дифференцированной смертностью, при которой быстро росшие умирают раньше, чем росшие медленно.

Таким образом, Смит в своем объяснении обнаруженного им «феномена Ли», придает основное значение влиянию промысла в связи с различным темпом роста ряпушек, с одной стороны, и дифференци-

рованной возрастной смертностью (по Хайлу), с другой. В пробах Смита «феномен Ли» наблюдался у ряпушек во всех случаях независимо от глубины взятия пробы, района и сезона.

Смит, опираясь на исследования различных авторов [43, 44, 54, 70 и др.], предполагает, что причины, обуславливающие «феномен Ли», не одинаковы для отдельных популяций вида.

В общем, причины, вызывающие «феномен Ли» у озерной ряпушки, могут быть сформулированы так:

- 1) использование неправильной формулы, т. е. методическая погрешность при вычислениях роста;
- 2) селективное воздействие орудий лова, например жаберных сетей, применяемых при сборе проб;
- 3) обособление рыб в зависимости от половой зрелости;
- 4) обособление по размерам независимо от зрелости;
- 5) более высокой темп смертности среди быстро растущих особей в сравнении с медленно растущими.

В последние годы В. В. Кузнецов [20, 21] высказывает мнение, что как «феномен Ли», так и «компенсационный рост» объясняются повышенной смертностью быстро росших годовиков в последующие периоды их жизни. Основное доказательство действительного существования «феномена Ли» как явления, а не как результата погрешностей в методике В. В. Кузнецов видит в том, что размеры чешуи первого годового кольца у молодых рыб больше, чем у рыб старших возрастов. Это положение автор подтверждает фактическими данными, дополняющими исследования Ли, Ван Остена, Хайла и других ихтиологов.

Таким образом, Кузнецов, как и Хайл, объясняет «феномен Ли» дифференцированной смертностью, но в объяснении причин этой смертности и ее связи с ростом рыбы исследователи расходятся.

По Кузнецову скорость роста определяется не только причинами филогенетического, но и онтогенетического характера. В процессе онтогенеза, главным образом в первый год существования, рыбы, как и другие организмы, приспосабливаются к условиям жизни. Если в этот период условия среды относительно стабильны, рыбы будут хорошо расти, зато приспособленность их к дальнейшему существованию выработается пониженная. Рыбы в этом случае, если можно так выразиться, получают «тепличное воспитание». Наоборот, замедленный рост на первом году свидетельствует о большой изменчивости внешних условий. Но в процессе приспособления к ним рыбы получают хорошую «закалку», и тогда им не страшны и менее благоприятные условия жизни. Поэтому смертность среди рыб, росших хорошо на первом году, в последующие годы весьма значительна. Они вымирают быстрее и рост их с возрастом сильно отстает от нормы. Наоборот, рыбы, которые плохо росли на первом году жизни, становятся более жизнестойкими, растут впоследствии хорошо и живут долго. «Феномен Ли» (как и «компенсационный рост»), по мнению Кузнецова, подтверждает правильность такого предположения. Высокая смертность быстро росших и низкая — медленно росших рыб объясняет «феномен Ли», по которому l_1 с возрастом изучаемых поколений рыб уменьшается. Сближение же l_3 , l_4 и т. д. происходит потому, что особи, медленно росшие на первом году жизни, как более приспособленные интенсивно растут в последующие годы.

Чтобы доказать обратные соотношения между мощностью поколений и их ростом на первом году жизни, Кузнецов сопоставляет вычисленные длины за первый год жизни (l_1) некоторых рыб с их численностью, установленной по вылову половозрелых особей.

Эту обратную зависимость он рассматривает не как показатель хорошего роста в силу малой численности и плохого роста благодаря большой численности, а как свидетельство дифференцированной смерт-

ности после первого года. Таким образом, мощность поколения определяется темпом смертности, наступающей после первого года жизни, а темп смертности — степенью приспособленности, приобретенной на первом году. Показателем приспособленности служит величина l_1 . При высоком l_1 выживание слабое и поколение становится малочисленным (неурожайным), при низком l_1 , наоборот, выживание стойкое и поколение становится мощным (урожайным).

Совершенно очевидно, что Кузнецов использует «феномен Ли», весьма своеобразно истолковывая биологическую значимость темпа роста для выживания и численности поколений. Как Хайл, так и Кузнецов считают «феномен Ли» показателем дифференцированной возрастной смертности, но первый видит в этом влияние внутреннего фактора, как бы своего рода старение быстро росших рыб, ведущее к их высокой смертности, а второй объясняет это влиянием внешних условий жизни, естественным отбором, обуславливающим повышенную смертность особей, менее приспособившихся к существованию, хотя и хорошо росших в решающем, первом, году их жизни.

Для научных исследователей «феномена Ли», дававших биологические объяснения этому явлению, особенно ясна была необходимость решения вопроса о степени влияния принятой методики на результаты вычислений.

Основоположник метода вычисления роста у атлантических сельдей Леа уделял большое внимание обоснованию и дальнейшей разработке этого метода. В своей последней специальной работе он предложил новую видоизмененную формулу для вычисления роста норвежских сельдей [61]. Американские исследователи озерных рыб Ван Остен, Хайл, Купер, Смит и др. тщательно исследовали применяемый ими метод вычисления роста рыб с точки зрения его влияния на «феномен Ли».

Тем не менее многие еще склонны были считать «феномен Ли» результатом методической ошибки.

В частности Ф. И. Вовк [9], выражая мнение многих ихтиологов, писал: «Разница результатов расчисления роста разноразмерных рыб по формуле Леа настолько существенна, причина ее так очевидна, что вкладывать какой-то загадочный смысл в «феномен Ли» нет никаких оснований. Этот феномен — не что иное, как грубая ошибка, проявляющаяся вследствие неправильного выражения математической зависимости между длиной тела и размером чешуи».

Так же решительно высказывается и В. В. Барсуков [3]: «Ф. И. Вовк ясно показал, что «феномен Ли» возникает в результате неточности самой методики Э. Леа» и «дальнейшая защита метода Э. Леа возможна лишь при нежелании вдуматься в суть разбираемого вопроса».

Исследователи в области методики обратного вычисления роста рыб по чешуе сосредоточивают усилия на одной задаче, а именно, на получении наиболее точных цифр, характеризующих зависимость между длиной рыбы и наблюдаемой длиной ее «ключевых» чешуй, т. е. чешуй, взятых с точно фиксированного места на теле рыбы и измеряемых по определенному радиусу или диаметру.

При этом предполагают, что и у отдельных особей в течение жизни корреляционная связь между ростом чешуи и ростом тела подчиняется именно этой установленной зависимости. Отсюда за основное доказательство правильности вычисленного роста рыб по чешуе принимается соответствие вычисленных величин роста наблюдаемой зависимости между длиной чешуи и длиной тела, обычно обозначаемой термином «тело — чешуя» или знаком S/l , где S — длина чешуи, а l — длина тела рыбы.

Здесь мы не рассматриваем вопроса о значении зависимости S/l для вычисления роста отдельных особей. Ограничимся лишь ссылкой

на Оттестада [74], который приходит к выводу, что окончательно не установлено и не доказано, какая зависимость в действительности существует в процессе роста рыбы.

КОМПЕНСАЦИОННЫЙ РОСТ

Ван Остен [70] в главе «Закон компенсационного роста» сообщает о первых наблюдениях над компенсационным ростом у различных рыб. Так, Джильберт [53] на основании изучения приростов у четырехгодовалых нерок нашел, что компенсационный рост проявляется на третьем и четвертом году. Это означало, что лососи, достигшие крупных размеров в конце второго года жизни, росли в последующие годы медленнее, чем более мелкие двухгодовики. В результате все особи по достижении половой зрелости были приблизительно одинаковых размеров. Дельсман [47] отмечал, что крупные годовалые сельди Голландии росли на втором году медленнее, чем мелкие. Фрейзер [51] заметил, что ослабленные или медленно росшие тихоокеанские лососи речного типа постепенно нагоняли или почти нагоняли быстро выросших особей морского типа. Однако Мотрем [67], как и Дал [46], нашел, что быстро росшие молодые морские кумжи в течение всей жизни растут быстрее, чем росшие медленно в молодые годы, хотя отметил, что с возрастом расхождение в длинах уменьшается. Моландер [66] разбил девятилетних атлантических сельдей на 3 группы по размерам центрального поля чешуи, т. е. зон первого года роста. Оказалось, что чешуя с большим центром оставалась до 9 лет более крупной, но различия в ее размерах сравнительно с первым годом уменьшались. Хотя сам Моландер определял такое сближение размеров чешуй как волнообразный вид роста, Остен видит здесь проявление компенсационного роста. Закон компенсационного роста очевиден у *Labidesthes sicculus* и вероятен у *Amphigopterus aurora* [57]. Этот закон действует у атлантических лососей [65, 65a] и у морских кумжей [68].

Киселевич [17] в своих исследованиях роста зрелых волго-каспийских рыб пришел к заключению, что «первый год жизни всегда без исключения является доминирующим и направляющим весь дальнейший рост. Особи, наиболее быстро растущие в первый год жизни, в продолжении всей жизни опережают своих сверстников и достигают половой зрелости годом-двумя раньше их. Наоборот, отстающие в росте в первом году, отстают и во всю последующую жизнь и созревают годом-двумя и более позже своих нормальных сверстников». Киселевич пришел к такому заключению прежде всего на основании своих веерообразных кривых роста. Кроме того, он сравнил вычисленные длины в пределах одного возраста, чтобы доказать, «что от успешного роста в первый год существования зависит и весь темп роста в последующие годы». Для этого пятигодовалых сельдей* он распределил по размерным группам и для каждой из этих групп установил средние l_1, l_2, l_3 и т. д. и t_1, t_2, t_3 и т. д. Как видно из данных, приведенных в табл. 6, не только вычисленные длины, но и приросты у быстро росших годовиков оказались выше, чем у росших медленно. Таким образом, компенсационного роста у рыб он не признавал.

Точку зрения Киселевича о решающем влиянии роста первого года на последующий рост рыб, т. е. об отсутствии компенсационного роста, разделяли и разделяют многие ихтиологи, хотя некоторые из них держатся иных взглядов на размеры и пределы такого влияния [12, 33, 37, 39 и др].

* По современному определению (у Киселевича они были отнесены к группе и назывались четырехлетними).

Так, исследуя приросты осенних трехлетков воблы северного Каспия, Н. И. Чугунова пришла к выводу, что вобла, хорошо выросшая на первом году, продолжала быстро расти и в дальнейшем. Наоборот, вобла, задержавшаяся в росте на первом году, медленно росла и в

Таблица 6

Рост пятигодовиков волжской сельди, см

Размерные группы	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	n
28,1—30	8,59	15,84	22,29	27,35	28,69	8,59	7,25	6,45	5,06	1,34	20
30,1—32	9,34	16,95	24,04	29,28	32,42	9,34	7,61	7,09	5,94	2,14	96
32,1—34	9,76	17,53	24,42	30,68	33,11	9,76	7,77	6,89	6,23	2,46	70
34,1—36	10,17	18,54	26,21	32,27	34,93	10,17	8,37	7,67	6,06	2,66	245
36,1—38	10,28	19,34	26,65	33,79	36,70	10,28	9,17	7,20	7,14	2,91	46
38,1—40	10,9	20,50	28,35	34,85	38,50	10,90	9,61	7,85	6,50	3,65	2

следующие годы. «Видимо, для воблы является постоянным положение, что рост в первый год жизни определяет в большей или меньшей степени и дальнейший рост. Более крупные рыбки активнее, чем мелкие, используют и разыскивают корм, а в результате этого продолжают лучше расти» [37]. В подтверждение высказанного предположения

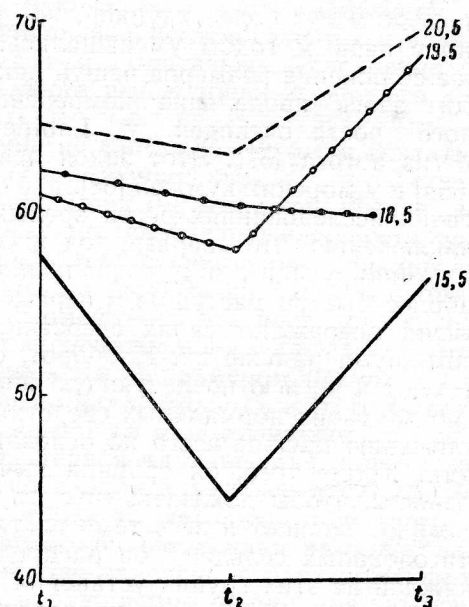


Рис. 6. Темп роста трехлетков воблы по размерным группам.

Н. И. Чугунова распределила трехлетков на 4 размерные «группировки» — 15,5, 18,5, 19,5 и 20,5 см и вычислила у них прирост t_1 , t_2 , t_3 .

Как видно из рис. 6, взятого из ее работы, у крупных трехлетков средние приросты выше, а у мелких — ниже.

Следует, однако, отметить, что приведенные Киселевичем величины роста и приростов, как и рисунок Чугуновой, свидетельствуют не о последующем характере роста годовиков различных длин, а о предшествующем среднем росте отдельных размерных групп пятигодовалых

сельдей и трехлетних вобл. Раз ставился вопрос о влиянии длины годовиков на последующий их рост, группировать по исходным размерам нужно было годовиков, а не пятигодовиков.

Киселевич при изучении особенностей роста сельдей не применял методов вариационной статистики. Впоследствии многие русские исследователи при решении вопроса о влиянии размеров первого года на дальнейший рост пользовались вариационно-статистическим методом.

Рабинерсон [30] первым поставил вопрос, определяет ли первый год роста окончательные размеры взрослых беломорских сельдей. Для решения его он установил корреляционную зависимость между значениями l_1 с одной стороны и l_2, l_3, l_4 — с другой.

В результате автор получил коэффициент корреляции между

$$l_1 \text{ и } l_2 - r = + 0,72,$$

$$l_1 \text{ и } l_3 - r = + 0,49,$$

$$l_1 \text{ и } l_4 - r = + 0,26.$$

Таким образом выяснилось, что чем старше сельдь, тем слабее положительное влияние размеров, достигнутых ею в стадии годовика; индивидуальные отклонения в темпе роста на первом году ее жизни не закрепляются в последующие годы, а, наоборот, нивелируются.

Кроме использования коэффициента корреляции, Рабинерсон сравнил также коэффициенты вариаций вычисленных длин отдельных возрастных групп. Выяснилось, что C (коэффициент вариации) для l_1 равен 16,2, l_2 — 9,5, l_3 — 6,83, l_4 — 5,24. Таким образом, степень варьирования с каждым годом уменьшалась, а весьма заметное уклонение от средней в ту и другую сторону длины годовиков все больше сглаживалось. Уменьшение с возрастом коэффициента корреляции (r) и коэффициента вариации (C) Рабинерсон определял как сглаживание длин у рыб одного поколения в силу стремления их сгруппироваться вокруг характерных для каждого типа роста средних величин.

После Рабинерсона многие русские ихтиологи в своих работах с различными рыбами стали строить корреляционные решетки и вычислять коэффициент корреляции между вычисленной длиной первого года — l_1 и длинкой в последующие годы — l_2, l_3 и т. д.

Таковы исследования зависимости между ростом первого года и последующими годами по лещу Урало-Каспийского района [24], азовской чехони [34], каспийской севрюги [29], по беломорской сельди [2, 10 и др.], по азовскому лещу [12], кубанскому судаку [35], жереху [15], густере [32].

Вычисляемые коэффициенты корреляции были всегда положительны, но значительны, как правило, лишь между l_1 и l_2 . С возрастом рыбы они уменьшались, а к концу ее жизни эта зависимость почти исчезала. Отсюда нередко делали выводы, что размеры, достигнутые на первом году жизни, положительно отражаются не только на длине, но и на скорости роста в последующие годы.

Н. Л. Чугунов [39] сделал обзор исследований, касающихся вопроса о влиянии роста первого года на размеры и темп роста рыб. Он выделил две стороны в данном вопросе. Во-первых, влияние роста длин годовиков (l_1) на длину рыб в последующие годы (l_2, l_3 и т. д.) и, во-вторых, влияние роста первого года ($l_1 = t_1$) на приросты последующих лет (t_2, t_3 и т. д.). Чугунов считает, что достигнутая рыбой большая длина на первом году ее жизни отражается положительно на ее размерах в последующие годы лишь как непосредственное влияние длины первого года. Показателями влияния являются положительные

корреляции между l_1 и l_2 , l_3 , l_4 и т. д. Обычно коэффициент корреляции наиболее высок между l_1 и l_2 . Между l_1 и l_3 , l_4 и т. д. этот коэффициент быстро уменьшается. Что же касается влияния длины первого года на приросты второго и последующих лет, то Н. Л. Чугунов говорит, что здесь наблюдаются «совершенно различные соотношения». К. К. Терещенко [33] для воблы и М. П. Маркун [24] для леща отмечали, что под влиянием внешних условий прироста тела происходят вне зависимости от размеров годовика. С. В. Аверинцев же [1], исследуя беломорских сельдей, впервые установил обратное соотношение приростов у одних и тех же особей за первый и последующие годы: «слишком большой прирост в одном году дает для тех же самых особей в последующие годы прирост ниже типичной средней».

Э. Уоткин [83] и Э. Форд [49] установили у атлантических сельдей отрицательную корреляцию между приростом первого года и последующих лет.

Рассмотрев эти отрицательные коэффициенты корреляций у атлантических и беломорских сельдей и переработав по методу Форда корреляционные решетки из работ русских исследователей по другим видам рыб, Н. Л. Чугунов пришел к заключению, что компенсационный рост, наблюдаемый многими ихтиологами, все же явление не всеобщее и не обязательное. Такой характер роста, по его мнению, вероятнее всего вызван какими-то сочетаниями гидрологических и биологических условий.

Анализ литературных данных привел исследователя к мысли, что влияние роста первого года жизни рыбы на последующий ее рост хотя и сохраняется, но с возрастом уменьшается. Постепенно происходит «выравнивание» размеров, которое уже отмечали многие ихтиологи [1, 2, 30, 33 и др.].

Однако некоторые из них считали что «выравнивание» роста происходит за счет «компенсационного роста». Н. Л. Чугунов не разделяет их точки зрения. Принимая положение, что «размеры рыб зависят от наследственно-закрепленных средних пределов видового или расового роста», как общепринятое, он полагает, что могут быть (иногда даже очень сильные) отклонения от этого среднего роста под влиянием гидрологических, биологических и промысловых факторов. Выравнивание с возрастом размеров быстро и медленно растущих рыб Н. Л. Чугунов подмечает даже в работе Киселевича. Так, для $l_1 = t_1$ различие в крайних длинах (см. табл. 6) равно 23,1 мм, а для t_3 и t_4 соответственно 14 и 14,4 мм*.

Н. Л. Чугунов считает наиболее вероятным, что схождение с возрастом вычисленных длин объясняется ранним созреванием быстро растущих рыб и наступающей вслед за этим задержкой темпа их роста.

Среди исследователей, обративших внимание на «феномен компенсационного роста» у атлантических сельдей, наиболее известными были Уоткин [83], Фарран [48], Форд [49, 50], Ходсон [56]) и Рунстрем [77], связавший это явление, как уже было сказано, с явлением «феномена Ли».

При анализе роста рыб Форд сначала строил корреляционные решетки и вычислял коэффициенты корреляции между размерными рядами l_1 и l_2 ; l_2 и l_3 ; l_3 и l_4 и т. д., как это делали Рабинерсон и другие русские исследователи. Кроме того, Форд вычислял уравнение регрессии между l_2 и l_1 для введения соответствующих поправок в составленные размерные ряды. Новым в его методе анализа явилось непосредственное сопоставление рядов l_1 с l_2 , а также рядов l_1 с рядами t_2 , получаемыми путем вычитания $l_2 - l_1$.

* Н. Л. Чугунов не обратил внимания на метод группирования, в силу которого приросты (t) вообще не пригодны для такого анализа.

Данные из работы Форда приведены ниже.

l_1	8,5	9,5	10,5	11,5	12,5	13,5	14,5	15,5	16,5	17,5	n
l_2	17,42	18,09	18,77	19,44	20,12	20,79	21,46	21,14	22,81	23,49	244
t_2	8,92	8,59	8,27	7,94	7,62	7,29	6,96	6,64	6,31	5,92	—

Коэффициент корреляции (между l_1 и l_2) — $r = +0,82$
 Уравнение регрессии $l_2 = 0,675 l_1 + 11,68$

Положительная корреляция между l_1 и l_2 довольно высока ($r = +0,82$), т. е. крупные годовики остаются более крупными и в старшем возрасте. Об этом же свидетельствует последовательное повышение длин l_2 по мере увеличения размеров l_1 . Однако приросты второго года (t_2), наоборот, с увеличением длин годовиков (l_1) закономерно уменьшаются. Крупные годовики растут медленнее, а мелкие быстрее. Такое сопоставление обнаруживает на втором году жизни рыб компенсацию роста.

Прием сопоставления размерных рядов l_1 с l_2 и t_2 , примененный Фордом, был использован Н. Л. Чугуновым при анализе литературы, имеющей отношение к компенсационному росту.

Ходсон [56] возражает против существования «компенсационного роста» в понимании Форда, Уоткина, Фарана и др. По мнению Ходсона, все северные сельди имеют одинаковую «кривую способности к росту» («the curve of ability to growth»), с колебаниями в каждом возрасте около средней моды, не имеющими существенного значения.

Различие в средних размерах сельдей одновозрастных групп обуславливаются двумя основными факторами: фактической разницей в возрасте. ввиду растянутости периода вылупления из икры, зависящего в свою очередь от длительности периода размножения и резкой задержкой роста при половом созревании, происходящем в разном возрасте.

Так, Ходсон полагает, что все северные атлантические сельди (у британских островов, норвежские и даже балтийские) обладают одинаковой потенциальной возможностью роста. На первом году жизни рост у всех форм сельдей одинаков*.

Задержка линейного роста со второго года у балтийских сельдей происходит в связи с ранним их созреванием; у других атлантических сельдей рост замедляется позже, на четвертом-пятом году в результате опять-таки наступления половой зрелости.

«Феномен компенсационного роста», по Ходсону, явление «иллюзорное», обусловленное различием фактического возраста сравниваемых рыб. При l_1 сельди могут иметь разницу в возрасте до трех месяцев в зависимости от времени их рождения. В силу этого графически их рост можно представить разными точками на одинаковых по форме кривых роста, или разными наклонами кривой. Ходсон иллюстрирует свою мысль примером из работы Форда, сравнивая сельдей двух группировок: при $l_1 = 8,5$ см и $l_2 = 11,5$.

На рис. 7 кривая AB представляет гипотетическую кривую роста сельди. Начало жизни рыбы в точке A на абсциссе — оси времени. Эта «кривая способности к росту» пересекает линию xy , представляющую конец первого года жизни, в точке $l_1 = 8,5$ см и далее в какой-то точке G линию OP , определяющую конец второго периода роста, т. е. l_2 . Чтобы изобразить этой кривой рост рыбы, у которой $l_1 = 11,5$, необходимо сдвигать всю кривую по абсциссе с точки A влево, пока она не пересечется с точкой 11,5. При $l_1 = 6,5$ кривую нужно передвигать

* Нами также отмечен примерно одинаковый рост на первом году жизни у различных видов и форм каспийско-азово-черноморских сельдей [13].

вправо, пока она не пересечет перпендикуляр длины l_1 в точке 6,5. На рисунке показан одинаковый рост трех сельдей разного возраста. Теперь можно определить не только длину (l_2), но и приросты этих сельдей на втором году жизни (t_2). Для этого от точек 11,5, 8,5 и 6,5 вычерчены линии, параллельные абсциссе. Они пересекают OP в точках c , d , e . Измерение расстояний между этими точками и точками H , G и F и даст искомый прирост. Из рисунка видно, что $Fe > Gd > Hc$, т. е. чем выше l_1 , тем меньше (при одинаковой кривой роста) прирост t_2 . Отсюда следует, что обратную зависимость между приростом первого года ($l_1 = t_1$) и второго (t_2) определяет исключительно размер годовика (l_1), а величина l_1 в свою очередь зависит от возраста рыбы. Ком-

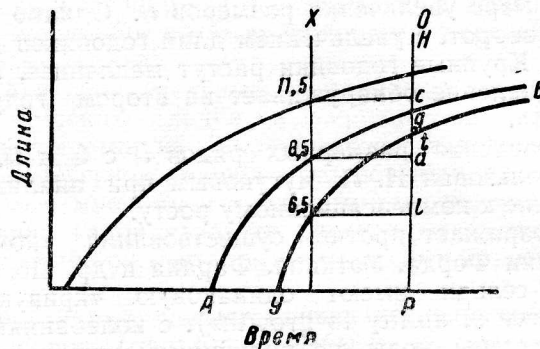


Рис. 7. Гипотетическая кривая роста сельди.

пенсационного роста нет, так как сопоставляются рыбы различного фактического возраста.

Форд, признавая некоторые методические замечания Ходсона правильными, решительно возражает против утверждения, что характер роста атлантических сельдей определяется одной врожденной кривой роста, нивелирующей влияние среды.

Используя метод математического анализа, он показал, что кривые роста могут быть не только различными, но и изменяться по форме под влиянием внешних условий. Однако эффект компенсационного роста существует и в том и в другом случае.

Таким образом, сущность разногласий между Ходсоном и Фордом заключается в следующем. Ходсон признает одну типичную кривую роста, начинающуюся в зависимости от времени рождения молоди в различных точках оси времени и затухающую в связи с созреванием. Форд считает, что у атлантических сельдей существуют различные формы кривых роста и что они могут видоизменяться в зависимости от условий жизни. По его мнению причина компенсационного роста заключена не в разновозрастности, а в размерах, достигнутых рыбой к началу нового периода роста.

В дальнейшем Рунстрем [77] также отрицает точку зрения Ходсона на компенсационный рост как на фактическую разницу в возрасте сельдей при l_1 , так как норвежские сельди нерестятся только раз в году — весной, причем период нереста у них относительно короток. Но Рунстрем устанавливает «компенсационный рост» между отдельными нерестово-возрастными группами норвежских сельдей. «Компенсация роста», по Рунстрему, заключается в том, что рыбы молодых нерестово-возрастных групп сначала растут быстрее, чем рыбы более старых нерестово-возрастных групп, но потом все происходит наоборот. Поэтому при сравнении возрастных групп величины роста, вычисленные на первых годах жизни рыб, сначала расходятся, а затем сходятся. Быстро растущие, вследствие ускоренного созревания замедляют свой рост раньше,

чем росшие медленно. Происходит выравнивание или «компенсация» роста. Такая компенсация находит свое выражение в типичном «феномене Ли». Такой компенсационный рост вызван, очевидно, той же причиной, что и типичный «фенсмен Ли». Рис. 3б, 4 и 5 характеризуют не только типичный «феномен Ли», но и показывают компенсацию роста в связи с созреванием и зрелостью*. Очевидно, в этом случае не типичный «феномен Ли» свидетельствует об отсутствии компенсационного роста такого вида (см. рис. 2).

Ван Остен, литературный обзор которого был нами использован, исследовал компенсационный рост ряпушек озера Гурон.

Сначала Ван Остен сравнил прирост поколений озерных ряпушек с 1916 по 1922 г. по возрастным группам. Он хотел установить, меняются ли у этих поколений с возрастом первоначальные отношения между величинами приростов первого года на обратные. Результаты оказались конфликтующими. У одних возрастных групп наблюдались с возрастом изменения в соотношениях приростов, у других — нет, т. е. хорошо росшие в данном году лучше росли и в следующем. Тогда Ван Остен распределил рыб одной возрастной группы на три приблизительно равные по числу экземпляров части в зависимости от вычисленной длины первого года — l_1 . В табл. 7 приведены размерные группы по l_1 составленные так: ниже 12,6 см; между 12,6—14 см; выше 14 см и соответствующие им вычисленные средние величины роста и прироста в последующие годы. Из таблицы видно, что рыбы, достигшие на первом году большей длины, сохранили это преимущество до конца жизни. Однако в процессе роста средние размеры рыб сближались. Так, различия между крайними длинами для $l_1 = 3,5$ см; для $l_2 = 2,2$; для $l_3 = 0,9$ см, а для l_4 уже только 0,5 см. Соотношение же приростов, наблюдаемое при t_1 (l_1), меняется на обратное. Медленно росшие на первом году показывают в последующие годы высокие приросты (t_2, t_3, t_4), а быстро росшие — низкие.

Происходит (по Остену) компенсация роста, которая, однако, не лишает до конца жизни хорошо росших на первом году их первоначального преимущества.

Ван Остен показал также, что если распределить рыб на размерные группы в каком-либо другом возрасте, а не в l_1 , то явления компенсационного роста не обнаружится.

Хайл [54, 55] при исследовании компенсационного роста у тех же ряпушек взял для сравнения 2 пробы по признаку размерного распределения в них длин первого года (l_1). Ряд l_1 в одной пробе был одновершинным (унимодальным), в другой — двухвершинным (бимодальным). В двухгодичном возрасте (l_2) произошло сближение вершин ряда второй пробы и из бимодального он превратился в унимодальный. Это обстоятельство, по Хайлу, явилось показателем компенсационного роста на втором году. Компенсационная тенденция роста за один сезон превратила распределение длин из многовершинного, рассеянного, в одновершинное, сгущенное (рис. 8).

В большей степени выявило компенсационный рост в этих пробах сопоставление коэффициентов корреляции между вычисленной длиной годовиков — l_1 и двухгодовиков — l_2 , вычисленным ростом за первый год — $t_2 = l_1$ и приростом за второй — t_2 и, наконец, ростом за первый год — l_1 и длиной, достигнутой ко времени взятия пробы — l (табл. 8).

* Рунстрем рассматривает промежуточную океаническую стадию норвежских сельдей как период созревания. Едва ли это так. Длительность этого периода — 2 года — велика для созревания. Нам кажется, что этот период следует рассматривать как особый, подготавливающий наступление половой зрелости, при котором в силу особого физиологического состояния, рыбы сравнительно немного передвигаются, усиленно питаются, у них задерживается рост и интенсивно накапливаются жировые отложения.

На основании показателей коэффициента корреляции Хайл делает следующие выводы:

1) компенсационный рост проявляется в обеих группах, как с унимодальным, так и с бимодальным распределением длин первого года

Таблица 7
Сравнение вычисленного роста и приростов четырехгодовалых ряпушек, сгруппированных по длинам первого года, см

Размерная группа	l_1	l_2	l_3	l_4	t_1	t_2	t_3	t_4	n
Ниже 12,6	11,3	17,9	21,9	24,0	11,3	6,6	4,0	2,1	73
12,6—14	13,4	19,4	22,5	24,3	13,4	6,0	3,1	1,8	85
Выше 14	14,8	20,1	22,8	24,5	14,8	5,3	2,7	1,7	82

(показатель — отрицательная корреляция между l_1 и t_2). Но такой рост в группе с рассеянными вычисленными длинами первого года интенсивней. Отрицательная корреляция в бимодальной группе выше, чем в унимодальной;

Таблица 8
Корреляция между l_1 и длиной второго года (l_2), приростом второго года (t_2) и общей наблюдаемой длиной (l) в двух пробах

Исходные величины	Коэффициент корреляции и его вероятная ошибка	
	I проба	II проба
l_1 и l_2	+ 0,513 ± 0,046	+ 0,708 ± 0,027
l_1 и t_2	- 0,311 ± 0,056	- 0,826 ± 0,017
l_1 и l	+ 0,404 ± 0,052	+ 0,399 ± 0,045

2) не только компенсационный рост, но и положительное влияние приростов первого года на размеры второго резче проявились у рыб с рассеянным рядом l_1 (положительный коэффициент корреляции l_1 и l_2 во второй пробе выше, чем в первой);

3) компенсационный рост с возрастом уменьшает, но окончательно не уничтожает различий в длине быстро и медленно росших годовиков (положительная, хотя и сниженная корреляция между l_1 и l в обеих группах близки).

Таким образом, Хайл при изучении явлений компенсационного роста применяет метод анализа корреляционных зависимостей, как это делали многие ихтиологи.

Он приходит к выводу, что компенсационный рост у озерной ряпушки в группах рыб с большим рассеиванием длин в конце первого года жизни выражен резче, чем в группах с малым рассеиванием. Хайл не высказывает предположений о причинах, обуславливающих такой рост, и не говорит о какой-либо зависимости между «феноменом Ли» и «компенсационным ростом».

Смит [79] отмечает, что «компенсационный рост» установлен у многих североамериканских сиговых рыб и представляет собой, вероятно, явление всеобщее. Он исследовал «компенсационный рост» у озерной ряпушки, как и Ван Остен, распределяя рыб по отдельным размерным группам соответственно вычисленным длинам первого года, а затем сравнивал рост и приросты этих одноразмерных и одновозрастных групп за последующие годы (корреляционных решеток он не строил и

коэффициентов корреляции не вычислял). При такой группировке четко выражена обратная зависимость между приростами первого года и последующих лет, т. е. явление «компенсационного роста» (табл. 9) *. Однако Смит развивает этот метод анализа, образуя исходные размерные группы не только для первого года, но и для других лет жизни. Во всех таких случаях наблюдается наибольшее расхождение в длинах возраста сгруппирования и, наоборот, схождение средних длин в по-

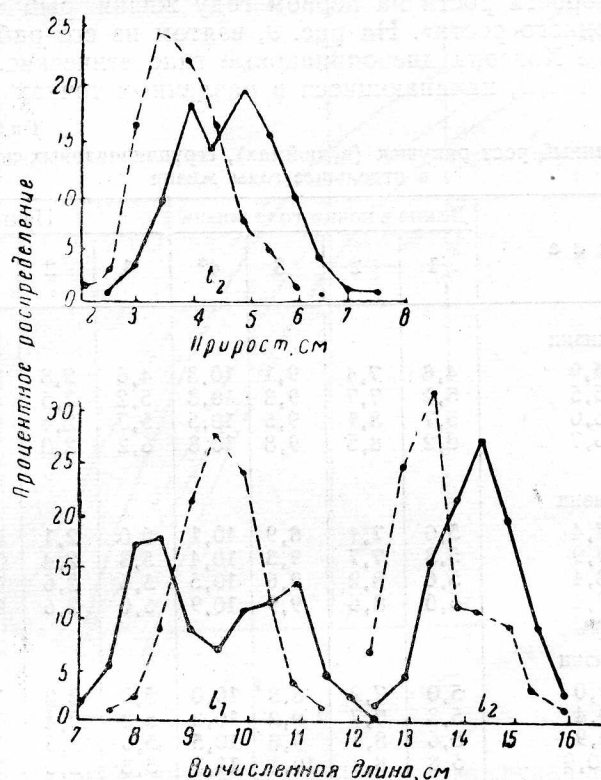


Рис. 8. Частотное распределение длин и приростов (в см) ряпушек двух поколений, отличающихся одновершинными (---) и двухвершинными (—) рядами l_1 .

следующих или предшествующих годах роста (см. табл. 9). Причина, по Смицу, заключается в широком и разнообразном варьировании скорости роста рыб. Группа рыб любого возраста, одинаковых по длине, включает такие особи, которые сильно отличались своими размерами в прошлом и будут отличаться впоследствии.

Особи из групп годовиков равной длины с возрастом все больше и больше варьируют в темпе роста, составляя все более заходящие друг за друга вариационные ряды длин и поэтому сближаясь средними. Сближение средних длин отражается на компенсационном изменении приростов.

В своей работе Смит рассматривает точки зрения английских исследователей Форда и Ходсона на компенсационный рост атлантических сельдей. Он считает, что, несмотря на различные толкования сущности «компенсационного роста», оба автора признают влияние длины рыбы

* Таблица взята из работы Смита.

на ее последующий прирост. По мнению обоих, размер, а не возраст обуславливает последующий рост. В доказательство в одной из таблиц Смит приводит вычисленный рост ряпушек одинакового размера, но разного возраста (двух- и трехгодовиков). Оказывается, что длина и приросты этих рыб в следующем году были одинаковыми, несмотря на годовую разницу в возрасте. Смит согласен с Фордом в том, что кривые роста изменяются под влиянием внешних условий. Он графически поясняет свое и Форда положение о воздействии размера и различной скорости роста на первом году жизни рыб на проявление «компенсационного роста». На рис. 9, взятом из его работы, представлены по схеме Ходсона две одинаковые гипотетические кривые роста, а именно *AA* и *BB*, начинающиеся в различных точках оси времени.

Таблица 9

Вычисленный рост ряпушек (в дюймах), сгруппированных по размеру в отдельные годы жизни

Д л и н а	Длина в конце года жизни				Прирост			
	1	2	3	4*	1	2	3	4
1-й год жизни								
3,7—4,9	4,6	7,4	9,1	10,3	4,6	2,8	1,7	1,2
4,9—5,5	5,2	7,7	9,3	10,3	5,2	2,5	1,6	1,0
5,5—6,0	5,7	8,1	9,5	10,5	5,7	2,4	1,4	1,0
6,0—6,7	6,2	8,5	9,8	10,8	6,2	2,3	1,3	1,0
2-й год жизни								
6,0—7,4	5,0	7,1	8,9	10,1	5,0	2,1	1,8	1,2
7,4—7,9	5,3	7,7	9,3	10,4	5,3	2,4	1,6	1,1
7,9—8,4	5,6	8,2	9,6	10,5	5,6	2,6	1,4	0,9
8,4—9,4	6,0	8,6	9,9	10,9	6,0	2,6	1,3	1,0
3-й год жизни								
8,1—9,0	5,0	7,2	8,8	10,0	5,0	2,2	1,6	1,2
9,0—9,4	5,3	7,7	9,2	10,2	5,3	2,4	1,5	1,0
9,4—9,9	5,6	8,1	9,6	10,5	5,6	2,5	1,5	0,9
9,9—10,9	5,8	8,4	10,1	11,1	5,8	2,6	1,7	1,0
4-й год жизни								
9,3—10,0	5,2	7,4	8,9	9,9	5,2	2,2	1,5	1,0
10,0—10,4	5,4	7,8	9,2	10,2	5,4	2,4	1,4	1,0
10,4—10,9	5,6	8,0	9,5	10,6	5,6	2,4	1,5	1,1
10,9—12,1	5,7	8,3	10,0	11,2	5,7	2,6	1,7	1,2

* Длина при поимке.

В силу возрастного различия эти одинаковые кривые имеют (при времени T) различную длину (ac и av) и поэтому приросты (при времени $T + 1$) обратны достигнутым до этого размерам ($lf > fg$). Ходсон, как отмечалось раньше, объяснял такую компенсацию роста возрастным различием при росте по одинаковой кривой. Смит считает, что результат окажется таким же, если рыбы, родившиеся в одно время, будут расти в пределах времени T с различной скоростью. Так, среди рыб (см. рис. 9), появившихся на свет во время O , одни могут расти быстро, а другие — медленно. Ко времени T первые достигнут длины ac , а вторые — к тому же времени — длины av . В силу того что последующий рост зависит от достигнутых ранее размеров, быстро росшие, нагнавшие в первый отрезок времени старших особей, продолжают рост уже по их кривой (AA), а медленно росшие — по кривой родившихся

позже (*BB*). В этом случае эффект компенсационного роста будет одинаковым при различных кривых роста — *AA* и *OA*; *BB* и *OB*.

Так Смит подчеркивает значение для скорости роста вообще и для «компенсационного роста», в частности начальных, «стартовых» длин рыб. Быстрый рост увеличивает размеры и обуславливает этим замедление скорости роста в дальнейшем.

Н. Д. Билый [4, 5] при своих исследованиях основных закономерностей

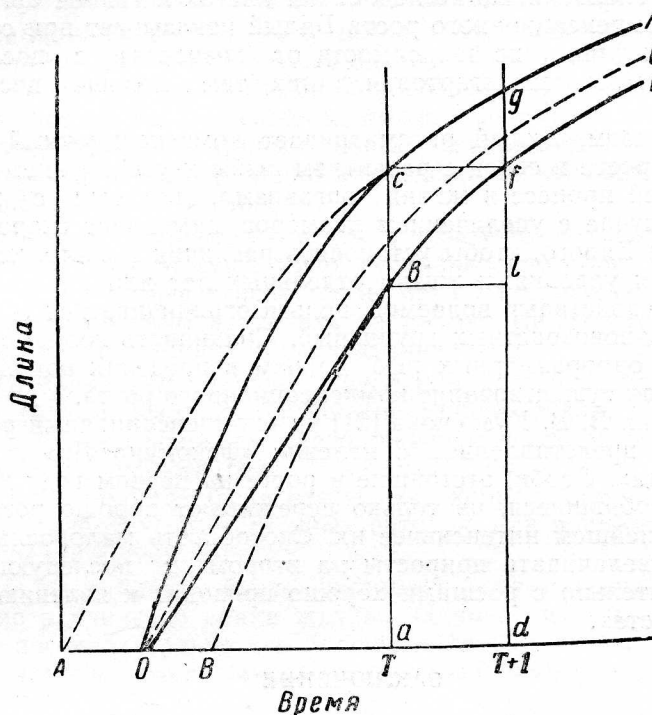


Рис. 9. Влияние стартовой длины на рост за сезон.

стей роста рыб большое внимание уделяет компенсационному росту. Метод его анализа состоит в том, что он сопоставляет средние размеры рыб в начале периода роста и в конце его (l_1, l_2), приросты за определенный период (например t_1 и t_2) и скорость роста по формуле Шмальгаузена*.

$$\frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0,4343(t_2 - t_1)}$$

Причем исходит он не только из возрастной зависимости, но и из длины, достигнутой рыбой к началу нового годового периода роста.

Н. Д. Билый, как и Смит [79], Вульффорд [81], Ларкин и др. [58], показал, что рост и скорость роста у рассматриваемых им рыб зависит от достигнутой ими длины к началу нового периода роста, а не от возраста.

Для этого он провел большую работу по сравнению роста и скорости роста у многих рыб одинаковой стартовой длины, но разного возраста. Оказалось, что статистическая достоверность отличий

$$\frac{M_2 - M_1}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

в последующем приросте и размере не выходит за пределы нормы, т. е. трех.

* В формуле Шмальгаузена t обозначает время, а не прирост.

Компенсация роста, по Билому, определяется внутренними факторами роста, которые в значительной мере зависят от достигнутой рыбой длины. По мере развития и роста организма эти факторы изменяются. С увеличением размеров тормозящее влияние внутренних факторов на рост увеличивается. Н. Д. Билый связывает такое накопление внутренних тормозящих рост факторов с какими-то изменениями, происходящими в клеточном и тканевом составе тела животного, ссылаясь при этом на некоторые специальные исследования клеток и тканей организмов*.

Явление компенсационного роста Билый показывает при сопоставлении стартовых длин (вне зависимости от возраста) с последующим приростом. Чем больше стартовая длина, тем меньше последующий прирост.

Таким образом, Билый рассматривает компенсационный рост как замедление в росте в связи с развитием рыбы и увеличением ее длины, т. е. как общий процесс в жизни организма, который с возрастом, а в данном случае с увеличением размеров, замедляет скорость роста.

По мнению Билого, чтобы установить различия в росте, которые могут вызываться условиями жизни отдельных лет или определяться неодинаковыми свойствами водоемов, нельзя ограничиваться сравнениями приростов у одновозрастных групп рыб. Сравнить годовые приросты необходимо у одноразмерных рыб, причем в пределах одновозрастных групп, учитывая существование компенсационного роста.

Точка зрения В. В. Кузнецова [21] на «компенсационный рост» тесно связана с его представлением о явлении «феномена Ли» и причинах, его вызывающих. Особи, отставшие в росте на первом году жизни, как более приспособившиеся, не только переживают хорошо росших, но и растут в дальнейшем интенсивнее их. Способность малорослых годовиков сильнее увеличивать приросты на втором и последующих годах жизни сравнительно с росшими хорошо приводит к явлению «компенсационного роста».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из литературы, в той или иной степени касающейся исследования «компенсационного роста», можно выделить два вида его проявления. В одном случае «компенсационный рост» обнаруживается между возрастными или нерестово-возрастными группами различных или одних и тех же поколений (по терминологии иностранных ихтиологов — классов). В другом — внутри отдельных возрастных групп, между так или иначе составленными группировками.

В первом случае методом анализа является сопоставление средних вычисленных величин роста разновозрастных или разнонерестовых групп рыб. Расходящиеся, веерообразные кривые роста (см. рис. 1, 2

* Под ростом автор понимает «увеличение единицы живой массы тела организма на единицу времени» и ведет расчет по формуле Шмальгаузена:

$$\frac{\lg v_2 - \lg v_1}{0,4343 (t_2 - t_1)}$$

Но, без объяснений, заменяет в формуле массу тела v (определяемую обычно весом или объемом) длиной l :

$$\frac{\lg l_2 - \lg l_1}{0,4343 (t_2 - t_1)}$$

Возникает вопрос: если в определенный отрезок времени линейный рост, а следовательно, рост позвоночника и черепа у рыб замедляется, а весовой ускоряется, то каково же влияние внутренних факторов роста организма — тормозящее или стимулирующее? Нам кажется, что при постановке вопроса о внутренних факторах роста следовало показать форму зависимости между линейным и весовым ростом.

и 3) свидетельствуют о том, что между возрастными и нерестово-возрастными группами нет компенсационного роста. Если же первоначально отклонившиеся кривые роста в дальнейшем сближаются (см. рис. 3б, 4 и 5), «компенсационный рост» есть.

Из сказанного вытекает, что «феномен Ли» в его типичном виде одновременно может иногда рассматриваться как «феномен компенсационного роста» и наоборот. Естественно, что в этих случаях компенсационный рост вызывается теми же причинами, что и «феномен Ли».

«Компенсационный рост» между возрастными или нерестово-возрастными группами, как и его отсутствие, не свидетельствует об отсутствии такого роста между особями одновозрастных групп. Так, озерные ряпушки, исследованные Смитом, имели «феномен Ли» в виде расходящихся, веерообразных кривых роста, говорящих об отсутствии компенсации роста, и одновременно компенсационный рост внутри возрастных групп (см. рис. 1 и табл. 9).

Чтобы установить, имеет ли место в каком-то конкретном случае «компенсационный рост», существует несколько способов. Нам кажется, наиболее прост и эффективен такой метод. Годовиков какой-либо возрастной группы нужно разделить на размерные группы, а затем сравнить их длины и приросты в последующие годы.

В табл. 10 приведены средние вычисленные длины и приросты различных рыб (беломорские и мурманские сельди, судак, лещ, чехонь, вобла) определенного возраста, расположенные соответственно размерным группировкам первого года. Размерные ряды для вычисления средних длин и приростов были взяты из корреляционных решеток, приведенных в работах отечественных авторов, или построены на материале приложений к этим работам.

Как видно из таблицы, более крупные годовики всегда сохраняют преимущество в длине до конца жизни. Однако их средние длины с возрастом последовательно все больше и больше сближаются, о чем говорят закономерно уменьшающиеся различия между крайними средними длинами.

Сближение средних длин свидетельствует о значительном, все усиливающемся захождении друг за друга вариационных рядов длин. Происходит выравнивание, сглаживание длин, или «компенсация роста».

Крупные годовики ($t_1 = l_1$) растут в последующие годы медленнее, чем мелкие.

Если же в размерные группы объединять не по l_1 , а по l_2, l_3 и т. д., результаты получатся обратные, т. е. отрицающие «компенсационный рост». Пользуясь материалами Рабинерсона [30], мы произвели соответствующие вычисления, распределив четырехгодовалых сельдей (сборы 5 и 6 июля 1928 г.) на 3 размерные группы — 23,1—20,4 см; 24,1—25 и 25,1—26 см (табл. 11).

При таком анализе не только средние длины, но и средние приросты располагаются в прямой зависимости от расположения средних сгруппированных длин четырехгодовиков. То же получается и для воблы, если тот же самый материал из работы Терещенко [33] сгруппировать по длинам не в пределах l_1 , как в табл. 10, а в пределах конечных возрастов — трех- и пятилетков, как в табл. 11. Отсюда вытекает и неверный вывод об отсутствии «компенсационного роста».

Конечно, констатация «компенсационного роста» внутри возрастных групп сама по себе еще не раскрывает сущности причинных связей в этом явлении.

Но «компенсационный рост» внутри возрастных групп вызывает необходимость при сравнении линейных приростов рыб учитывать влияние на рост начальной, «стартовой» длины.

Рост рыб в зависимости от длины первого года

Таблица 10

Размерные группы роста рыб, см	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	n	По данным
Беломорская сельдь												
5,1—6	5,55	12,96	19,39	24,48	—	5,55	7,41	6,43	5,09	—	78(77) 69(70)	Рабинерсона (1925)
6,1—7	6,55	13,77	19,97	24,95	—	6,55	7,22	6,20	4,98	—		
Мурманская сельдь												
7,1—8	7,55	17,09	—	—	—	7,55	9,54	—	—	—	46	
8,1—9	8,55	17,75	—	—	—	8,55	9,20	—	—	—	70	
9,1—10	9,55	18,58	—	—	—	9,55	9,03	—	—	—	37	
Лещ Азовского моря												
6—9	7,80	18,43	—	—	—	7,80	10,63	—	—	—	32	
9—11	10,30	19,57	—	—	—	10,30	9,27	—	—	—	41	
11—15	12,18	20,92	—	—	—	12,18	8,74	—	—	—	27	Н. А. Дмитриева (1931)
Сороцкая сельдь												
4,1—5	4,55	10,25	14,30	—	—	4,55	5,70	4,05	—	—	83(81)	
5,1—6	5,55	10,86	14,38	—	—	5,55	5,31	3,52	—	—	104(107)	
6,1—7	6,55	11,40	14,82	—	—	6,55	4,85	3,42	—	—	55(53)	О. П. Антиповой (1928)
Кубанский судак												
14,6—16,5	15,55	33,16	45,90	51,94	54,85	15,55	17,61	12,74	6,04	2,91	31	
16,6—18,5	17,55	34,10	46,47	52,99	55,80	17,55	16,55	12,37	6,52	2,81	36	Н. И. Чугуновой (1931)
Чехонь Азовского моря												
10—11	10,55	17,59	25,68	31,04	—	10,55	7,04	8,09	5,36	—	24	
11—12	11,55	18,72	26,26	31,25	—	11,55	7,17	7,54	4,99	—	63	
12—13	12,55	19,85	27,30	31,83	—	12,55	7,30	7,45	4,53	—	39	
13—14	13,55	20,67	27,75	32,20	—	13,55	7,12	7,08	4,45	—	26	В. Н. Тихонова (1928)
Вобла												
4,6—6,9	6,2	11,6	16,1	—	—	6,2	5,4	4,5	—	—	15	
7,0—9,6	7,8	13,3	17,2	—	—	7,8	5,5	3,9	—	—	14	
5,2—7,0	6,2	10,9	14,7	17,8	21,4	6,2	4,7	3,8	3,1	3,6	38	
7,1—8,7	7,8	12,5	15,9	18,5	21,9	7,8	4,7	3,4	2,6	3,4	36	Терещенко (1913)

Рост и приросты рыб различных размерных групп

Размерные группы роста рыб, см	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5	n	По данным	
Беломорская сельдь четырёхгодовики													
23,1—24	5,78	12,85	18,88	23,55	—	5,78	7,07	6,03	4,67	—	30	Рабинерсона (1925)	
24,1—25	6,22	13,43	19,60	24,55	—	6,22	7,11	6,17	4,95	—	60		
25,1—26	6,48	13,87	20,27	25,55	—	6,48	7,39	6,40	5,28	—	28		
Вобла трехгодовики													
11,6—16,8	6,9	11,6	15,4	—	—	6,9	4,7	3,8	—	—	15	Терещенко (1913)	
16,8—18,6	7,1	13,3	17,8	—	—	7,1	6,2	4,5	—	—	14		
пятилетки													
19,0—21,4	6,9	11,3	14,8	17,4	20,7	6,9	4,4	3,5	2,6	3,3	38		
21,4—25,4	7,2	11,8	15,8	18,8	28,8	7,2	4,6	3,9	3,1	4,0	36		

На рис. 10 сопоставлены вычисленные длины двухгодовиков (l_2) и соответствующие им приросты на третьем году жизни (t_3) у трехгодовиков лещей 14 поколений [11, 14].

Вполне понятно, что размер приростов определялся условиями существования. Однако обратная связь между l_2 и t_3 , особенно при небольших l_2 , говорит о дополнительном влиянии на прирост размеров

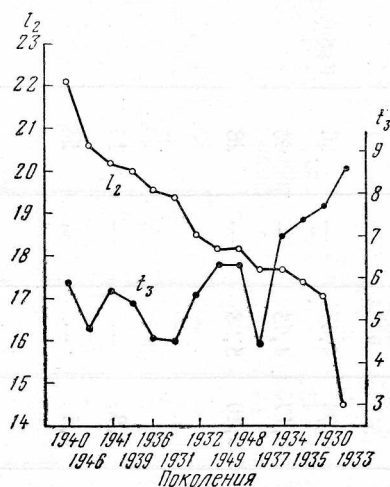


Рис. 10. Зависимость приростов (t_3) от «стартовой» длины (l_2) у трехгодовалых лещей.

начальной, «стартовой», длины (l_2). Чтобы исключить это влияние, необходимо в дальнейшем усовершенствовать методику сравнительного анализа.

Компенсационный рост внутри возрастных групп требует подведения основательного фундамента под существующие методы вычисления длины рыб. Иначе компенсационный рост, как и «феномен Ли», будут пытаться объяснить в первую очередь порочностью методики расчисления роста рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверинцев С. В. Сельди Белого моря. Тр. Научн. инст. рыбн. хоз. Т. II. Вып. 1, М., 1927.
2. Антипова О. П. Исследования над сорожкой сельдью весенних уловов 1927 г. Известия. Отд. прикладной ихтиологии. Т. VIII. Л., 1928.
3. Барсуков В. В. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биологии водохранилищ. Т. 1 (4). Л., Изд. АН СССР, 1959.
4. Билый Н. Д. Общие закономерности роста рыб. Киев, Изд-во АН УССР, 1950.
5. Билый Н. Д. Рецензия на работу Н. И. Чугуновой «Руководство по изучению возраста и роста рыб». «Зоол. журн.». Т. XXXIX. Вып. 6, 1960.
6. Брюзгин В. Л. О характере роста рыб. «Вопр. ихтиол.». Вып. 15, 1960.
7. Васнецов В. В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых «Зоол. журн.». Т. XIII. Вып. 3. АН СССР, 1934.
8. Васнецов В. В. О сравнительной характеристике роста рыб. «Зоолог. журн.». Т. XVI, 1937.
9. Вовк Ф. И. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. биол. ст. «Борок». М., Изд. АН СССР. Вып. 2. 1955/1956.
10. Герасимов И. М. О мелкой кандалакшской сельди весенних уловов 1929 г. Известия Ленинградского научн.-исслед. ихтиол. ин-та, Т. XI. Вып. 2. 1931.
11. Дементьева Т. Ф. Методика составления прогнозов по лещу Северного Каспия. Тр. Всесоюзн. науч.-исслед. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии (БНИРО). Т. XXI, М., 1952.

12. Дмитриев Н. А. Лещ азовского моря. Тр. Азово-Черноморской науч. пром. экспед. Вып. 6. М., 1931.
13. Замахаев Д. Ф. Сравнение роста отдельных видов каспийских сельдей. «Зоол. журн.». Т. XXVIII. Вып. 6, 1949.
14. Земская К. А. Рост и половое созревание леща в связи с изменением его численности. Динамика популяций морских рыб. Тр. ВНИРО. Т. XXXIV, 1958.
15. Зернов М. По Чугунову Н. Л. [40].
16. Казанчеев Е. Н. Некоторые данные о биологии и промысле долгинской сельди. Вопр. ихтиол. Вып. 5, 1955.
17. Киселевич К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1921 г. Тр. Астраханской ихтиол. лабор. Т. V. Вып. 2, Астрахань, 1922.
18. Киселевич К. А. Возраст и темп роста проходных рыб Волго-Каспийского района. Рыбное хоз-во кн. III. Научрыббюро. М., 1923.
19. Киселевич К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории за 1923 г. Тр. Астраханской ихтиол. лабор. Т. VI. Вып. 1, Астрахань, 1924.
20. Кузнецов В. В. Влияние условий первого года жизни на формирование биологических свойств взрослых особей. Третья экологич. конференция. Тезисы доклада Ч. II. Киев, Изд. Киевск. Гос. ун-та, 1954.
21. Кузнецов В. В. О так называемом «феномене Ли». Вопр. ихтиол. Вып. 8, 1957.
22. Лаптев И. П. О методах обратного расчисления роста рыб, Тр. Томского Гос. ун-та. Т. 125. Сер. биол., Томск, 1953.
23. Ли Р. Определение роста рыб. Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, 1926.
24. Маркун М. П. Возраст и рост уральского леща. Известия отд. прикл. ихтиол. ГИОА. Т. VI. Вып. 2. Л., 1927.
25. Махмудбеков А. А. Об определении возраста каспийского пузанка. Сб., посв. научн. деят. Н. М. Книповича. М., 1939.
26. Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. Л., Снабтехиздат, 1933.
27. Остроумов А. А. Темп полового созревания каспийского пузанка. «Зоол. журн.». Т. XXVIII. Вып. 5, 1949.
28. Остроумов А. А. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. Тр. ин-та биол. водохранил. 1 (4). 1959.
29. Петров В. В. Материалы по изучению роста и возраста каспийских осетровых. Известия отд. прикл. ихтиол. ГИОА. Т. VI. Вып. 2. Л., 1927.
30. Рабинерсон А. И. Материалы по исследованию беломорских сельдей. Тр. науч.-исслед. ин-та по изучению Севера. Вып. 25. М., Изд. научно-техн. отд. ВСНХ, 1925.
31. Рост животных. Сб. работ. Биомедгиз. М.-Л., 1935.
32. Савватимский И. П. Промыслово-биологический очерк «камсового» (уклеечно) лова на Дону. Тр. Азово-Черноморской науч. пром. экспед. Вып. 3. М., 1928.
33. Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость. Тр. Астраханской ихтиол. лаб. Т. III. Вып. 2, Астрахань, 1913.
34. Тихонов В. Н. Чехонь (*Pelecus cultratus* L.) бассейна Азовского моря. Тр. Азово-Черноморской науч. пром. экспед. Вып. 3. М., 1928.
35. Чугунова Н. И. Биология судака Азовского моря. Тр. Азово-Черноморской науч. пром. экспед. Вып. 9. М., 1931.
36. Чугунова Н. И. К методике изучения возраста воблы по чешуе. Тр. ВНИРО. Т. XI. М., 1940.
37. Чугунова Н. И. О восстановлении истории индивидуальной жизни рыбы по ее чешуе. «Зоол. журн.». Т. XXXIV. Вып. 5, 1955.
38. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд. АН СССР, 1959.
39. Чугунов Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астраханской науч. рыбхоз. ст. Т. 6. Вып. 3, 1928.
40. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. Рост животных. Сб. работ. М. — Л., 1935.
41. Шутова-Корж И. В. Особенности распределения роста и созревания сельдей отдельных поколений в Баренцевом море. Сб. советских рыбохоз. исслед. в морях Европейского Севера. ВНИРО — ПИИРО. М., 1960.
42. Alm Gunnar. Connection between Maturity, Size and Age in Fishes. Fishery Board of Sweden. Institute of Freshwater Research Drottningholm. Report N 40, Lund., 1959.
43. Carlander D. Growth, length, weight relationship and population fluctuations of tullibee, *Leucichthys artedi*, tullibee, with reference to the commercial fisheries, Lake of the Weeds, Minnesata. Trans. American Fisheries Soc. Vol. 73, pp. 125—136, 1945.
44. Cooper P. Age growth, and morphometry of the cisco *Leucichthys artedi* in Blind Lake, Washtenaw County, Michigan. Papers Michigan Acad. Sciences, Arts and Letters, Vol. 22, Zoology 1937, pp. 563—571.
45. Dahl K. The age and growth of salmon and trout in Norway, as shown by their scales. Salmon and Trout Assoc, London 1910.
46. Dahl. Review by of Arthur Hutton in Salmon and Trout Magazine, N 17, 1918

47. Delsman H. C. Über des Wachstum von Nordseehering und Zuiderseehering nach Untersuchungen on den Schuppen. In Rapporten in Verhandelingen (1913—1919). 1914. (По Оцену, 1929).
48. Farran Y. P. Note on the Growth-Rate of Herring in the Irish Sea. Journ. du Cons. In-t. Vol. III, No 3, Copenhagen, 1928.
49. Ford E. Herring investigations of Plymouth Methods of collection and treatment of data. Journ. of the Mar. Biolog. Assoc. Vol. XV, No 1, 1928.
50. Ford E. An account of the herring investigation; conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933. Journ. Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 19, No 5, 1933, pp. 305—384.
51. Fraser C. M. Growth of the spring salmon. Transactions Pacific Fisheries Society, 1916. (По Оцену, 1929.).
52. Graham M. 1935 Letter to the Editor. Journal du Conseil. Vol. X, No 3, 1935.
53. Gilbert G. H. Contributions to the life history of the sockeye salmon (No 1). Report Commissioner of Fisheries. Province of British Columbia, 1914. (По Оцену, 1929).
54. Hile Ralp. Age and growth of the cisco *Leucichthys artedi* in the lakes of the northeastern Highlands. Wisconsin. Bulletin of the Bureau of Fisheries. Vol. XLV, Bull. No 9, Washington, 1936.
55. Hile Ralp. Age and growth of the rock bass *Amblaplites rupestris* in Nebish Lake, Wisconsin, Trans. Wisconsin. Acad. Sciences, Arts and Letters. Vol. 33, 1941.
56. Hodgson W. Investigations into the age length and maturity of the herring of the southern North Sea. Par. III. The composition of the catches from 1923—1928. Min. of Agric. and Fisheries. Fishery Investigations, ser. II. Vol. 11, No 7, 1929.
57. Hubbs, Carl. An ecological study of the life History of the fresh-water atherine fish *Labidesthes siculus*. Ecology. Vol. 11, No 4, 1921. (По Оцену, 1929).
58. Larkin P. A., Terpenning J. G. and R. R. Parker. Size as a determinant of growth rate in Rainbow trout *Salmo gairdneri*. Trans. Amer. Fish. Soc. 86, 1956.
59. Lea E. On the method used in the herring investigations Publ. Circonstance du Cons. Perm. Int. Pour l'Expl. de la Mer. No 53, 1910.
60. Lea E. Further studies concerning the methods of calculations the growth of herrings. Publ. Circonstance de Cons. Perm. Int. pour l'expl. de la Mer. 66, 1913.
61. Lea E. A modification of the formula for calculation of the growth of herring. Cons. intern. explor. mer. Rapp. 108 (1), 1938.
62. Lee R. A. review of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales. Fish. invest. ser. 11. Vol. 4, No 2, London 1920.
63. Me Cay C. M. & oth. The nutritional requirements of trout and chemical composition of the entire trout body. Trans. American Fish. Soc. Vol. 61, 1931, Hartford, 1931.
64. Meek A. The scales of the berring and their value as an aid to investigation. Report. Dave Marine Laboratory, Cullercoat, No 5, Vol. V., 1916.
65. Menzies W. S. M. & P. K. C. Macfarlane. Salmon Investigations in Scotland, 1923. I. Fisheries Board for Scotland Salmon Fisheries No IV, 1926. (По Оцену, 1929.).
- 65a. Menzies W. S. M. and P. K. C. Macfarlane. 1926 A. IDEM II. Salmon of the River Spey No. 5.
66. Molander Arvid R. Studies in the growth of the herring, especially with regard to the examination of the scales for determining its growth. Ur. Svenska Hydrografsk-Biologiska Kommissionena Skrifter VI. 1918.
67. Mottram. An analysis of scales of herjing sea trout. Salmon and Trout Magazine N 13, London, 1916. (По Оцену, 1929.).
68. Nall G. H. The sea trout of the River Ewe and Lach Maree. Fishery Board for Scotland Salmon Fisheries, N 1, 1926. (По Оцену, 1929.).
69. Neave. On the Histology and Regeneration of the Teleostei scale. The Quart Journ. of Microsc. sc. Offord. T. 81, 4, 1940.
70. Oosten Van J. Life history of the lake herring (*Leucichthys artedi*) of lake Huron as revealed by its scales with a critique on the scale method. Bull. U. S. Bureau of Fisheries. Vol. 44, 1929.
71. Oosten Van J. The Age and Growth of Fresh-Water Fishes. A Symposium on Hydrobiology. The University of Wisconsin Press, 1941.
72. Osborne & oth. The effect of retardation of growth upon the breeding period and duration of life of rats. Science, N 5, Vol. 45, 1917.
73. Ottestad Per. Statistical Analysis of the Norwegian Herring Population. Rapp. et Proc.-Verb. Vol. LXXXVIII, 1934.
74. Ottestad Per. On the Relation between the Growth of the Fish and the Growth of the Scales. Rapports et Proc.-Verb. Vol. CVIII, part. 1, 1938.
75. Paget G. W. A Report on the Scales of some Teleostean Fish with Special Reference to their Mode of Growth Fish. Invest. II, IV, 3, 1920.
76. Pevsner V. Zur Frage über die Struktur und die Entwicklung der Schuppen einiger Knochenfische. Zool. Anzeiger, Bd 68, 11/12, 1926.
77. Runnstrom, S. A study on the Life History and Migrations of the Norwegian Spring-Herring. Rep. Norw. Fish and Marine Invest. Vol. V, No 2, Bergen, 1936.

78. Savage K. E. Report on age determination from scales of young herring with special reference to the use of polarised light fish. *Investig. Ser. II Sea Fisheries*. Vol. IV, N 1, 1919.

79. Smith St. H. Life history of lake herring of Green Bay, Lake Michigan Fishery Bulletin 109. Vol. 57, 1956.

80. Titcomb & oth. The nutritional requirements and growth rates of brook trout. *Trans. American Fish. Soc.*, Vol. 58, 1928.

81. Wolford, Lionel A. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* Vol. 90, No 2, 1946.

82. Wallin O. On the growth structure and developmental physiology of the scale of fishes. *Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholm*, No 38, 1957.

83. Watkin E. E. Investigations on Cardigan Bay Herring. Part I—V. *Rept. Mar. and Fr. Water Investig. Dept. Zool. Univ. Coll. Wales*. Vol. I—II, 1925—1927.

84. Zabinski San. The growth of black beetles and of cuckroaches on artificial and on incomplete diets. *British Jour. Exper. Biol.* Vol. VI, No 4, 1929.

ON THE INFLUENCE OF THE GROWTH IN THE FIRST YEARS OF LIFE ON FURTHER GROWTH IN FISH

by D. F. Zamakhaev

SUMMARY

The paper presented briefly reviews investigations conducted by many authors on two groups of phenomena known in ichthyology as «Rose Lee's phenomenon» and «compensative growth phenomenon» which were found in the studies of the fish growth, with application of the method of inverse calculation.

Different methods applied to the study of both phenomena are reviewed with reference to various standpoints on the causes involved.
