

УДК 597-152.6:597.553.1

О РОЛИ ТЕМПЕРАТУРЫ В ФОРМИРОВАНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОКОЛЕНИЙ
АЗОВСКОЙ ТЮЛЬКИ

Г.Н.Пинус
ВНИРО

Известно, что термический режим водоема регулирует жизненный цикл рыб на всех его этапах. Температурой воды определяются зимние и весенние миграции рыб, скорость их созревания, сроки и продолжительность нереста, степень выживания икрынок, интенсивность питания, темп роста личинок и др. В данной статье рассматривается влияние изменений температурного режима на жизнедеятельность рыб на примере азовской тюльки.

Тюлька - типично пелагическая, планктоноядная, стайная эвритермная рыба, которая в Азовском море переносит колебания температуры воды от 0 до 27°C [10].

Зимует тюлька в центральных, более глубоких, участках Азовского моря, где сохраняется относительно высокая температура воды по сравнению с прибрежными районами. С наступлением холодов и понижением температуры воды до 7-8°C, наблюдаемом чаще всего в третьей декаде ноября, концентрация тюльки в центральных районах моря увеличивается. С понижением температуры воды до 2°C, отмечаемом в основном во второй половине декабря, плотность скоплений еще более возрастает. Сроки распада зимних скоплений, как и сроки их образования, зависят от температуры воды. С прогревом воды в третьей декаде марта-начале апреля скопления тюльки начинают перемещаться в северо-восточном направлении. При тем-

пературе воды 6-7⁰С зимние скопления полностью рассеиваются и начинаются весенние миграции тюльки на нерест [5]. Основным местом ее нереста является Таганрогский залив.

По данным Р.А.Костюченко [7], большое влияние на весенние подходы тюльки в прибрежную зону оказывают резкие колебания температуры воды, вызываемые временными похолоданиями, которым в большинстве случаев сопутствуют штормы. В такие весны тюлька подходит к берегу в небольшом количестве. Основная масса ее проходит вдали от берегов, где колебания температуры воды не так резко выражены.

В холодные весны 1952, 1954 и 1956 г. ход тюльки в Таганрогский залив был поздним (в первой декаде марта). Начало нереста тюльки (в апреле) обычно приурочено к температуре воды 6-8⁰С. С дальнейшим повышением температуры интенсивность его возрастает и при 15-18⁰С он становится массовым.

Значению температурного фактора в эмбриональном развитии рыб посвящено много работ [3, 6, 12, 14, 16, 18]. На основании этих исследований было установлено, что от температуры воды зависит продолжительность эмбриогенеза и гибель икринок на некоторых этапах развития. Резкие колебания температуры воды в период развития икринок давали, например, уродливые формы эмбрионов окуня, которые затем погибали [9]. Однако икринки некоторых видов рыб довольно устойчивы к изменениям температурных условий. Так, заметные колебания температуры воды замедляли развитие салаки, но гибели эмбрионов не вызывали [17].

Пелагические икринки большинства рыб очень чувствительны к воздействию термических условий. По данным Н.И.Ревинной [13], при понижении температуры до 14⁰С развитие икринок прекращалось. Оптимальный термический режим для эмбрионов ставриды создавался при температуре 18⁰С, когда количество живой икры на первом этапе развития составляло 28%. При повышении температуры воды до 20⁰С выживаемость икринок на начальном этапе развития снижалась до 24%.

Многие исследователи [1, 2, 11, 13 и др.] относят температуру к одному из основных факторов, определяющих степень вы-

живания эмбрионов у некоторых видов рыб.

Развитие икринки только исторически приурочено к определенным температурным границам. Проведенные нами в природе наблюдения в 1954 и 1955 г. позволили получить данные по выживанию эмбрионов на отдельных этапах развития в зависимости от температуры воды.

Материал собирали в Таганрогском заливе в стандартных комплексных рейсах АзчерНИРО, в поисковых рейсах Азчеррыбпромразведки и на судах Ждановской районной инспекции рыбоохраны. В промежутках между рейсами регулярно через 3-5 дней в западной части залива собирали икру и личинок, брали пробы на соленость, содержание растворенного в воде кислорода, измеряли температуру, определяли волнение водоема. Одновременно брали пробы зоопланктона. Всего было собрано и обработано 486 проб ихтиопланктона, промерено 5243 личинки и проанализировано питание у 1424 из них.

Для более полного установления степени влияния данного фактора нами была применена особая методика. Сущность ее заключалась в том, что изменения исследуемого фактора анализировались на фоне оптимальных значений других факторов. Используя эту методику мы подобрали варианты, в которых температура воды была от 6 до 20°C, а соленость (1 - 7‰) и волнение (до 2 баллов) обеспечивали оптимальную выживаемость икринок. Анализ полученных данных показал, что в этих условиях выживаемость икринок изменялась в зависимости от температуры воды (табл. I).

Таблица I

Количество выжившей икры (в %) при различной температуре воды

Этап развития	Начало нереста		Разгар нереста			Конец нереста		
	Температура воды, °C							
	6-8	11-13	13-15	15-18	18-20	16-18	18-20	
Первый	15	23	37	48	37	32	31	
Второй	19	31	44	82	66	36	36	
Третий	34	75	73	98	83	63	63	
Четвертый	41	71	81	100	100	100	82	
п	12	6	9	34	15	16	21	

Из табл. I видно, что при одной и той же температуре наибольшая гибель икры тильки, как и икры других видов рыб, наблюдалась на ранних этапах ее развития, а наименьшая — перед выклевом эмбрионов. Было установлено, что оптимальные условия выживаемости икринок тильки создаются при температуре воды 15–18°C. В это время обычно наблюдается массовый нерест тильки.

Однако в конце массового нереста (третья декада мая — начало июня) даже при благоприятных термических условиях в заливе выживание икринок было низким. Материалы суточной станции, проведенной 7–8 июня 1955 г. при оптимальной температуре воды (18°C) и благоприятных условиях солености и волнения, также подтвердили, что в конце нереста количество развивающейся икры снижается (табл. 2).

Таблица 2

Выживаемость икринок 7–8 июня 1955 г.
в западном районе Таганрогского залива

Дата	Часы наблюдений	Число икринок на лов икорной сети	Количество живой икры по этапам развития, %			
			I	II	III	IV
7 июня	12	368	—	—	64	—
	16	550	—	—	—	81
	20	22050	27	36	—	83
8 июня	0	2700	32	38	—	—
	4	1680	—	37	64	—
	8	430	—	—	60	92
	12	203	—	—	61	84

Это, вероятно, связано с меньшей жизнестойкостью икринок, выметанных молодыми, впервые созревающими, производителями, которые позднее подошли на нерестилище.

Полученные данные о влиянии изменений температуры воды в период неерста азовской тильки на ее воспроизводство помогают обосновать механизм этих связей аналогиями с другими видами рыб. Как говорилось выше, границы оптимального развития икринок тильки определяются температурой 15–18°C, т.е. срав-

нительно узки. Нарушение этих границ ведет к меньшей выживаемости эмбрионов, особенно на первом этапе развития.

Ф.В.Крогиус [8] отмечает, что резкие колебания численности возникают вследствие таких изменений в среде, при которых приспособительные свойства вида оказываются недостаточными и даже ограничивающими. По мнению Т.Ф.Дементьевой [1], оптимальные температурные условия, необходимые для развития эмбрионов азовской хамсы, имеют очень узкие границы (22-24°C), что усиливает значение этого фактора в лимитировании численности хамсы в условиях высокой пищевой обеспеченности личинок.

На основании регулярных наблюдений за развитием икринок тюльки в Таганрогском заливе в 1954 и 1955 г. нами также было установлено, что дальнейшее постепенное прогревание воды по достижении ей температуры 13-14°C и стабилизация температуры 15-18°C в мае в течение 15-20 дней, как это было, например, в 1954 г., увеличило выживание икринок (табл.3).

Таблица 3

Выживаемость икры на первом и втором этапах развития при различной температуре

Год	Показатели	Апрель		Май					
		П я т и д н е в к и							
		У	У I	I	II	III	IV	У	У I
1954	Температура воды, °C	9,1	10,7	15,1	17,1	17,6	17,2	18,1	17,5
	Количество развивающейся икры, %	17,2		42,3	63,4	66,4	68,3	34,6	32,4
1955	Температура воды, °C	10,4	12,3	16,1	17,7	20,0	21,1	18,7	17,3
	Количество развивающейся икры, %	22,3		62,3	56,4	35,6	36,2	31,3	32,7

Поскольку наибольшая гибель икринок приходится на ранние этапы развития, наиболее показательна выживаемость икринок на первом и втором этапах развития в зависимости от изменения температуры воды.

Из табл.3 видно, что выживаемость икринок в 1955 г. была хуже, чем в 1954 г. Относительно хорошая выживаемость икринок в 1955 г. наблюдалась только в первой и второй пятидневках мая, когда температура воды была 16,1 и 17,7°C.

Анализ данных по термическому режиму за последние числа апреля и май 1950-1963 гг., любезно предоставленных М.К.Спичаком, показал, что такие же благоприятные для тюльки условия, как в 1954 г., сложились в 1950, 1953, 1956, 1962 и 1963 г.: оптимальная для развития икринок температура была в первой и второй декадах мая, и численность сеголетков оказалась относительно высокой (табл.4).

Таблица 4

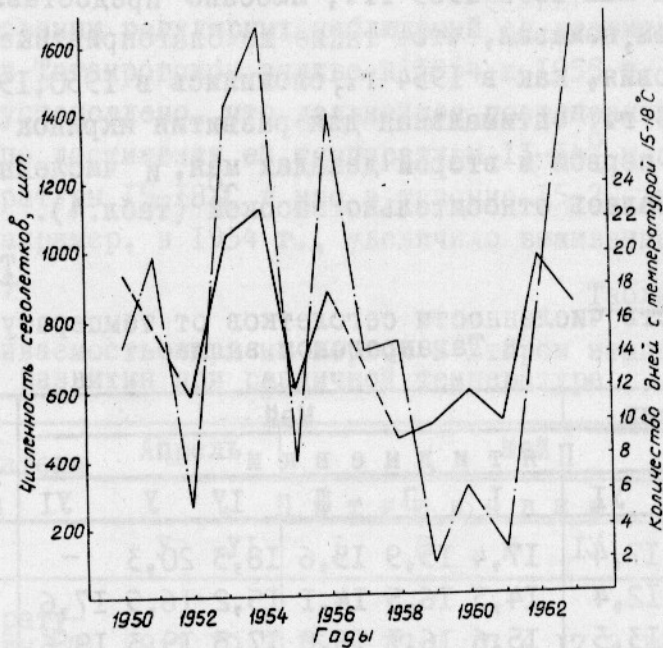
Зависимость численности сеголетков от температуры воды в Таганрогском заливе

Год	Апрель		Май						Число сеголетков на замет лампары
	Пятидневки								
	У	УІ	І	ІІ	ІІІ	ІV	У	УІ	
1950	14,7	17,4	17,4	15,9	15,6	18,3	20,3	-	716
1952	-	12,4	14,3	16,5	14,1	15,2	16,5	17,6	282
1953	11,0	13,5	15,6	16,1	16,8	17,5	19,3	19,6	1438
1954	9,1	10,7	15,1	17,1	17,6	17,2	18,1	17,5	1662
1955	10,4	12,3	16,1	17,7	20,0	21,1	18,7	17,3	394
1956	12,9	11,7	14,2	15,4	15,6	18,0	19,6	18,4	1425
1958	10,7	12,1	14,9	13,7	15,9	19,8	18,8	19,5	740
1959	12,7	11,6	12,8	16,5	17,7	19,9	19,5	19,2	73
1960	10,9	14,1	15,4	15,2	13,3	15,5	17,6	19,4	339
1961	10,1	10,2	13,6	14,3	16,8	18,8	18,5	19,3	123
1962	13,8	13,6	15,5	15,3	17,5	17,6	19,0	20,1	981
1963	11,4	13,2	14,4	16,8	17,8	18,8	19,4	20,7	1656

Из табл.4 видно, что в 1952, 1955, 1958, 1959, 1960 и 1961г. прогрев воды был неравномерным. Это, по-видимому, отрицатель-

но сказалоь на выживании икринок и личинок и в результате - на численности сеголетков.

Сопоставление числа дней с оптимальной температурой 15-18°C в последних числах апреля и мае за 14 лет (1950-1963) с численностью сеголетков показало, что в годы, когда эта температура держалась в течение 15-20 дней, численность сеголетков была относительно высокой (см. рисунок), а в годы, когда таких теплых дней в мае оказывалось не больше 12, численность сеголетков была незначительной.



Зависимость численности сеголетков только (—) от температурных условий в мае (—)

Анализ термического режима показал, что неблагоприятные условия в заливе складываются либо в результате резких колебаний температуры (1952 и 1960 г.), либо вследствие быстрого и интенсивного прогресса вод (1955, 1958, 1959 и 1961 г.).

Корреляция между количеством дней в мае с температурой 15-18°C и численностью сеголетков за 1950-1963 гг. выражается коэффициентом $+0,89 \pm 0,15$. Некоторое влияние на изменение численности сеголетков в рассматриваемый период оказывали и другие факторы. Так, в 1950 г. низкий сток Дона обусловил

повышение солености Таганрогского залива, что в свою очередь привело к сокращению нерестового ареала. Биомасса зоопланктона в этом году была низкой и только благодаря оптимальному термическому режиму в период нереста только численность поколения была относительно высокой.

Благоприятный для развития икринок термический режим, наблюдавшийся в мае 1953 и 1954 г., оказал положительное влияние и на развитие зоопланктона. Это способствовало лучшей выживаемости личинок и увеличению численности сеголетков. В другие годы такой зависимости не наблюдалось. Так, в 1956 г. биомасса зоопланктона в Таганрогском заливе была низкой, несмотря на значительное количество дней с оптимальными температурами. В этом случае можно предполагать, что в развитии и выживании эмбрионов только термический режим сыграл решающую роль. Численность сеголетков была относительно высокой, несмотря на плохие кормовые условия. Наоборот, в 1955 и 1958 г. биомасса зоопланктона была высокой, но малое количество дней с температурой 15–18°C отрицательно сказалось на численности сеголетков.

Сопоставление биомассы копепод со среднемесячной температурой воды Таганрогского залива в мае 1952–1960 гг. свидетельствует об отсутствии зависимости между данными показателями (коэффициент корреляции $+0,33 \pm 0,38$). Со стоком Дона (за январь–май) биомасса копепод обнаруживает тесную связь ($+0,88 \pm 0,15$).

Для более четкого выяснения связи между величиной потомства, кормовыми условиями личинок и температурным режимом мы сгруппировали эти данные по отношению к количеству дней с оптимальной температурой воды (табл.5).

Данные табл.5 подтверждают, что поколения низкой численности (около 300 сеголетков на замет лампы) формируются в годы, когда температура 15–18°C держится 9–12 дней. Величина поколения при этом может быть немного больше, если биомасса копепод будет особенно высокой (1958 г.) Поколения большой численности (около 1300 сеголетков на замет лампы) образуются в годы, когда оптимальные для развития икринок температуры сохраняются в течение 17–23 дней. Численность

сеголетков при таких термических условиях может быть снижена за счет малой биомассы копепод, как это было в 1950 г.

Таблица 5

Зависимость численности сеголетков от количества теплых дней (15-18°C) и биомассы копепод в мае

Год	Количество теплых дней	Число сеголетков на замет лампы	Биомасса копепод, мг/м ³
1958	9	740	1465
1959	10	73	129
1961	10	123	-
Среднее	9-10	315	797
1952	12	282	338
1955	12	394	1238
1960	12	339	309
Среднее	12	335	628
1950	19	716	285
1956	18	1425	313
1963	17	1656	-
Среднее	18	1265	299
1953	21	1438	557
1954	23	1662	965
1962	20	981	-
Среднее	21-22	1360	756

Температурные условия водоема влияют также на развитие и рост личинок рыб [4, 15]. Влияние температуры воды в море на рост личинок тюльки ранее никем не изучалось. В этом направлении нами сделана попытка проанализировать характер изменения линейного и весового роста личинок в 1954 и 1955 г. Впервые предличинки появляются в Таганрогском заливе в апреле. Мы проследили изменения темпа роста личинок в зависимости от развития зоопланктона в апреле и июне 1954 г. и от температурного режима. В июне 1954 г. биомасса зоопланктона в заливе была особенно низкой, примерно в 20 раз ниже, чем в 1955 г.

Анализ питания личинок, пойманных в апреле при температуре 10–12°C, показал, что все личинки длиной 3,6–6,0 мм в светлое время суток не питались. Однако, несмотря на низкое содержание кормовых организмов в июне 1954 г., мелкие личинки тюльки, выловленные в этот период при температуре 20–22°C, интенсивно питались, в основном науплиусами копе-под. Количество рыб с пустым кишечником в среднем составляло 68%. Видимо, при низкой температуре мелкие личинки тюльки мало активны в отыскании пищи и при небольшой концентрации кормовых организмов не способны обеспечить себя кормом.

В результате личинки, выклюнувшиеся в апреле, как правило, не выживали, тогда как личинки, появившиеся в июне 1954 г. при низкой концентрации корма, но благоприятных термических условиях, активно питались и хорошо росли (табл. 6). Из табл. 6 видно, что рост личинок тюльки в июне и июле 1954 г. был лучше, чем в 1955 г., и, видимо, зависел больше от характера изменения температуры воды в Таганрогском заливе, чем от состояния кормовой базы. Более благоприятные температурные условия в июне и июле 1954 г., по-видимому, способствовали большей активности личинок в отыскании корма, лучшему его усвоению и более интенсивному, чем в 1955 г., росту этих личинок. В августе 1954 г. в Азовском море личинки также росли лучше, чем в 1955 г., благодаря большей биомассе зоопланктона и более высокой температуре воды.

Наблюдения в естественных условиях позволили выявить различия в росте личинок и их весе в зависимости от изменения температурного режима и предположить, что в год с большей биомассой планктона, но более низкой температурой личинки росли хуже, что должно было отразиться и на численности поколения тюльки, родившейся в этом году.

Таблица 6

Зависимость роста тюльки от температуры воды
и биомассы зоопланктона

Год	Месяц	Длина тюльки, мм	Прирост, мм	Температура воды, °C	Зоопланктон копеподы мг/м ³
Таганрогский залив					
1954	Май	6,4	-	16,4	<u>1406</u> 955
	Июнь	13,0	6,6	22,2	<u>119</u> 71
1955	Май	8,6	5,0	17,7	<u>1331</u> 1238
	Июнь	13,7	5,1	21,1	<u>2254</u> 2113
Азовское море					
1954	Июль	18,0	5,0	26,4	<u>352</u> 123
	Август	41,9	23,9	24,3	<u>131</u> 85
1955	Июль	18,2	4,5	24,8	<u>254</u> 193
	Август	33,2	15,0	23,3	<u>26</u> 6

Таким образом, анализ термического режима в различные периоды жизни азовской тюльки показал тесную зависимость численности поколения от количества дней с оптимальными для развития икринок температурами.

Л и т е р а т у р а

1. Дементьева Т.Ф. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. - Тр.ВНИРО, т.34, 1958, с.30 - 62.
2. Дехник Т.В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых видов рыб Черного моря. - Тр.Севаст.биол.ст., т.14, 1961, с.222 - 244.
3. Дислер Н.Н. Некоторые особенности развития осенней кеты в природе и питомниках. - "Рыбн.хоз-во", 1951, № 12, с.50 - 52.
4. Дука Л.А. Питание личинок хамсы *Engraulis encrasiolus macoticus* P. в Азовском море. - "Вопр.ихтиол.", т.9, вып.2(55), 1969, с.292 - 301.
5. Еремеев Е.А. Поведение азовской тюльки на местах зимовок. - "Рыбн.хоз-во", 1965, № II, с.13 - 16.
6. Королева В.И., Федорова Г.В. Критические периоды в развитии яиц и личинок донского осетра и их морфофизиологическая характеристика. - Уч.зап. ЛГУ, биол. сер., вып.29, 1951, с.41 - 53.
7. Костюченко Р.А. О весенних миграциях азовской тюльки. - Тр.АзчерНИРО, вып.15, 1951, с.63 - 80
8. Крогиус Ф.В. О динамике численности красной. - Изв. ТИНРО, т.35, 1954, с.3 - 16.
9. Крыжановский С.Г., Дислер Н.Н., Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб. - Тр.ИМЖ, вып.10, 1953.
10. Майский В.Н. Состояние запасов бычков, хамсы и тюльки в Азовском море в 1931-1958 гг. - Тр.АзНИИРХ, т.1, вып.1, 1960, с.381 - 412.
11. Павловская Р.М. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. - Тр.АзчерНИРО, вып.6, 1955, с.99 - 120.
12. Привольнев Т.И. Критические периоды в развитии и их значение при акклиматизации рыб. - Изв.ВНИОРХ, т.32, 1953, с.238 - 248.
13. Ревина Н.И. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди "крупной" ставриды в Черном море. - Тр. АзчерНИРО, вып.17, 1958, с.9 - 30.

14. Строганов Н.С. Физиологическая приспособляемость рыб к температурной среде. - М., изд-во АН СССР, 1956, с.3 - 154.
15. Сушкина А.И. Питание личинок рыб проходных сельдей в р.Волге. - Тр.ВНИРО, т.14, 1940, с.171 - 210.
16. Сыроватская Н.И. О влиянии низких температур на размножение донского леща. - ДАН СССР, нов.сер. 2, вып.5, 1950, с.973 - 976.
17. Тоом М.М. Опыты по инкубации икры балтийской салаки.- Тр.ВНИРО, т.34, 1958, с.12 - 29.
18. Тонких И.В., Коновалов П.М. О влиянии высоких и низких температур на развитие икры судака и леща. - Раб.Доно-Кубанск.научн..рыбохоз.ст., вып.6, 1940, с.35 - 48.

ON THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE ABUNDANCE
OF GENERATIONS OF TIULKA IN THE AZOV SEA

G.N.Pinus

S U M M A R Y

The abundance of year-classes of tiulka is closely related with the thermal regime in the larval period, namely with the number of warm days (15-18°C) in May. The growth rate of larvae of tiulka in the Bay of Taganrog has been recorded to be lower in June and July in the years known for low temperature in May than in the years with favourable thermal conditions, even when the former are characterized with an intensive development of plankton and the latter - with scarce plankton.