

Н. В. ЛЕБЕДЕВ

**ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ
ПОПУЛЯЦИИ РЫБ**



Н. В. ЛЕБЕДЕВ

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

**ИЗДАТЕЛЬСТВО
„ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ“
МОСКВА · 1967**

Элементарные популяции рыб,

Лебедев Н. В., Изд-во
«Пищевая промышленность» 1967

В монографии излагается теория элементарных популяций рыб — особых внутривидовых группировок, состоящих из рыб сходных размеров и физиологического состояния. Рассматриваются биологическое значение элементарных популяций, этапы их возникновения и та первоначальная причина (на клеточном уровне), которая ведет к расщеплению популяции одного поколения на различные элементарные популяции. На этом основании предлагается гипотеза симпатрического видообразования, где процесс дивергенции элементарных популяций рассматривается как первый этап видообразования у рыб.

На основе этой теории рассматривается сущность явления стаиности у рыб, как рыбы, передвигаясь на далекие расстояния к жизненно необходимым местам, безошибочно находят эти места, почему происходят скопления рыб и их рассеивание, как узнать, долго ли удержится обнаруженное скопление, как определить количество особей в больших скоплениях, как определить возраст рыбы за неделю, месяц и т. д.

Таблиц 53. Рисунков 75. Библиографий 310.

Рецензент Ю. П. Алтухов

ВВЕДЕНИЕ

Давно было известно, что в отдельных стаях рыбы подобраны по линейным размерам. И. И. Месяцев полагал, что эти одноразмерные стаи не велики, а большие косяки и скопления в силу гидродинамических закономерностей не могут состоять из рыб одинакового размера.

При наблюдениях над мигрирующей азовской хамсой мы обнаружили, что и в больших косяках рыбы столь же точно подобраны по размерам, как и в отдельных стаиках.

Оказалось, что не только в отдельных стаиках или косяках рыбы подобраны по размерам, но и в большой группе косяков (во всех ее стаях и косяках) рыбы были удивительно сходны по линейным размерам. Это сходство касалось также и полового состава рыб, а как потом выяснилось, и многих других признаков.

Из разных мест большого скопления косяков хамсы, вошедшего в Керченский пролив из Азовского моря и растянувшегося по проливу почти до Черного моря, были взяты три пробы. Вариационные ряды, построенные по данным измерения рыб в этих пробах, удивительно точно совпадали. Половой состав был также одинаковый.

Нам было ясно, что азовская хамса мигрирует не отдельными стаиками, а огромными группами, состоящими из множества стаяк и различного размера косяков, и что это не простое собрание стаяк и косяков, а одно организованное целое, состоящее из рыб, удивительным образом подобранных по размерам. Вся популяция азовской хамсы разбита на несколько таких групп, каждая из которых составлена рыбами «своего» линейного размера и «своего соотношения полов». Далее оказалось, что по упитанности, зрелости половых продуктов, содержанию гемоглобина в крови, количеству эритроцитов и другим исследованным нами признакам рыбы, составляющие одну группу, также сходны и ясно отличаются по этим признакам от других группировок.

Что же это за группировки? Имеются ли они у других видов рыб? Как они могли образоваться? Как могли собраться в одну группу рыбы, удивительно сходные по многим признакам? Какое имеют отношение эти группы к структуре популяции вида? В чем биологическое значение этих группировок?

Все эти вопросы, возникшие уже первоначально, казались тогда не ясными и можно было высказать только предположения.

Благодаря усилиям ряда исследователей все эти вопросы шаг за шагом решались, и теперь мы уже можем на них ответить с достаточной определенностью. Прежде всего теперь ясно, что мы имеем дело с явлением, широко распространенным среди рыб.

Естественно, возникает вопрос о теоретическом и практическом значении исследований, связанных с изучением подобных группировок. Мы можем теперь с определенностью сказать, что имеем дело с внутривидовыми биологическими группировками. Изучая эти группировки, мы тем самым исследуем структуру популяции вида. Многие промысловые рыбы относятся к полнотипическим видам, т. е. к видам, обладающим сложной структурой популяции. Определение состава видовой популяции было одним из первых практически важных вопросов ихтиологии. Не случайно еще в начале прошлого столетия ихтиологами прежде всего был исследован вопрос о составе попу-

ляции сельдей (*Clupea harengus*) и было показано, что сельди не однородные, а образуют локальные формы. Тем самым была определена возможность развития местного промысла сельдей, базирующихся на вылове локальных форм. С развитием активного морского лова вдали от берегов возникла необходимость более точного изучения структуры популяции сельдей. Решая эту задачу, Гейнке (Heincke, 1898) разработал биостатистический метод различения локальных стад или рас рыб (метод так называемых комбинированных признаков).

В 30-е годы нашего столетия в отечественной ихтиологии изучение расового состава видов промысловых рыб занимало едва ли не одно из главных мест в исследованиях рыб. Большая часть ихтиологов на всех наших морских водоемах производила многочисленные и трудоемкие исследования рас рыб.

Интерес к изучению рас рыб резко упал в конце 30-х годов, так как применявшаяся методика оказалась недостаточной для точного анализа локальных популяций меньших, чем подвид или раса, не отличающихся четко морфологически.

В настоящее время вновь возник острый интерес к этой проблеме. Уже имеется большое количество работ, посвященных вопросу исследования внутривидовых биологических группировок, при этом кроме морфологических исследований применяются и другие более точные методы.

Такие работы вызваны, прежде всего, интересами промысла и проводятся они в тех районах, где наиболее сложна структура популяций промысловых рыб. Интересные работы по применению серологических методик для выявления генетического состава популяции ведутся японскими исследователями по лососевым Тихого океана, а также другими исследованиями в Северо-Западной Атлантике по изучению структуры популяций морского окуни рода *Sebastes* и пр.

Решить эту проблему можно только выявив структуру популяции рыб с самых основных ее простейших элементов. Обнаруженные нами группировки оказались наиболее однородными по своему составу. Именно они являются простейшим элементом структуры политипического вида. Какие бы методы не применялись для выявления структуры популяции рыб, исследователи неизбежно встретят затруднение, если будут игнорировать группировки, которые мы назвали элементарными популяциями. Представьте себе биолога, который, изучая организм, не знал бы, что он состоит из тканей, составленных однородными клетками, и что именно эти ткани и образуют структуру органов, а последние образуют организмы. Понятно, что такой биолог имел бы поверхностное представление о строении организма и его органов. Политипический вид, конечно, не является организмом, но он и не представляет собой бесформенный конгломерат особей.

Политипический вид реально существует как единая органическая система, и это единство проявляется во многом, в том числе и в его структуре. Отдельные популяции находятся в определенном соподчинении, поэтому, чтобы выяснить структуру видовой популяции, надо исходить из самого простого элемента этой структуры.

Отсюда понятно значение исследований, касающихся всестороннего изучения таких биологических группировок, которые обнаружены нами. Эти группировки нельзя разбить на более мелкие, более элементарные, так как по всем признакам они имеют самый элементарный состав. Они более однородные по своему составу, чем возрастные группы, и тем более, чем локальные стада. Поэтому мы и назвали эти группировки «элементарными популяциями».

Современные задачи ихтиологии требуют изучения процессов развития разных сторон жизнедеятельности рыб в их природной обстановке. Уже нельзя ограничиться косвенным статистическим методом, где осредняются величины уловов и других показателей по сезонам, годам и по всему водоему. Необходимы методы, позволяющие непосредственно изучать жизнь и поведение рыб в процессе их жизнедеятельности. Важнейшим показателем этого

процесса является, например, линейный и весовой рост рыб. До сих пор в ихтиологии в большинстве случаев используется метод осреднения; а не наблюдения за процессом роста рыб в природной обстановке. Такое осреднение исключает изучение роста как процесса, сопряженного с условиями внешней среды, а следовательно, лишает нас возможности точного решения многих задач рыбной промышленности.

Единственная причина того, что ихтиологи в большинстве случаев не могут следить за процессом роста рыб в естественных условиях, — смешанный гетерогенный материал, с которым они встречаются. Это не позволяет исследовать с необходимой точностью и другие процессы жизнедеятельности в естественной обстановке. Обнаруженные нами группировки и метод их различения, который уже разработан достаточно полно, помогают ликвидировать эту причину, ихтиологи получают возможность пользоваться только однородным материалом.

Наблюдения за одними и теми же элементарными популяциями в их естественной обстановке дают возможность гораздо точнее и глубже познать жизнь и поведение рыб, чем суждение об этом по осредненным материалам.

В настоящей работе затрагиваются не только методические вопросы, но и более общие биологические проблемы.

В общебиологической литературе в последние годы не раз обсуждался вопрос о симпатрическом видообразовании. По мере развития экологии все больше обнаруживаются симпатрических видов.

Если понимание аллопатрического видообразования не встречает особых затруднений с точки зрения наиболее распространенной теории постепенной эволюции, то вопрос о том, как же могли образоваться при постепенной эволюции симпатрические виды, решить очень трудно.

Для теории постепенной эволюции факт симпатрического видообразования является камнем преткновения.

В литературе были попытки объяснить механизм этого процесса, но самое главное — причина первоначальной дифференцировки внутри популяции вида осталась не разъясненной, а без этого все рассуждения о симпатрическом видообразовании тягуют под собой почву.

В настоящей работе мы попытались осветить этот вопрос на основе исследований о происхождении элементарных популяций и их биологической сущности. Используя точные методы, такие как метод гистоавторадиографии, и изучая клеточный уровень первоначальной дифференциации у рыб, а также наблюдая за образованием элементарных популяций, мы смогли представить себе исходный этап симпатрического видообразования у рыб. Сопоставляя ряд других фактов, мы смогли гипотетично представить себе и остальной процесс видообразования.

Конструкция книги такова, что постепенно на основе фактического материала развертывается представление об элементарных популяциях рыб. Прежде всего излагается вопрос о внутривидовых группировках вообще, выясняется современное состояние знаний об этих группировках и делается вывод об очень слабой изученности группировок, меньших чем раса или стадо.

Вторая глава целиком посвящена описанию элементарных популяций рыб, в ней приводятся данные о реальном существовании этих группировок у ряда видов рыб. Здесь же дается предварительное определение элементарной популяции. Мы стремились не только описать эти группировки, но и выяснить ряд вопросов, касающихся некоторых биологических сторон, характеризующих сущность элементарных популяций. Этому посвящена третья глава. Рассмотрев в двух последующих главах вопрос о биологическом (приспособительном) значении элементарных популяций и о том, как они возникают, мы переходим к вопросам о теоретическом, методическом и практическом значении явления элементарных популяций.

В специальной главе рассмотрен теоретический вопрос о симпатрическом видообразовании у рыб, вызывающий интерес в современной зоологии, а также вопрос о явлении стабильности. Заключительная часть книги посвяще-

на значению теории элементарных популяций для современных ихтиологических исследований, а также для решения некоторых задач рыбного хозяйства. Приводятся конкретные примеры из работы автора и его сотрудников и, наконец, дается заключительная глава, где предлагается расширенное определение элементарных популяций рыб и делается ряд выводов.

В разработке вопросов, связанных с элементарными популяциями, не посредственное участие принимали Д. В. Радаков, Н. С. Новикова, А. К. Токарев, В. Б. Вьюшкова, А. Н. Паюсова, В. А. Ионова, У Си-цзай и Чжен Чжен-дюн. Все они внесли большой вклад в разработку вопроса об элементарных популяциях. Н. И. Чугунова, работавшая совместно с нами в экспедиции, также выполнила очень важную работу, основанную на элементарных популяциях.

Непосредственное участие в сборе и обработке материалов принимали научные сотрудники Б. Н. Элькина и М. Л. Прозоровская.

Большую помощь в проведении мероприятий по повышению эффективности рыбхозов оказали П. Г. Сурков, один из руководителей Севкаспрыбвода, директор рыбхоза «Ладейный» Н. И. Тарейчова, работники Главрыбвода А. И. Исаев и Б. Ф. Тарасюк.

Уже в процессе подготовки книги к печати большую помощь в выправлении ее недостатков оказали Г. В. Никольский, Д. В. Радаков, Н. Н. Дислер, Е. Ф. Еремеева, а также Ю. П. Алтухов. Таким образом, настоящая работа могла появиться лишь в результате труда, участия или помощи многих товарищей. Автор пользуется случаем, чтобы принести им свою сердечную благодарность.

Большую поддержку в развитии описываемых исследований и в публикации настоящей книги оказывал автору С. Г. Крыжановский, теоретическое влияние которого сказалось на работе автора.

Я особенно благодарен моему покойному учителю Владимиру Викторовичу Васнецову за те неоценимые советы и указания, которые я от него безотказно получал. Его теория этапности в развитии рыб легла в основу представления об образовании элементарных популяций рыб.

ГЛАВА I

О ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУППИРОВКАХ РЫБ

ОБ ИССЛЕДОВАНИИ РАС РЫБ

Давно было замечено, что популяции некоторых видов рыб образуют локальные формы. Так, еще Блох (по Гейнке, 1898) в 1782 г. высказал предположение, что сельди образуют местные формы, которые живут в ограниченных районах и, следовательно, не совершают далеких миграций, как предполагали Додд, Андерсен (по Гейнке, 1898) и другие сторонники так называемой полярной теории миграции сельдей.

В 1823 г. швед Нильсон (по Гейнке, 1898), более подробно исследовавший биологию сельдей, пришел к выводу, что сельди не являются однородными в пределах вида; они образуют много локальных форм, которые весь год живут в очень ограниченных районах, в которых и нерестуют, причем время нереста для каждой формы различно. Нильсон выделил две главные группы сельдей — крупных сельдей открытого моря (hafisild) и прибрежных более мелких сельдей (akargardsild). Исследования и выводы Нильсона встретили поддержку со стороны многих ихтиологов.

Изучение внутривидовых групп рыб с самого начала диктовалось практическими задачами рыболовства. Развитие прибрежного морского промысла сельди требовало определенного ответа на вопрос, существуют ли у европейских берегов Атлантики местные стада сельдей, на которых может базироваться развивающийся промысел, или же сельдь подходит только временно к берегам, а потом уходит за полярный круг, как это утверждала господствующая тогда «полярная теория».

Работы Нильсона и других ихтиологов проливали новый свет на распределение сельдей и по существу нацело опровергали прежнюю теорию.

Вопрос о составе популяции вида сельдей был решен более определенно позднее в работах известного ихтиолога Гейнке (Heincke, 1898).

В конце прошлого столетия начал быстро развиваться активный морской лов рыбы вдали от берегов. С развитием морского лова, естественно, возникла необходимость определенного решения вопроса о распределении рыб и, в частности, вопроса о миграциях рыб.

За решение этой практической задачи взялся Гейнке. Он использовал данные морского рыболовства и начавшиеся обширные морские исследования. Гейнке неоднократно выходил для исследований далеко в море. Он совершил рейс от Белого моря до Английского канала, сделав большое количество станций.

Решение вопроса о распределении рыб и их миграциях стало возможным благодаря новым принципам систематики, разработанным Гейнке в сотрудничестве с теорией Ч. Дарвина.

Относительно старого направления в систематике Гейнке писал следующее: «Старая зоологическая систематика опиралась на догмы константных признаков... Она причисляла, что близко родственные виды всегда можно верно описать по одному или нескольким постоянным свойствам... Старый метод систематики твердо верил одному или нескольким так называемым типичным или нормальным индивидуумам одного вида...».

Гейнке отверг старый метод систематики (сравнение с типичным представителем) и разработал метод комбинированных признаков. Это дало ему

возможность выделить из популяции вида местные формы или расы. Распадается ли вид сельдей (*Clupea harengus*) на зоологические локальные формы или расы, каждая из которых имеет ограниченный ареал обитания, в пределах которого происходят регулярные ежегодные миграции? Много ли таких локальных форм? Эти вопросы, по мнению Гейнке, имеют большое научное и практическое значение. «Важнейшая проблема миграции сельдей, которой больше чем сто лет занимаются ученые не меньше, чем практики, является в принципе решенной».

Действительно, Гейнке удалось определить районы распределения и миграций отдельных рас сельдей. Оставив в стороне вопрос о том, какие локальные формы выявил Гейнке (расы или меньшие биологические группы), необходимо подчеркнуть, что именно он положил начало расовым исследованиям.

После работ Гейнке изучение расового состава видов рыб занимает одно из главных мест в ихтиологических исследованиях.

При описании расового состава видовой популяции рыб основное внимание уделяется анализу меристических и морфометрических (пластических) признаков, таких, как количество позвонков (Аверинцев, 1929; Schnakenbeck, 1931), количество жаберных тычинок (Kreff, 1958 и др.), чешуй в боковой линии (E. Lea, 1929; E. И. Комарницкая, 1939).

Из морфометрических признаков использовали промеры различных частей тела и соотношения их между собой, а также использовали данные по ареалу распространения той или иной группы, месту и времени нереста и пр.

По мере развития рыболовства все острее становился вопрос о необходимости рационального использования рыбных запасов. Не случайно интенсивные исследования структуры популяции видов рыб относились к каспийским, беломорским и баренцево-морским сельдям, к каспийской вобле, треске Баренцева моря и т. п. Именно эти виды рыб наиболее интенсивно тогда использовались промыслом. Применяя упомянутые выше методы ихтиологии, обнаруживали все более и более мелкие расы. Эти расы легко открывались и с такой же легкостью закрывались.

Так, например, Дементьева, Плячкова, Розанова и Танасийчук (1931) открыли до семи рас трески в Баренцевом море, однако позже они отказались от этого открытия (Дементьева и Танасийчук, 1935). Морозов (1930, 1932), Никифоровская, Зернов (1938) открыли до шести рас у северокаспийской воблы, которые затем были закрыты (Петров, 1930; Дементьева и Монастырский, 1939; Караваев, 1939; Сергеева, 1963).

Такое искусственное дробление популяции подвидов на многочисленные расы объясняется, на мой взгляд, тем, что сама популяция настоящей расы не является биологически и морфологически однородной. Она сама включает более мелкие биологические группировки рыб. Биостатистический метод и выявлял такие группировки, которые иногда хорошо отличались по темпу роста, по признакам, связанным с темпом роста, и по другим признакам. Биологически понятно, например, что раса объединяет рыб различного возраста, которые могут обособляться и создавать видимость каких-то мелких рас. Однако внутри возрастной группы особи могут быть также различны.

Вопрос о происхождении таких различий всегда решался априорно в пользу гомогенности популяции расы, и авторы не задумывались над тем, что в пределах расы популяция может быть биологически разнокачественной.

Так, например, Е. Месяцева, наблюдавшая в отдельных районах Баренцева моря различный рост трески данной популяции, объяснила это неоднородностью расового состава трески.

«Если бы треска Баренцева моря, — пишет автор, — была однородна в расовом отношении, то размер трески данного возраста к концу года постепенно и неизменно увеличивался бы и на основании ежемесячных данных можно было бы вычертить кривую по месяцам, которая имела бы характер почти правильной логарифмической кривой. Ход же наших кривых совершенно иной. То же самое наблюдается и по отдельным районам. На-

пример, семилетка в Западном районе в феврале мелкая, в марте неожиданно становится крупной, в апреле и особенно в мае размер ее ниже февральского, в июне она опять крупная, а в июле вновь становится чрезмерно мелкой. Такой характер кривых, — пишет далее автор, — свидетельствует прежде всего о расовой неоднородности трески Баренцева моря и о наличии в Баренцевом море двух групп трески: медленно растущей и быстро растущей» (Месяцева, 1937).

Автор настолько уверен в гомогенности популяции рас, что не допускает и мысли о том, что в пределах одной возрастной группы даже при совершенно одинаковом темпе роста могут одновременно в одном и том же районе встречаться особи разных поколений. Естественно, что чем более растянуты сроки размножения рыб, тем более будут отличаться по размерам особи одного и того же года рождения. Автор же, по-видимому, исключает такое различие внутри одной и той же расы, предполагая, очевидно, что многомиллионная популяция трески одной расы размножается в один и тот же час или день. Кроме того, автор наблюдал не темп роста, а подход в данный район различных групп трески (с различной длиной), а делает заключение о различном темпе роста.

Биологическую неоднородность популяции многие авторы стремились объяснить, так же как и Месяцева, расовой неоднородностью и стремились найти морфологические различия в пределах популяции данного вида или подвида. В большинстве случаев такие попытки приводили к весьма спорным результатам.

Изучая расовый состав сельдей Баренцева моря, некоторые исследователи считали, что в Баренцевом море имеется особая специфическая форма сельдей (Макушок, 1932 и др.), а Морозов, Евтюхов и Гончарова (1934) считали даже, что в состав мурманской сельди входит по крайней мере три расы — мотовская, кольская и морская. Рабинерсон (1925, 1926, 1928), Петров (1920, 1931) и другие полагали, что мурманская сельдь является неполовозрелой сельдью западного и северо-западного берегов Норвегии. Эти сельди, по мнению указанных авторов, уходят с наступлением половой зрелости к Лафотенским островам и там нерестуют; в Баренцевом море они лишь нагуливаются.

Впоследствии были установлены места нереста мурманской сельди и ее распространение в Баренцевом море. Однако и в настоящее время еще неясно, считать ли мурманскую сельдь особой формой или она является более мелкой биологической группой, которая не требует латинского наименования (Световидов, 1952).

Однако было бы неправильно сделать вывод, что расовые исследования вообще ничего не дали и что расы рыб не существуют. Наоборот, имеются очень убедительные исследования, доказывающие наличие рас рыб. К таким исследованиям в первую очередь относится работа А. И. Световидова (1952) по сельдям вообще и, в частности, по каспийским сельдям. Автор применил оригинальный в ихтиологических исследованиях морфобиологический метод.

Наряду с представлением о гомогенности состава рыб в популяции расы существовала и противоположная точка зрения. В. В. Петров (1930), изучавший расовый состав воблы Северного Каспия, нашел, что пробы воблы, состоящие из рыб заведомо одной и той же расы, могут статистически реально различаться, причем это относится как к рыбам, пойманным в разные годы, так и в одно время. Исходя из этого он считал, что даже большая проба репрезентативна не для всей расы, а лишь для данного косяка. Чтобы характеризовать расу в целом, необходимо, по мнению В. В. Петрова, брать пробы из всех косяков. Однако обработать столь многочисленный материал физически невозможно.

Таким образом, признавая неоднородность популяции рыб в пределах расы, авторы пришли к выводу о необходимости пересмотра методов различения рас.

Некоторые авторы высказали сомнение в надежности меристических и пластических признаков для расового анализа, так как количественное вы-

ражение меристических признаков зависит от факторов внешней среды, меняющихся с широтой (Меньшиков, 1951; Andrews and Lear, 1956; Day, 1957). Многочисленные экспериментальные исследования подтвердили подобную зависимость и показали, что действие таких факторов, как температура, свет, соленость, на выражение данного меристического признака определяется в самый ранний период его развития (Dannevig, 1932; Mottley, 1934; Gabriel, 1944; Тоннит, 1952; Wilder, 1952; Bückmann und Hempel, 1957; Hempel und Blaxter, 1961). Эти работы указывали на определенное значение экологических условий в формировании рас рыб (Kavasaki, 1960; Vibert at Lagler, 1961).

Некоторые авторы склонны придавать большое значение в формировании рас рыб не условиям среды, а наследственности (независимо от среды) (Kandler und Pizwitz, 1957; Otterlind, 1959; Рикер, 1960); другие — совместному взаимодействию среды и наследственности (Bückmann und Hempel, 1957; Zijlstra, 1958), что дает основание третьим считать этот вопрос окончательно не решенным (Runnstrom, 1937; Baxter, 1959; Vibert at Lagler, 1961).

Несмотря на многолетнее и тщательное изучение рас атлантической сельди, до сих пор нет единого мнения об их количестве и таксономическом значении (Blaxter, 1958). Так, Расс (1949) выделяет 6 рас, Световидов (1952) придерживается классификации Ле Галя, описавшего 7 групп атлантических сельдей, среди которых различаются отдельные популяции, тождественные расам или локальным формам Гейнке; Блэкстер (Blaxter, 1958) различает 4 расы, Марти (1956, 1958) выделяет 2 расы, состоящие из большого количества местных стай.

Никто из исследователей, стоящих на разных позициях по отношению к существованию многочисленных рас у одного вида рыб, не отрицал, что существуют какие-то биостатистические различия в пределах популяции вида или крупной расы, что популяция в пределах расы не является гомогенной и что раса в свою очередь может распадаться на более мелкие биологические группы. Такие группы действительно существуют и многие авторы называют их «стадами».

Итак, подводя некоторый итог, мы должны заметить, что далеко не во всех случаях имеются бесспорные сведения о расовом составе видовой популяции рыб.

В ряде случаев не ясно, с какой категорией явления имеют дело авторы, принадлежали ли выделенные ими популяции к географическим расам или к локальным популяциям, названным Гейнке расами? В большинстве случаев это были не географические расы, а локальные популяции. Но каково таксономическое их значение и чем они отличаются от географических рас?

Все эти вопросы имеют важное значение для рассматриваемой нами проблемы. Нас интересует вопрос о том, в какой степени изучены более мелкие, чем раса, популяции и каково их значение в общей структуре видовой популяции.

О СТАДАХ РЫБ

По мере изучения расового состава популяций рыб многие ученые приходят к выводу о недостаточности изучения только морфологических признаков и необходимости анализа биологических особенностей тех или иных группировок рыб (Суворов, Вадова, Сынова, 1931; Мейснер, 1933; Дмитриев, 1946; Замриборщ, 1957; Дряпин, 1959; Никаноров, 1963 и др.). В дальнейших исследованиях все большее внимание уделяется биологическому анализу рыб при изучении структуры вида. Изучение биологических особенностей рыб наряду с морфологическими привело к описанию группировок рыб, которые все чаще стали называть не расами, а стадами или формами, или местными (локальными) популяциями. Еще в период интенсивного изучения

рас не все отличающиеся между собой группировки называли расами. Рунсфелл (Rounsfell, 1930), Лисснер (Lissner, 1934), Тестер (Tester, 1934) на основании анализа позвонков, чешуи в боковой линии, лучей в плавниках, а также по возрастному составу и темпу роста выделяли несколько местных популяций (по терминологии Лисснера, 1934) у тихоокеанской сельди. Результаты мечения показали, что эти популяции приурочены к определенному месту обитания и не совершают далеких миграций (Tester, 1934; Hart, Fester, 1939; Stevenson, 1955).

Г. В. Никольский (1940) различает несколько форм леща в Аральском море, не называя их расами. Он выделяет прибрежную или камышовую форму леща и леща открытой части моря. Рунсфелл (1930) описывает группировки сельдей (*Clupea pallasii*), встречающиеся у берегов Аляски, и называет их местными популяциями.

Н. М. Книпович (1921) предполагал, что существуют биологические группировки у северокаспийской воibly. Эти группировки автор называл «косяками» и даже формами, приуроченными к определенным районам».

Нет сомнения в том, что у каспийской воibly (*Rutilus rutilus caspius* Jak.) имеется по крайней мере 3 стада: северокаспийское, куринское и туркменское. Это локальные биологические группы, обитающие в определенных районах Каспия. Их морфологические отличия недостаточны, чтобы выделить их в самостоятельные подвиды. Главное их отличие — ареал распространения и некоторые другие биологические признаки (сроки нереста, темп роста и пр.). Имеется много других примеров, где исследователи имели дело с подобными же группировками и называли их также стадами.

С. М. Кагановская (1938, 1939) на основании исследования обширного материала, собранного за ряд лет по дальневосточной сардине, установила наличие у этого вида различных биологических групп, которые автор не считала расами, а называла стадами. В период нереста эти стада занимают различные ареалы, не смешиваясь друг с другом. Кроме того, они отличаются между собой по числу позвонков, темпу роста, упитанности, по высоте тела и некоторым другим признакам. «Сардины с большим средним числом позвонков, — пишет автор, — с большей длиной тела при одном и том же возрасте, с большей высотой его и лучшей упитанностью относятся к стадам, локализующимся в зимний и нерестовый периоды в более северных районах южной части Японского моря, сардины же с меньшим числом позвонков, меньших размеров, более низким телом и меньшей упитанностью представляют стада из южных районов».

А. А. Ловецкая (1940) указывает на существование таких же, меньших чем раса, внутривидовых группировок, называемых автором также стадами, у каспийской обыкновенной кильки (*Clupeonella delicatula caspia*). Этот подвид, как указывает автор, состоит из двух групп или стад. «Первое из них, проводя зиму в Южном Каспии, в начале весны начинает двигаться на север, главным образом вдоль западного побережья Среднего Каспия, направляясь для икрометания в Северный Каспий, откуда часть этого стада заходит в низовья Волги и других рек, где происходит нерест... Второе стадо обыкновенной кильки, по-видимому, всю жизнь проводит в Южном Каспии, совершая сезонные миграции в его пределах».

В этом случае описываются такие внутривидовые группировки, которые ясно отличаются только по ареалу обитания. Во всех приведенных нами случаях дается более или менее подробное описание биологических внутривидовых группировок, которые исследователи называют стадами.

Однако надо признать, что во многих случаях авторы, именуя биологические группировки стадами, в действительности имели дело с какими-то еще более мелкими биологическими группировками, из которых состоит само стадо. Так, например, исследуя структуру популяции анчоусовидной кильки в Каспийском море [*Clupeonella engrauliformes* (Borodin)], Р. А. Маляев (1961) полагает, что в Каспийском море у этой кильки имеется три стада, одно из которых — южнокаспийское — является самым мощным. Это стадо состоит, по мнению автора, «по всей вероятности, из нескольких, не совсем

четко обособленных стад». Получается, что стадо в свою очередь распадается на стада. Биологическая несостоятельность такого представления о стаде очевидна. Как это может, например, вид состоять из каких-то более мелких видов или подвидов из более мелких подвидов.

Это недоразумение происходит потому, что исследователи не точно представляют себе, что же такое стадо в отличие от расы или каких-то более мелких, чем стадо, биологических групп.

Пример с взглядами Р. А. Маиляна не является единственным. Например, не ясно, можно ли называть стадами те биологические группировки леща, которые обнаружены Л. К. Ильиным (1960) в Горьковском водохранилище. Эти группировки отличаются по темпу роста и по возрастному составу.

У окуней (*Sebastes marinus* L.) несколько «обособленных популяций» выделено на основании морфологических признаков и размерного состава рыб (Янулов, 1960; Magnusson, 1960; Травин и Печеник, 1962; Meyer, 1957, 1958, 1960). Янулов нашел возможным в пределах стада окуней, обитающих в районе Гренландии, выделить несколько мелких популяций, различающихся главным образом размерным составом. У трески Лабрадор — Ньюфаундлендского района Темпелман (Templeman, 1953), Грэхем (Graham, 1956), Нидлер и Мартен (Needler et Martin, 1953) описывают несколько обособленных популяций. Эти популяции выделены на основании различий в возрастном и размерном составе, количестве позвонков, стадии зрелости половых продуктов, темпа роста, плодовитости, зараженности паразитами, миграционных путей и пр.

Можно привести еще ряд работ, в которых авторы в пределах крупных стад выделяют какие-то еще более мелкие стада. Эти стада часто исследователи называют либо «стадами», либо «популяциями», либо «локальными популяциями», либо «изолятами», либо «субпопуляциями». Последнее наименование принадлежит Марру (1957)*.

Говоря о стадах рыб, мы должны еще остановиться на так называемых сезонных расах и биологических группировках, обнаруженных Н. Л. Гербильским. Известно, что многие группы рыб одного вида отличаются сроками захода в реки и сроками нереста. Эти особенности служили для различения так называемых сезонных рас у рыб (Берг, 1953). Л. С. Берг различал у рыб «ярвые» и «озимые» расы, проводя некоторую параллель с соответствующими сортами растений. Такие расы описаны у лососевых (Бирман, 1961; Eising et Masu, 1955; Клименс, 1958), у байкальского омуля (Краснощечков, 1958), у гольцов (Нильсон, 1952) и других рыб. Наиболее детально подобные группировки изучены у осетровых. Однако группировки у осетровых отличаются не только временем захода в реки, но и местами нереста, зрелостью половых продуктов в период захода в реки, размерным и весовым составом рыб, темпом роста и другими признаками. Эти группировки изучены и выявлены Н. Л. Гербильским (1957), который назвал их внутривидовыми биологическими группировками. Они изучены рядом исследователей (Гербильский, 1957; Баранникова, 1957; Титаренко и Улезко, 1955; Дюжиков, 1960). Эти группировки изолированы одна от другой только в период размножения.

О ПОНЯТИЯХ СТАДО И РАСА

Более мелкие биологические группировки, чем географическая раса или подвид, называются расами или стадами. В объективном существовании таких популяций сомневаться нельзя. В ряде случаев они достаточно ясно определены, но во многих случаях выделение тех или иных популяций как обособленных рас не имело достаточных оснований и оспаривалось.

* По Марру «субпопуляция» представляет собой «наименьшие естественные самовоспроизводящиеся единицы, синонимом которых может служить «дем». Различия между субпопуляциями бывают незначительны, однако они наследственны.

Необходимо выяснить вопрос, чем же отличаются расы и стада от других внутривидовых группировок и могут ли они иметь таксономическое значение?

В современной зоологической систематике принято, что единственной внутривидовой таксономической категорией является подвид (subspecies) или географическая раса. У вида *Clupea harengus* еще Гейнке описывала до 30 рас сельдей. Конечно, он имел дело не с подвидами и назвал эти популяции в отличие от подвидов локальными формами или расами, не называя их географическими расами.

Можно ли считать такие расы таксономическими единицами?

Подобный вопрос обсуждался рядом авторов. Так, например, Э. Майр, Э. Ленсли, Р. Юзингер (1956) полагают, что даже в том случае, если популяции меньше, чем подвид, оказываются статистически различными, это не означает, что они различны таксономически, так как эти два условия не совпадают. Эти авторы считают, что слово «раса» не имеет строгого таксономического значения. Чаще всего его принято понимать в том смысле, какой ему придают систематики млекопитающих, птиц и насекомых, рассматривая термин «подвид» и «географическая раса» в качестве синонимов и употребляя тот и другой для разнообразия. Ихтиологи и антропологи иногда обозначают словом раса локальные популяции в пределах подвидов; другие же систематики называют их просто локальными популяциями.

В отличие от географических рас, расы, подобные описанным в ихтиологии, можно было бы назвать экологическими, однако Э. Майр, Э. Ленсли, Р. Юзингер не считают такое деление правильным, полагая, что географические расы в то же время являются экологическими, поскольку не бывает двух местностей с одинаковыми условиями среды.

Более правильно этот вопрос рассматривает Г. В. Никольский (1950). Он считает, что основное отличие географических рас — подвидов (Subspecies) от экологических рас (infraspecies) заключается в том, что подвид связан всегда с определенной областью распространения и эта область составляет часть области распространения вида, тогда как место обитания экологической расы вкраплено в область распространения вида. Мы можем добавить, что место обитания экологических рас находится внутри ареала подвида и, следовательно, подвид может как бы распадаться на экологические расы, так же как вид на географические.

Можно представить себе, следовательно, некоторое соподчинение: вид — подвид — экологическая раса. В ряде случаев вид может включать экологические расы, не имея подвидов, и может иметь подвиды, не образующие экологических рас.

Таксономическое значение экологической расы. Мы уже отмечали, что в современной систематике подвид признается единственной внутривидовой таксономической категорией.

Э. Майр, Э. Ленсли и Р. Юзингер указывают, что у многих видов можно обнаружить несколько сот, а у более широко распространенных видов — и по много тысяч популяций, достоверно (в статистическом смысле) отличающихся друг от друга. Некоторые исследователи предполагали именовать все эти слегка различающиеся популяции для того, чтобы установить однородные категории. Эта задача с самого начала была обречена на неудачу, так как у видов, размножающихся половым путем, не существует совершенно однородных популяций. Но это не значит, что популяции ниже подвидов, например экологические расы, не могут именоваться таксономически.

Здесь нет пока объективного критерия. Он субъективен, о чем пишут и сами авторы. Они замечают: «Установление того, что следует считать таксономически отличным, можно достигнуть только путем соглашения между систематиками».

Существует ли объективная оценка того, какую популяцию можно считать таксономически определяемой? Мне представляется, что такой критерий существует. Всякая таксономически определенная популяция сама себя вос-

производит. Популяция данного подвида существует и в последующих поколениях, чего нельзя сказать, например, о морфе. Если поколение, воспроизводимое популяцией данной морфы, попадает в иные условия, то возникнет популяция иной морфы. Некоторые популяции рыб статистически определенно отличаются по темпу роста. Например, вобла Северного Каспия в некоторые годы образует медленно растущую популяцию, но если ее потомство попадет в нормальные условия, то темп роста ее становится обычным и, таким образом, медленно растущая популяция сама себя не воспроизводит. Такая популяция, конечно, не может иметь никакого таксономического значения. Раса или локальная форма, наследственно закрепленная, имеющая весь набор поколений, будет воспроизводить себя как популяция данной расы данного стада, и поэтому в принципе она биологически ничем не отличается от подвида или географической расы. Почему же она не может быть таксономической единицей?

Мы не настаиваем на изменении существующих правил систематики, но хотим подчеркнуть, что среди разного рода внутривидовых популяций безусловно следует различать такие, которые могут воспроизводить себя как популяцию в ряде последующих поколений. Конечно, «данный косяк», хотя бы и отличающийся генетически от других косяков, не может воспроизвести себя как популяцию, так как потомство, происходящее из этого косяка, наверняка может оказаться в самых различных косяках, а поэтому, как бы достоверно статистически не отличались косяки между собой, они не могут иметь никакого таксономического значения, так как они не могут себя воспроизводить (Петров, 1930).

Этот биологический критерий можно применить если не для решения вопроса о таксономическом значении данной популяции, то для суждения о том, можно ли считать данную популяцию расой или стадом.

Такой критерий необходим, чтобы избежать ту путаницу, которая существует в выявлении если не рас, то стад, исследования которых внесли еще большую путаницу и разногласия, чем изучение рас.

Всекие различия между популяциями, будь то средние размеры рыб, их темп роста или половая зрелость, возводят в ранг стада, не обращая внимания на то, состоит ли выявленное стадо из всех поколений или представлено только двумя-тремя возрастными группами. В последнем случае популяция не может быть самовоспроизводящейся. Стадо должно состоять из всего набора поколений, обладая своей динамикой численности, иначе что же это за стадо.

Очевидно, что такие «обособленные» популяции, которые обнаружены, например у морского окуня, отличающиеся по размерному составу рыб (Янулов, 1960 и др.), не могут быть ни стадами, ни расами, т. е. не могут быть самовоспроизводящимися популяциями. Этот критерий был применен К. П. Януловым (1962), который в своем определении стада подчеркивает именно самовоспроизводящую способность популяции¹.

Остановимся на определении рас, которое дают различные ученые.

Гейнке (1898) определял расу как сообщество рыб, мечущих икру в определенных местах, на которые они возвращаются повторно. Расы отличаются по комбинации морфометрических признаков, определяемых особенностями района обитания. В одном и том же районе различаются сезонные расы.

По Л. С. Бергу (1962, 1948), раса — это не географическая единица, а элементарный вид, стойкая форма, связанная с видом переходящими признаками, но отличающаяся комбинацией признаков. Область распространения расы географически не обособлена от ареала вида; иногда расы бывають приурочены к определенным условиям — глубине, температуре, времени нереста, грунту и пр.

По определению А. В. Морозова (1932), расы отличаются морфологическими признаками, средними размерами рыб и ареалом обитания.

¹ Хотя еще ранее Марр (1957) применил этот критерий к «субпопуляции».

Вибер и Лэглер (Vibert et Lagler, 1961) определяют расы как локальные популяции, отличающиеся по меристическим признакам, зависящим от внешней среды. Уровень стабилизации рас — результат уровня стабилизации внешних условий. Раса должна характеризоваться морфологическими признаками, имеющими значение для систематики, и физиологическими, имеющими значение для практики.

Подводя итог этим определениям, можно сказать, что расы — это экологические единицы, имеющие свой ареал в пределах вида постоянно или только в период нереста и отличающиеся как морфологическими, так и биологическими особенностями. Расы состоят из всех возрастных групп и стойко передают свои признаки по наследству.

Что касается понятия стада, то в литературе имеется попытка определения этого понятия. Н. А. Маслов (1957) связывает определение стада с обособленным ареалом (нагульным или нерестовым) и наличием всех возрастных групп. По определению Г. В. Никольского (1961), стадо характеризуется определенными морфологическими особенностями, отличающими его от других стад того же вида.

К. П. Янулов (1962), подчеркивая самовоспроизводящую способность стада, говорит о том, что стадо — это достаточно обособленная группа рыб в отношении района обитания, морфологических и биологических особенностей. Некоторые склонны считать, что нет никаких существенных отличий в определении расы и стада, что это синонимы.

Как раса, так и стадо — не географические единицы, имеющие определенный ареал или период нереста и отличающиеся как морфологическими, так и биологическими особенностями. Как раса, так и стадо устойчивые в наследственном отношении, самовоспроизводящиеся популяции, состоящие из всех возрастных групп¹. Такое представление трудно оспаривать. Действительно, эти понятия в принципе не отличаются. Здесь имеется чисто количественное различие — стадо меньше расы.

Если обнаружена какая-то популяция, отличающаяся от других, а внутри нее обнаруживается еще более мелкая и также самовоспроизводящаяся популяция, то мы не вправе назвать и ту и другую стадом. Например, внутри стада каспийской анчоусовидной кильки обнаружена более мелкая популяция. Если последняя тоже является самовоспроизводящейся, то, конечно, ее нельзя назвать так же, как ту популяцию, внутри которой она образована. В таких случаях большая популяция будет расой, а меньшая стадом.

Среди популяций атлантических сельдей исследователи (Световидов, 1952) выделяют 7 рас, но внутри некоторых из них различаются отдельные популяции, тождественные расам или локальным формам. Если мы то и другое назовем расами, то тем самым сотрется биологическая структурная соподчиненность, которая объективно существует. Если же расой назовем популяцию, внутри которой образуются более мелкие и также самовоспроизводящиеся популяции, то эти мелкие надо называть стадом. Если подвид распадается на отдельные локальные популяции, которые не образуют внутри себя локальные биологические группировки, то эти локальные популяции можно назвать как расами, так и стадами. Обыкновенно расами² называют такую популяцию, особи которой морфологически ясно обособлены от особей других популяций вида. Особи, образующие стадо, могут и не отличаться ясно морфологически, но в отношении биологических признаков будут четко обособлены.

Итак, стадом являются биологические самовоспроизводящиеся внутривидовые группировки рыб, меньшие чем раса, отличающиеся между собой по биологическим признакам (темп роста, сроки размножения и пр.), часто приуроченные к определенным районам постоянно или в известные периоды

¹ Если раса состоит из разных стад, то она воспроизводит себя как раса через наборы поколений этих стад.

² Здесь все время речь идет не о географических расах — подвидах, а об экологических расах.

годового жизненного цикла, состоящие из всех возрастных групп, т. е. представленные всеми поколениями.

Таким образом, можно считать, что наиболее низшей самовоспроизводящейся единицей популяции вида является стадо. Структура политипического вида представляется нам в следующем соподчинении: вид — подвид, или географическая раса, — экологическая раса — стадо¹.

Однако самая низшая биологическая самовоспроизводящаяся единица далеко не представляет собой населения, состоящего из одинаковых особей, — разнокачественность популяции стада совершенно очевидна.

Поскольку стадо, являющееся самовоспроизводящейся популяцией, состоит из всех поколений, то, следовательно, оно содержит особей различного возраста, а следовательно, и различного биологического состояния. Среди особей популяции стада есть сеголетки, половозрелые и не половозрелые особи. Среди половозрелых особей степень зрелости половых продуктов бывает различной, у одних особей они более развиты, у других в одно и то же время менее развиты. Значит, популяция стада состоит из разнокачественных особей, т. е. особей разного возраста, разной половой зрелости, разного темпа роста и пр.

Отсюда возникает вопрос, приводит ли такая разнокачественность к образованию уже внутри стада или расы отграниченных друг от друга биологических группировок или же в пределах ареала стада или расы все эти разнокачественные особи распределены беспорядочно. Если имеется закономерное распределение особей внутри ареала стада, выражающееся в образовании биологических группировок, то в какой степени они изучены и что они из себя представляют?

Вопрос этот и является главным вопросом настоящей работы. Следовательно, дальше речь пойдет уже о внутривидовых биологических группировках, меньших чем стадо. Такие группировки, если они существуют, уже не могут быть самовоспроизводящимися, так как представляют только часть стада, т. е. только часть наименьшей самовоспроизводящейся популяции.

О ВОЗРАСТНЫХ, РАЗМЕРНЫХ И ДРУГИХ ГРУППИРОВКАХ РЫБ, МЕНЬШИХ ЧЕМ СТАДО

Вопросу о внутривидовых группировках рыб, меньших чем стадо, если не считать исследований явления стаинности, уделялось мало внимания. Мы не находим в литературе каких-либо специальных исследований по этому вопросу. Однако данные, свидетельствующие о наличии таких группировок, имеются, но авторы либо ограничиваются констатацией фактов, либо считают такие группировки случайными, временными. Иногда их возводят в ранг «локальных популяций» или стад. Значительно больше внимания было уделено стаинному поведению рыб и изучению структуры стай или косяков рыб.

Некоторые исследователи описывают закономерное распределение рыб, связанное с возрастным составом. Так, по данным японской Конумской станции (1933), в водах Южного Сахалина сельдь разных возрастных групп занимает разные ареалы. В одном месте преобладают пятилетки, в другом — трехлетки, в третьем — 11—13-летки. Подобную картину распределения тихоокеанских сельдей в водах Британской Колумбии наблюдал Тестер (Tester, 1934). Он указывал, что в разных скоплениях, удаленных одно от другого на расстояние всего нескольких миль, рыбы были разного возраста.

Разобшение ареала старших и младших возрастных групп в пределах стада наблюдается и у атлантических сельдей (Лямин, 1956; Федоров, 1960), а также и у многих других рыб. Такое распределение отмечено у каспийского леща (Тамбовцев, 1932 и др.), у сайды в исландских водах (Schmidt, 1955), у байкальского омуля (Нейман и Хохлова, 1956), у минтая в водах

¹ По-видимому, стадо и «субпопуляция» (Март, 1957) являются синонимами.

о-ва Хоккайдо (Ichsida, 1953), у зубатки и трески в водах Гренландии (Bückman, Dietrich, Meyer and Brandt, 1959), у камбалы Южной Балтики (Cieglewier, 1962), у северокаспийской воблы (Сергеева, 1963) и у многих других.

У речных рыб также замечено разобшение ареалов разных возрастных групп. Так, по данным М. П. Ивановой (1956), годовики и двухлетки окуня обитают главным образом в средней зоне Волги, а старшие возрастные группы (4—8-летки) — в нижнем течении и авандельте Волги.

Остановившись на возрастных группах, Н. П. Наумов (1963) считает, что они мало смешиваются. Однако приведенные им данные говорят о другом. Например, подходы дальневосточной сельди в залив Петра Великого, по Н. П. Наумову, являются иллюстрацией к обособленности или малой смешиваемости возрастных группировок. Однако на приведенном автором рисунке 178 (с. 343) видно, что в любой декаде уловы сельди были смешанными по возрастному составу. В течение всей последней декады марта уловы сельди состояли из 2, 3, 4, 5 и даже 6-летков. Правда, каждый раз преобладал какой-нибудь определенный возраст.

Говоря об обособленности различных возрастных групп в пределах ареала стада, авторы не могли точно определить ареалы этих группировок. Кроме того, ни в одном случае не указывается, что существуют обособленные ареалы той или иной возрастной группы. Речь идет о преобладании одной из них, при наличии рыб других возрастов. И только по поводу сеголетков можно говорить, что они действительно довольно строго обособлены от рыб других возрастов своего вида.

Таким образом, на основании литературных данных, можно сказать, что внутри стада рыбы распределяются не беспорядочно, а имеется закономерное размещение особей по возрастным группам. Многими исследователями установлено, что ареалы молодых рыб и взрослых различны. Мы не имеем данных, чтобы сказать более определенно, так как в большинстве случаев в той или иной зоне ареала стада или расы встречаются особи разного возраста, но какой-либо возраст преобладает.

Вряд ли кроме сеголетков можно в природе найти «чистые» возрастные группы. Даже в одном и том же месте, не говоря уже о районе, мы почти всегда имеем в улове рыб разного возраста. Это в свое время было отмечено Томпсоном (D'Arcy Tompson, 1926).

Итак, возрастные группы в пределах стада существуют, и особенно среди рыб младшего возраста, но в этих группах, если не считать сеголетков, представлены рыбы разного возраста. Ареалы этих возрастных групп очень грубо намечены, да и сами группы плохо исследованы в отношении их состава. Более определенно в литературе обсуждается вопрос о размерном распределении рыб по отдельным зонам.

В. Гарштанг (Garstang, 1909), изучавший распределение камбалы в Северном море с целью составления рыбопромысловых карт, установил, что камбала распределяется по глубинам в зависимости от размеров рыб: в береговой зоне обитают самые мелкие рыбы, по мере удаления от берегов, с возрастанием глубин, размеры камбалы увеличиваются.

Подобную же закономерность распределения рыб заметила Т. Ф. Дементьева (1939) в отношении воблы Северного Каспия. По мере увеличения глубин изменяются размеры воблы, но в обратном, чем у камбалы, порядке. С возрастанием глубин размеры воблы уменьшаются (табл. 1).

Такого рода закономерность подмечена автором только для осени. В данном случае обращает на себя внимание тот факт, что такого рода распределение не связано с возрастом рыб, а только с размерами, так как вобла длиной 18,9 и 18,8 см безусловно имеет один и тот же возраст, точно так же как и вобла 22,9 и 20,9 см.

Во многих работах отмечено, что более мелкие рыбы держатся у побережья, а более крупные вдали от берегов. Например, такое распределение характерно для салаки Балтийского моря (Дементьева, 1954; Popiel, 1955), для пресноводного окуня в озерах (Свидерская, 1930; Костылев, 1958), у

Таблица 1

Средние размеры воблы по глубинам во 2-й декаде ноября 1935 г.

| Показатели | Глубина, м | | | | | | |
|------------------------|------------|------|------|------|------|------|---------|
| | 0,9 | 1,2 | 1,5 | 1,8 | 2,1 | 2,4 | 2,7—3,0 |
| Средняя длина рыб, см | 22,2 | 20,9 | 18,9 | 18,8 | 16,5 | 13,1 | Молодь |
| Навеска, г | 268 | 214 | 160 | 147 | 96 | 53 | — |
| Незрелые рыбы, % . . . | 0,0 | 5,0 | 13,0 | 5,3 | 16,2 | — | 21,4 |

камбалы шведских берегов (Iensen, 1962). У ряпушки оз. Виннипег наблюдается обратная картина в распределении рыб по размерам (Hewson, 1959).

Часто на одном и том же месте и даже на одной станции у пелагических рыб наблюдается послойное распределение рыб разного размера. Это наблюдалось у каспийской кильки (Ловецкая, 1953, 1955), у сардины (Оватор и Фуруя, 1953), у балтийского шпрота, разные размерные группировки которого нерестятся на разных глубинах. А. Н. Пробатов (1936), изучавший биологию наваги, сообщает, что во многих случаях навага, при массовых подходах, попадает почти без примеси других видов рыб, причем уловы наваги в различных местах отличаются по размерному составу.

Г. И. Милинский (1938), изучавший биологию и промысел камбалы в Баренцевом море, установил связь между распределением камбалы по глубинам и соотношением полов этой рыбы. «Соотношение полов у морской камбалы даже в пределах одного и того же района может быть совершенно различным и изменяться в зависимости от глубины. В качестве примера возьмем район Канинской банки. К северу от п-ова Канин в июле на глубинах около 100 м преобладают самцы (речь идет только о половозрелой камбале), а процент самок здесь чрезвычайно незначителен. К западу от п-ова Канин процент половозрелых самок значительно выше, процент же самцов соответственно ниже. Статистическая обработка уловов в этом районе показывает, что с глубиной процент самцов в июле возрастает».

Некоторые авторы обратили внимание на состав рыб в морских уловах в период нереста. Н. П. Танасийчук (1932) нашел, что в период нереста в уловах трески преобладают самцы. Н. П. Европейцева отмечает, что в Белом море в весенних уловах 1935 г. преобладали самки: из 399 особей самок оказалось 239.

Эти данные безусловно говорят о том, что исследователи имели дело с биологическими группировками рыб, гораздо меньшими, чем возрастная группа.

Ряд авторов отмечает ясно выраженную смену состава рыб в так называемых ходовых косяках (Ильин, 1939) во время хода рыбы в реке. Так, например, Г. Н. Монастырский (1940) отмечает, что на протяжении хода воблы половой состав ее меняется весьма значительно. «Сначала преобладают самки, затем самцы и самки бывают представлены почти в равном количестве, а в конце хода самцы находятся в преобладающих количествах. Кроме того, в начале хода воблы ловятся особи большего веса и длины, чем в конце».

Такая закономерность хода рыбы на нерест отмечена давно (Терещенко, 1913). К. К. Терещенко писал, что косяки воблы, начинающие ход в Волгу, состоят из наиболее крупной, половозрелой и жирной рыбы. По мере входа в реку размеры ее все более уменьшаются. Это же отмечали А. Головкин (1915), А. В. Морозов (1932), Т. Ф. Дементьева (1939), С. Г. Зуссер (1939), Ю. И. Чепракова (1961), Ю. И. Чепракова и С. Г. Васецкий (1962), С. Г. Васецкий (1963) и др.

В разные протоки дельты Волги входят косяки воблы, отличающиеся возрастными, размерными и половым составом (Терещенко, 1913; Морозов, 1932; Монастырский, 1938; Васецкий, 1963). Такая же закономерность была отмечена и для леща Северного Каспия (Терещенко, 1917; Летичевский, 1947). По данным М. А. Летичевского (1947), группировки леща, отличающиеся физиологическим состоянием рыб (половой зрелостью), нерестятся или в разных протоках дельты, или в одном протоке, но поднимаясь вверх по реке на различное расстояние.

Разные нерестовые косяки описаны и у леща Таганрогского залива (Телегин, 1929), у которого наблюдается та же закономерность хода. Значительное отличие в ходовых косяках наблюдается у лососевых. В пределах стада осенней кеты различаются группировки, нерестящиеся в разных реках системы Амура (Бирман, 1956).

Подобная же картина наблюдается и у тихоокеанских сельдей, у которых различают 4 хода на прибрежные нерестилища, в зависимости от размера, возраста и полового состава косяков (Амброс, 1931). Уменьшение размеров рыб по мере хода их в реку на нерест наблюдается и у других видов рыб: у каспийских сельдей (Замахаяев, 1954), у дунайской сельди (Коларов, 1958), у беломорской корюшки (Балагурова, 1956), у обского муксуна (Балахонова и Барсуков, 1961) и др. Как отмечает Д. Ф. Замахаяев, чем выше по Волге, тем крупнее нерестящаяся сельдь.

Однако встречается и обратное соотношение размеров, когда по мере хода в реку длина рыб возрастает, например у осенней кеты (Смирнов, 1957) и у горбуши (Pritchard, 1937).

Во время миграции голытов из рек в море различают группы, состоящие из крупных, нерестившихся прежде особей, из крупных, но неполовозрелых рыб, и из мелких, мигрирующих в первый раз (Wilder, 1952; Grainger, 1953). Подобные закономерности состава ходовых косяков наблюдаются и у рыб, нерестящихся в море. Так, например, Руннстрем (Runnstrom, 1933) показал, что косяки атлантической сельди, состоящие из крупных и старших особей, первыми идут на нерест. Мелкие и впервые нерестящиеся особи идут позднее. Подобные явления наблюдаются и у других морских рыб — у ставриды (Амброс, 1954; Ionescu, Cautis, 1961) и пелагиды Черного моря (Нечаяев, 1934).

Однако в некоторые годы у атлантической сельди наблюдается обратная картина хода: сначала идут косяки мелкой рыбы, потом крупной (Руннстрем, 1933; Ottestad, 1934). По данным П. П. Коларова (1962), косяки лущара, состоящие из крупных рыб, появляются у берегов раньше мелких, если места их зимовки располагались ближе к нерестилищам и, наоборот, если места их зимовки оказывались удаленными на большое расстояние, то они появлялись позднее мелких рыб.

Нерестовые косяки мойвы у берегов Мурманска отличаются как по времени и району нереста (Расс, 1933), так и по возрастному и половому составу (Прохоров, 1957).

Все эти данные, несомненно, указывают на существование в природе каких-то различных группировок рыб, меньших, чем стадо. Однако эти данные очень отрывочны, указанные группы в большинстве случаев не определены и происхождение их непонятно.

Т. Ф. Дементьева (1939) считает зональное распределение воблы временным и объясняет его следующим образом: «Известно, что чем крупнее рыба, тем созревание ее происходит быстрее. На глубины же отходит мелкая, а следовательно, менее зрелая рыба. Поэтому вполне естественно предположить, что отход этой воблы находится в связи с состоянием зрелости половых продуктов. А так как по мере увеличения глубин возрастает соленость, то надо полагать, что степень солености обуславливает пребывание и распространение рыбы определенной стадии зрелости».

Из этого объяснения непонятно главное — почему мелкая вобла отходит на глубины, а крупная остается на более мелких местах. В конечном счете автор связывает зональное распределение воблы не с глубинами, а с

соленостью, хотя и не приводит данных о наличии такой зависимости. Если мы обратимся к таблице автора (см. табл. 1), то увидим, что указанная связь вряд ли может иметь место.

Так, например, вобла длиной 20,9 см, где неполовозрелых рыб всего 5%, находится на глубине 1,2 м, тогда как вобла длиной 18,9 см, где неполовозрелых рыб в два с лишним раза больше, находится на глубине, отличающейся всего на 30 см. В то же время количество половозрелой воблы почти одинаково на глубинах 1,2 и 1,8 м, т. е. отличающихся значительно больше, чем в первом случае.

Если Т. Ф. Деметьева все же как-то пытается объяснить замеченную ею закономерность распределения рыб, то в большинстве других работ мы не находим никакого объяснения или же находим такие объяснения, в которых отрицается существование в природе группировок рыб в отношении подбора их по тому или иному признаку.

В. И. Мейснер (1933) объясняет подбор рыб в уловах по размерам и по полу избирательной способностью орудий лова. «В большинстве случаев, — пишет автор, — самцы мельче самок, поэтому легче и прежде всего ускользают от вылова, и обычно получается, что промысел вылавливает главным образом самок и оставляет самцов». Н. П. Танасийчук (1932) таким же образом объясняет преобладание в уловах самцов трески. Если В. И. Мейснер считал, что самцы осторожнее самок и легче увертываются от орудий лова, то Н. П. Танасийчук, наоборот, преобладание самцов объясняет тем, что самки более осторожны, чем самцы.

Таким образом, группировки рыб по полу и по размерам нельзя считать достаточно определенными.

Наиболее интересными являются указания на зональное распределение некоторых рыб и на закономерную смену состава рыб в ходовых косяках. Что касается состава рыб в ходовых косяках, то он также в большинстве случаев не объясняется, а само понятие о ходовом косяке не является достаточно определенным. Неизвестно, чем отличается ходовой косяк от морского; является ли ходовой косяк временной группировкой, сформировавшейся только в период хода рыбы в реку, или же это более постоянное образование; одинаков ли состав рыб в ходовых и морских косяках, имеется ли какая-либо связь состава рыб в ходовых косяках с составом рыб, распределенных по зонам.

Если такие вопросы и ставились отдельными исследователями, то решались они в отрицательном смысле. Так, например, Г. Н. Монастырский (1940) полагал, что в ходовых косяках воблы состав рыб иной, чем в морских уловах. Такого же мнения придерживается и Г. В. Никольский (1940), который считает, что состав рыб в нерестовых косяках многих рыб Аральского моря иной, чем состав рыб в морских уловах.

Тогда как же объяснить происхождение ходовых косяков. Можно ли предположить, что за весьма короткий срок перед нерестом в одно место со всего моря собираются рыбы одинакового размера и пола, а рыбы несколько меньших размеров почему-то идут в другие места. Признать это невозможно.

Таким образом, факты зонального распределения и закономерной смены состава рыб в ходовых косяках указывают на то, что в природе объективно существуют какие-то группы рыб, меньшие чем стадо, структура которых, происхождение и степень постоянства еще не достаточно ясно определены.

М. П. Сомов (1927), наблюдая за треской в районе Кильдинской банки, не только обнаружил в море группировку рыб, состоящую из особей близкого размера, но наблюдал за этой группой и тем самым впервые показал, что это не случайные, а достаточно устойчивые группы.

«Мне удалось взять, — пишет М. П. Сомов, — 247 измерений трески, уловленной в квадрате 39 (с 3 по 19 марта). Эти измерения показали, что наибольший процент измеренных особей (29%) имел длину 56—60 сантиметров. В апрельский рейс Т-24 на той же Кильдинской банке (кв. 39, 20, 27) за время с 1 по 13 апреля было взято 45 тралами 3400 пудов трески. На

это количество трески пришлось всего 57 пудов камбалы, пикша попадалась единично, зубатки тоже было немного. Измерения зоологической длины 641 экз. трески лова Т-24 за время с 1 по 13 апреля дали те же результаты, что и в предыдущем случае. Сравнивая эти измерения, можно констатировать их тождественность: то же преобладание зоологической длины 55—60 см, те же второстепенные максимумы на длине в 45, 70 и 95 см. Это тождество обеих кривых дает нам полное право сделать вывод, что с начала марта и до середины апреля на так называемой Кильдинской банке держались стаи трески одинакового состава и, по всей вероятности, одинакового происхождения. Так как за время с начала марта и до середины апреля желуди всех тресок были набиты мойвой, то очевидно, что подход сюда трески был обусловлен подходом мойвы».

Из описания М. П. Сомова ясно, что треска образует в Баренцевом море устойчивые группировки, составленные из рыб, сходных по размерам и поведению. Автору удалось вторично через достаточно большой промежуток времени найти ту же группировку. Впервые в ихтиологии был описан случай, когда наблюдались в естественных условиях одни и те же рыбы.

Таким образом, М. П. Сомову принадлежит приоритет в том отношении, что он впервые установил возможность длительного наблюдения за одними и теми же группами рыб и тем самым положил начало разработке принципиально нового метода в ихтиологии, о котором мы скажем в дальнейшем. Однако, к сожалению, сам автор не смог оценить значение своего открытия и не разрабатывал в дальнейшем этот вопрос. Хотя он и пишет о том, что имел дело с треской «одинакового происхождения», но оставляет в стороне вопрос о том, какова же сущность этих группировок и как они образуются.

О СТАЯХ И КОСЯКАХ РЫБ

Вопросу о строении косяков, их величине, устойчивости и т. д. посвящено немало работ. Однако эти работы лишь отчасти касаются вопроса о внутривидовых группировках рыб и будут нас интересовать постольку, поскольку в них затрагивается качественная сторона явления в смысле состава рыб в стаях или косяках и происхождения этого состава.

Ф. Гейнке (Heincke, 1898) считал, что стая сельдей представляет собой разновозрастную группу рыб, одновременно и в одном месте родившихся и всю жизнь живущих вместе. «Стая сельдей, — писал Гейнке, — представляет собой как бы единицу высшего порядка, она возникает в виде стай мальков, где выметана икра благодаря одновременному или почти одновременному вылуплению рыб из икринок, отложенных на ограниченном пространстве. Первоначально потребности в защите, позднее нужда в пище удерживает стаю близ места ее возникновения. Затем она превращается в стаю «молоди», удаляется от первоначального места и постепенно все более и более смешивается с особями одинакового возраста из других стай. Наконец, косяк достигает полного развития — становится стаей половозрелых рыб».

Подобные представления об разновозрастности рыб в стае были настолько прочными, что когда ввели метод определения возраста рыб по чешуе и оказалось, что в одном косяке встречаются рыбы разного возраста, то некоторые исследователи, в силу своего убеждения об разновозрастности рыб в косяке, считали сомнительным сам метод определения возраста рыб по чешуе.

Так, Томпсон (D. Argy Thompson, 1926) по этому поводу писал следующее: «Когда мы рассматриваем ряд сельдей из целой стаи, мы находим, что они различаются друг от друга по числу чешуйных колец. Обычно выявляется одно число, ярко преобладающее, тогда как у других рыб их может быть больше или меньше. Причем количество таких уклоняющихся рыб все уменьшается по мере того, как мы удаляемся от среднего. Принимая чешуйные кольца за постоянный и непреклонный признак возраста, мы логически должны заключить, что данный косяк сельдей является смешанным, что в

нем собрались сельди разного возраста, родившиеся в разных местах и в разные годы, т. е. что нет однообразия, нет гомогенности, нет постоянства (однородности) в «косяке». Если мы примем число колец за признак изменчивый (подобно росту или другим признакам в органической природе), то мы можем сделать вывод, что сельдяной косяк является большим семейным собранием рыб одного возраста, одновременно родившихся, и с момента рождения всегда живших, плавающих и мигрировавших вместе.

Этого-то мнения я и придерживаюсь. Чтобы отличить «смешанное или качественное собрание или группу гомогенную, нужно призвать на помощь статистику и математику, хотя есть и другие весьма разнообразны приемы».

Иорт (Hjort, 1914) также подметил однородность состава рыб в стаях, но полагал, что рыбы в стае подбираются не столько по возрасту, сколько по длине. Подбор рыб в стае по длине Иорт объяснял тем, что в стае рыбы должны обладать одинаковой мышечной силой для преодоления течений во время миграции. Рыбы меньших размеров при движении стаи против течения будут отставать и таким образом будет происходить как бы сортировка рыб в стае по размерам.

Интересные соображения по поводу состава рыб в стае высказал Э. Леа (Lea, 1929). Отмечая общность рыб косяка сельди, он считает, что в косяке «все особи имеют между собой нечто, общее, будь это величина, мощность плаванья, однообразный аппетит, половое развитие или иные особенности, присущие всем». Э. Леа полагает, что косяк является группой рыб «более или менее устойчивого строения» и «обновляется за счет новых единиц из общей массы населения, когда они достигают в своем развитии стадии, представляющей в косяке; он оскудевает вследствие опадения тех единиц, развитие которых выделяет их из общей массы косяка».

К сожалению, эти соображения Леа не подкрепляются достаточным фактическим материалом и являются в большей степени умозрительными.

К. А. Киселевич (1926), наблюдая за составом рыб в косяках воблы, также заметил, что рыбы в косяках подобраны по размерам.

И. И. Месяцев (1934, 1937, 1939) выступил против существующего представления о косяках и их пожизненности. Косяки он назвал «борищами» рыб, которые образуются в результате подхода различных стай на одни и те же места отдыха.

С точки зрения И. И. Месяцева, скопления образуются только в тот период, когда стайки в результате передвижений останавливаются для отдыха. В период нагула и другие периоды жизни, когда рыбы не совершают миграций, скопления не образуются. С другой стороны, скопления образуются на миграционных путях только в местах завихрения течений, создающих затихшую зону.

Теория И. И. Месяцева не получила широкого распространения и признания, так как в дальнейших исследованиях, и особенно в связи с наблюдениями за перемещением и распределением рыб с самолета, его представления не подтвердились. Крупные косяки рыб наблюдались не только в период миграций, но и в другие периоды жизни рыб, и не только в местах завихрений течений.

Некоторые важные закономерности в распределении косяков рыб были замечены А. В. Кротовым и А. П. Голенченко. При авиаразведке скумбрии в Черном море А. В. Кротов (1936) обнаружил, что стаи этой рыбы не разбросаны беспорядочно, они образуют обособленные группы, которые он назвал «полями косяков». А. П. Голенченко (1940) наблюдал такое же явление в Черном море у пелагиды и хамсы. Он назвал эти группы косяков «скоплениями косяков».

Подобные же «поля косяков», или «скопления косяков», были обнаружены А. Г. Кагановским у дальневосточной сардины. Если А. П. Голенченко и А. В. Кротов не пошли дальше констатации факта, то А. Г. Кагановский уделил больше внимания изучению такого рода скоплений косяков и самих косяков. Он дает развернутое определение косяков рыб. Косяк — это «пространственно ограниченная, сравнительно небольшая, единая в поведе-

нии группа рыб, соединенная по признакам физического сходства, позволяющим преодолевать пространство при движении одинаковыми темпами. Косяк не есть величина постоянная, он может дробиться на более мелкие косяки или смешиваться с другими одинаковыми по составу косяками... Скопление — это пространственно ограниченная группа одинаковых по составу и сходных по поведению, тяготеющих друг к другу косяков. Скопление может дробиться на более мелкие и соединяться с одинаковыми по составу другими скоплениями».

Различные косяки одного скопления А. Г. Кагановский делит по величине на несколько порядков. Крупные косяки автор называет косяками первого порядка, помельче — косяками второго порядка и еще мельче — косяками третьего порядка.

Относительно продолжительности существования косяков А. Г. Кагановский не высказывает определенного суждения, поговаривает о мнении Б. С. Ильина (1939), который считает, что косяк сохраняется свое единство только в том случае, если он передвигается против течения. Автор исключает возможность смешения отдельных косяков неодинаковых по составу рыб.

Вопрос о происхождении косяков А. Г. Кагановский не рассматривает. По его определению, в косяке рыбы подобраны по признакам физического, а не физиологического сходства. Иначе говоря, автор сводит сущность этой группы к одному фактору — к возможности преодолевать пространство одинаковыми темпами.

Возрастной состав, по мнению А. Г. Кагановского, однообразен только в косяках молоди сардины. Косяки же взрослой сардины состоят из разновозрастных рыб. В косяках молоди рыбы очень сходны по длине. Чем старше рыбы, составляющие косяк, тем больше варьирует их длина. Весьма интересным, с нашей точки зрения, является указание автора, что одиночные косяки сардины наблюдаются весьма редко; как правило, косяки встречаются скоплениями (от нескольких десятков до 250 и более) и в таком скоплении все косяки состоят из сходных по размерам рыб.

К сожалению, автор не раскрыл сущности такого скопления косяков. Что заставляет эти косяки держаться в одном скоплении, почему они не могут жить и передвигаться независимо один от другого. Вряд ли это можно понять только с точки зрения физического сходства рыб, сходства их по мышечной силе.

Автор не приводит также и фактов, касающихся состава рыб в отдельных косяках одного скопления по сравнению с составом косяков других, и особенно соседних скоплений.

Большинство исследователей, говоря об однородности рыб в косяках, судило об этой однородности только по одному признаку — по размерам рыб в стае, на все другие признаки, позволяющие судить не только о физическом, но и о биологическом сходстве рыб одной стаи в отношении однородного ритма жизнедеятельности, не обращали внимания. Некоторые указывали на однородность в жизненном цикле одной стаи, как, например, Э. Леа, но и в этом случае такое указание не подкреплялось фактическим материалом.

Таким образом, в большинстве случаев вопрос о сущности таких группировок, как косяк или стая, решался только в плоскости физического сходства рыб, составляющих стаю.

Основное внимание, в том числе и в работе А. Г. Кагановского, было уделено не столько выявлению биологической сущности косяков рыб, сколько структуре, форме и величине их. Подробно исследовались вопросы о том, какую форму принимают те или иные стаи рыб, как эта форма меняется при движении косяка или когда косяк останавливается и пр.

Такого рода исследования важны для авиаразведки с тем, чтобы научиться отличать стаи одних видов рыб от других, но они были недостаточны для понимания биологической сущности этих группировок. В этом мы усматриваем главный недостаток подобного рода исследований.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Изложенные в настоящей главе данные и теоретические представления о внутривидовых группировках рыб показывают, что вопросу о биологических группировках, меньших чем раса, уделялось мало внимания. В сущности мы не имеем цельного представления о таких группировках. Да и сами группировки в большинстве случаев описаны поверхностно. Авторы часто даже и не касаются вопросов о биологической сущности группировок, об их возникновении, соподчинении и т. д. Выявленные тем или иным способом группировки рыб относят то к возрастным группам, то к локальным популяциям (?), то к формам (?), то к косякам (?), то к стадам, а часто авторы ограничиваются только констатацией каких-то групп рыб, обособленных друг от друга, не давая им никакого наименования. Такая путаница происходит не только с мелкими группировками, но и с теми популяциями, которые имеют весь набор поколений и являются самовоспроизводящимися (расы, стада). Хуже то, что в ряде случаев путают такие популяции, как стадо или раса с группировками, составляющими только их часть, что особенно недопустимо, так как этим самым может быть дезориентирован промысел.

Если такие группировки, как раса и стадо, имеют определение, хотя и не всегда ясное, то все остальные, меньшие чем раса, вовсе не определены. Никем не доказано, что рыбы разных возрастов обособлены в пространстве, чтобы можно было говорить об определенных возрастных группах. Имеются только некоторые указания о таком обособлении.

Еще хуже обстоит дело с определением так называемых размерных групп. Многие отмечают зональное распределение рыб по линейным размерам либо другое локальное распределение по этому признаку, но мало исследован вопрос о повторной встречаемости этих групп, тем более вопрос об их устойчивости, за исключением группировок трески, обнаруженных М. П. Сомовым и некоторыми другими исследователями.

Хуже то, что некоторые авторы размерные группировки возводят чуть ли не в ранг стада. Многие говорят о локальных популяциях, но в большинстве случаев оставляют в стороне подробный анализ признаков и ареала таких популяций. Даже остается неясным, состоят ли такие популяции из всех возрастных групп или только из некоторых, т. е. являются ли они самовоспроизводящейся группировкой или нет.

Во всей проблеме внутривидовой структуры главное заключается в том, чтобы определить ту элементарную единицу, из которой складывается сложная структура политипического вида. Такой элементарной единицей, как показали литературные данные, не является стадо или возрастная группа. Само стадо состоит из возрастных групп, в какой-то степени обособленных в пространстве и во времени. Наличие в природе так называемых размерных групп, обнаруженных многими авторами, или группировок, обособленных по половому составу (Милинский, 1938 и др.), говорит о том, что каждое поколение, в свою очередь, представлено какими-то еще меньшими биологическими группировками. Наличие так называемых ходовых косяков также говорит о более дробном, чем стадо или возрастная группа, подразделении, составляющем структуру популяции вида.

Главный вывод, который мы обязаны сделать из общего обзора литературы, заключается в том, что имеющиеся работы несомненно свидетельствуют о наличии в природе у самых различных видов рыб биологических внутривидовых группировок, меньших чем раса или стадо.

И первый вопрос, который возникает при этом, являются ли эти биологические группы однородными по своему составу или в свою очередь распадаются на более мелкие, т. е. возникает вопрос о самой элементарной группировке, составляющей структуру вида. Если такая группировка будет определена, то необходима всесторонняя ее характеристика, необходимо выяснение ее биологической сущности. Знание элемента структуры вида так же необходимо, как представление об элементарном устройстве всякого организованного целого.

Мы не можем говорить о структуре видовой популяции, не зная тех основных элементов, из которых складывается эта структура. Вопрос этот чрезвычайно запутан. Дело доходит до того, что каждую биологическую обособленную группировку называют стадом. Исследования структуры популяции вида необходимы во многих отношениях и прежде всего в связи с решением проблемы динамики численности. Говоря о структуре видовой популяции, исследователи вслед за Г. Н. Монастырским (1940) судят о структуре вида только по числу и величине отдельных возрастных групп. Такое представление не полное и очень относительное. Возрастная группа сама по себе не является биологически элементарной. Биология же популяции вида, подвида или стада складывается в конечном счете из элементарных групп. Какая же группа рыб является элементарной в структуре вида, что представляя собой эти группы, какова их биологическая роль и значение для популяции вида в целом, как эти группы образуются и пр. Эти вопросы и рассматриваются в данной книге.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

О БИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУППИРОВКАХ И БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ
ПОПУЛЯЦИИ ХАМСЫ В АЗОВСКОМ МОРЕ

Нами были обнаружены в Керченском проливе группировки хамсы, состоящие из очень однообразного набора рыб. Прежде всего необходимо было выяснить, являются ли такие группировки случайным, временным образованием, возникающим каким-то образом лишь во время миграции, или же эти группировки отражают биологическую структуру азовской популяции хамсы, являясь устойчивым, относительно постоянным элементом этой структуры.

Прежде чем перейти к этому вопросу, остановимся на некоторых чертах биологии хамсы.

Азовская хамса относится к семейству анчоусовых (*Engraulidae*) включающему 6 родов с 40 широко распространенными видами. Азовская хамса принадлежит к виду *Engraulis encrassicholus* (европейский анчоус). Этот анчоус населяет воды Атлантического океана, имеется в Средиземном, Черном и Азовском морях.

Вид *E. encrassicholus* распадается на ряд географических рас или подвидов, отличающихся, прежде всего, длиной тела. Наибольшую среднюю длину тела (151,24 мм) имеет североатлантический анчоус *E. encrassicholus septentrionalis*, наименьшую (98,9 мм) азовская хамса, или азовский анчоус, — *E. encrassicholus maeoticus*. В Черном море обитает черноморская раса анчоусов — *E. encrassicholus ponticus*. Черноморская хамса крупнее азовской, ее средняя длина 118 мм.

Описание систематического положения заканчивается на наиболее низкой таксономической единице — географической расе. Для целей систематики такой предел в описании структуры вида достаточен. Но отсюда не следует, что биологическая структура на этом заканчивается и что в пределах расы рыбы хотя и отличаются по возрасту и по физиологическому состоянию (что совершенно очевидно), но распределяются беспорядочно.

Мы предполагали, что внутри популяции азовской расы анчоуса имеет место закономерное, а не беспорядочное распределение особей. Эта закономерность прежде всего должна проявляться в группировках рыб по темпу развития жизненного цикла. Давно было обращено внимание на то, что рыбы передвигаются на нерест или на зимовку постепенно, таким образом, что ход их оказывается иногда сильно растянутым.

Так, например, ход хамсы на зимовку может начаться в конце сентября и продолжаться до конца октября, миграция же сеголетков на зимовку начинается еще раньше и продолжается около двух месяцев. Такая растянутость хода рыбы прежде всего говорит о том, что поведение рыб в популяции, составляющей расу, не одинаковое. Одни рыбы выходят из Азовского моря в Черное при летних температурах (сеголетки при температуре более 20—22° С), а другие — при температуре воды 6—7° С или даже ниже.

Растянутость хода рыбы на нерест связана с неодновременным созреванием половых продуктов. У воблы V стадия половой зрелости наступает в апреле, а у некоторых рыб только в середине мая. Таким образом, на-

блюдается неоднородность у рыб в популяции одной расы не только в поведении, но и в темпе развития жизненного цикла. Оценивая миграцию хамсы на зимовку как один из этапов развития жизненного цикла (Лебедев, 1940), мы предположили, что рыбы внутри популяции подвиги или расы распределяются не беспорядочно, а образуют группы со сходным биологическим состоянием. Но чтобы непосредственно ответить на вопрос о том, как распределяются рыбы внутри популяции расы — беспорядочно или они образуют группы, необходимо было исследовать жизненный цикл хамсы, а затем распределение ее в море.

В отличие от черноморской хамсы, которая всю жизнь обитает в Черном море, азовская хамса в Черном море только зимует и каждую весну в начале апреля начинает покидать Черное море. Обычно к середине мая хамса переходит в Азовское море, где интенсивно питается.

В это время у нее быстро развиваются гонады и уже в конце мая — начале июня начинается нерест, который часто затягивается. У отдельных групп особей нерест наблюдается даже в сентябре, но в основном в конце июля процесс икрометания у хамсы заканчивается. После нереста рыба продолжает интенсивно питаться, упитанность ее быстро повышается и с конца августа хамса постепенно (сперва молодь) покидает Азовское море, уходя на зимовку в Черное.

Мы исследовали биологическое состояние азовской хамсы в разное время года и в разных районах ее обитания. Эти исследования были подробно описаны (Лебедев, 1939). В исследованиях некоторых физиологических признаков непосредственное участие принимала Л. Л. Хамаиде.

По биологическому состоянию у хамсы было выделено 6 периодов жизненного цикла: зимовка, весенняя миграция, преднерестовый нагул, нерест, предмиграционный нагул и зимовальная миграция. Эти периоды являются взаимосвязанными; каждый последующий не может начаться прежде чем не закончится предыдущий.

Подобно тому как нерест не может начаться раньше, чем закончится период преднерестового нагула, так и миграция не возникает раньше, чем закончится предмиграционный нагул, в процессе которого идет накопление энергетического запаса, необходимого для преодоления миграционного пути и переживания голодной зимовки. Время миграции хамсы на зимовку иногда колеблется в пределах двух с лишним месяцев. В некоторые годы наблюдается несколько массовых выходов хамсы в течение 40 и более дней.

Если сроки миграции хамсы зависят от биологического состояния рыбы, а ежегодно у популяции хамсы в Азовском море наблюдается растянутость этих сроков, то, естественно, рыбы должны иметь в одно и то же время разное биологическое состояние.

Чтобы выяснить характер биологического состояния хамсы, мы исследовали распределение хамсы в Азовском море в связи с признаками, характеризующими ее биологическое состояние. Изучались следующие признаки: величина концентрации хамсы, стадия половой зрелости, упитанность рыб (в коэффициентах по Фультону), количество гемоглобина в крови рыб (в процентах по Сали).

Исследования проводились в Азовском море на нескольких судах, чтобы в возможно короткий срок покрыть море достаточно большим количеством станций. При этом мы не намечали заранее геометрически правильную сетку станций, а руководствовались биологическими признаками выловленной рыбы. Обработав пробу данной станции, мы намечали другую станцию, в зависимости от результатов анализа, таким образом, чтобы тут же в море оконтурить станции с одинаковыми биологическими показателями состояния рыбы.

В результате этих работ по каждому рейсу были получены карты распределения хамсы по упомянутым выше признакам (рис. 1).

На рисунке видно, что в одно и то же время хамса имела различное биологическое состояние, распределялась она не беспорядочно, а образовывала ясно отличающиеся группы. В одних группах рыбы более упитаны,

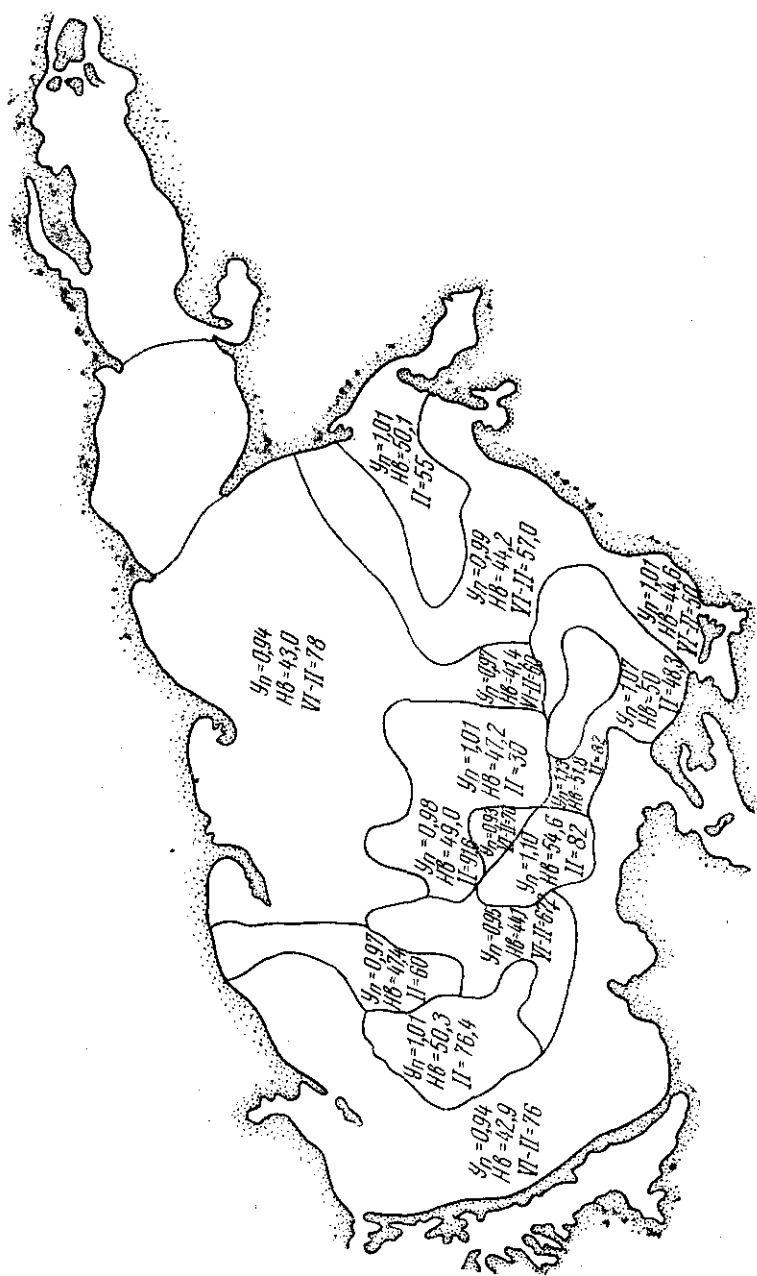


Рис. 1. Распределение внутривидовых биологических группировок хамсы в Азовском море в августе 1937 г.

имели более зрелые половые продукты или их половые продукты были выметаны, более высокое содержание гемоглобина в крови; в других группах рыбы слабо упитанные, с низким содержанием гемоглобина в крови, с менее развитыми половыми продуктами.

Наряду с хамсой, по своему биологическому состоянию близкой к миграции, часть популяции еще находилась в нерестовом состоянии и, следовательно, еще даже не вступила в период предмиграционного нагула. Описанные наблюдения относятся к концу августа и к первой половине сентября 1937 г.

В исследованиях 1939 г. в Азовском море мы наблюдали аналогичные биологические группировки азовской хамсы, отличающиеся столь же ясно

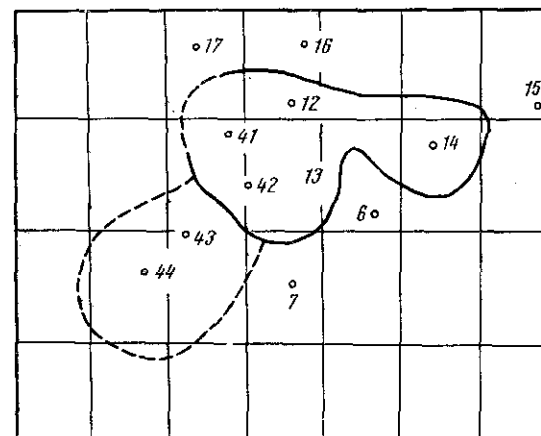


Рис. 2. Группировки азовской хамсы в Азовском море, наблюдавшиеся 15 и 18 октября 1939 г. (длина большей стороны «квадрата» — 10 миль). Цифрами обозначены номера станций.

по биологическому состоянию (см. рисунок в работе Н. В. Лебедева, 1940). Что же это за группы? Почему в соседних районах, где условия жизни почти одинаковы, имеются места, в которых встречаются рыбы самого различного биологического состояния? Например, пятно, где средняя упитанность рыб 0,95, Hb (гемоглобин) 44,1 и преобладает стадия зрелости VI—II, находится рядом с пятном, где упитанность хамсы 1,10, Hb 54,6 и где преобладает II стадия зрелости.

Вряд ли такие значительные различия можно объяснить только существующими в данное время различиями солености, температуры или условий питания на соседних пятнах.

Вероятнее предположить, что рыбы, составляющие, например, второе из рассмотренных пятен, пришли в Азовское море значительно раньше, чем хамса первого пятна, и попали сразу в благоприятные условия, поэтому они раньше созрели. Но если одни группы рыб приходят в Азовское море раньше, чем другие, то, следовательно, они и до входа в Азовское море составляли отдельные группы, следовательно, эти группы не являются случайными, временными, а существуют более или менее длительный срок.

Итак, мы видим, что азовская хамса, представляющая в целом географическую расу или подвид *Engraulis encrassicholus maeoticus* P., отнюдь не гомогенная популяция. Эта популяция в Азовском море представлена мозаикой биологических группировок, ясно отличающихся по физиологическо-

му состоянию. Было выделено 26 таких группировок. Совершенно очевидно, что каждая из них меньше возрастной группы, так как у хамсы всего два поколения, не считая сеголетков.

Вопрос заключается в том, чтобы выяснить, насколько однородны особи в таких группировках и могут ли внутри такой группировки образоваться еще более мелкие группы. Иначе говоря, мы стали перед вопросом о том, являются ли эти группы простейшими элементами структуры.

Для выяснения этого вопроса мы предприняли специальные исследования состава рыб в группировках. В пределах одной из обнаруженных групп хамсы в середине октября 1939 г. сделано пять станций (три станции 15-го и две станции 18-го). Для определения границ групп сделаны дополнительные станции в разных направлениях (рис. 2).

Биологическое состояние рыб определяли по следующим показателям: коэффициент половозрелости самцов и самок (отношение массы гонад к массе тела), коэффициент упитанности, содержание гемоглобина в крови рыб (в процентах по Сали), линейные размеры рыб и другие признаки (табл. 2).

Таблица 2

Данные биологического анализа азовской хамсы в группировке и вне ее на соседних станциях в октябре 1939 г.

| Дата | № станции | Улов хамсы, кг | Молодь, % | Тюлька, % | Коэффициент зрелости | | Коэффициент упитанности | Содержание НВ, % | Средняя длина рыб, мм |
|------------|-----------|----------------|-----------|-----------|----------------------|-------|-------------------------|------------------|-----------------------|
| | | | | | самцы | самки | | | |
| 15 октября | 12 | 29,4 | 39 | 4,4 | 0,38 | 0,91 | 0,97 | 42,5 | 90,1 |
| » | 13 | 32,0 | 13 | 7,0 | 0,42 | 0,91 | 0,96 | 45,5 | 90,8 |
| » | 14 | 27,0 | 24 | 7,3 | 0,40 | 0,93 | 0,95 | 45,0 | 90,2 |
| 18 октября | 41 | 0,6 | 5 | 0 | 0,37 | 0,92 | 0,96 | 45,2 | 90,9 |
| » | 42 | 10,2 | 10 | 0 | 0,39 | 0,91 | 0,97 | 42,0 | 90,8 |
| 15 октября | 7 | 0,3 | 60 | 84,0 | — | 1,01 | 0,87 | 39,0 | 80,5 |
| » | 6 | 0,06 | 99 | 96,0 | — | — | 0,91 | — | — |
| » | 17 | 0,2 | 26 | 60,0 | 44,0 | 0,96 | 0,88 | 42,0 | 87,3 |
| 8 октября | 43 | 1,2 | 13 | 24 | 0,57 | 1,06 | 0,88 | 40,2 | 89,3 |
| » | 44 | 1,4 | 14 | 30 | 0,46 | 1,0 | 0,87 | 38,0 | 88,8 |

Сравнив значения признаков рыб первых пяти станций, нетрудно видеть, что эти значения очень близки между собой и отличаются от данных последующих пяти станций. В любом месте исследованной группы (на большой площади) ловилась хамса однородная по всем исследованным признакам, тогда как за пределами описываемой группы, на соседних станциях, в то же время ловились рыбы этого же подвида с другими значениями признаков.

Отсюда совершенно ясно, что хамса, ловившаяся на станциях 12, 13, 14, 41 и 42, принадлежала к одной группировке и отличалась по биологическому состоянию от хамсы соседних станций. На станциях 43 и 44 были рыбы из другой, соседней группы, у них было одинаковое биологическое состояние, но отличающееся от хамсы первой группы.

Важно заметить, что первая группа была первоначально обнаружена 15/X, а через четыре дня на этом же месте мы обнаружили ее вновь (станции 41 и 42).

Для практических целей такие трудоемкие исследования в полевых условиях непригодны, и мы стремились к тому, чтобы выявлять группировки

рыб по признакам, легко определяемым в полевых условиях, для того чтобы можно было впоследствии применить метод обнаружения группировок рыб в промысловой разведке. Поэтому при дальнейших наблюдениях за передвижением группировок хамсы мы сократили число признаков различения групп до возможного минимума. В этот минимум вошли следующие признаки: линейные размеры рыб; характер вариационного ряда линейных размеров рыб; коэффициент упитанности. Работы по такому упрощенному методу вела промысловая разведка (наблюдатель Михайленко) (табл. 3).

Таблица 3

Состав рыб в группировке хамсы и на соседних станциях 10 сентября 1940 г.

| Квадрат | № станции | Улов хамсы, кг | Средняя длина хамсы, мм | Средний коэффициент упитанности | Тюльки в улове, % |
|---------------------|-----------|----------------|-------------------------|---------------------------------|-------------------|
| 17у | 161 | 46,4 | 90,5 | 0,90 | 0 |
| 17т | 164 | 19,0 | 91,1 | 0,91 | 1,0 |
| 17г | 165 | 2,7 | 90,6 | 0,90 | 0 |
| 18у | 166 | 5,6 | 90,5 | 0,91 | 0 |
| Пограничные станции | | | | | |
| 19с | 159 | 1,0 | 88,9 | 0,86 | 0 |
| 17с | 160 | 0,1 | 91,6 | 0,98 | 70 |

По этим данным видно, что группировка хамсы может быть легко выявлена даже по двум основным признакам, если не считать третий, очень важный признак — пространственную сопряженность станций.

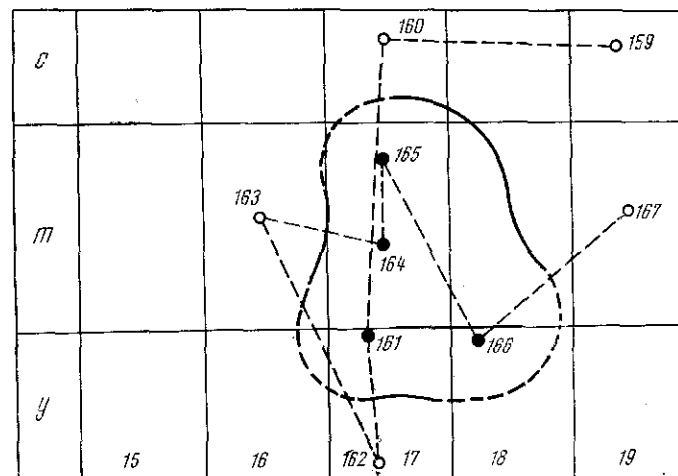


Рис. 3. Группировка хамсы в Азовском море, обнаруженная промысловой разведкой 10 сентября 1940 г.

На рис. 3 показано расположение указанных в таблице станций, где видна эта пространственная сопряженность.

В пределах группировки признаки очень близки и ясно отличаются от признаков рыб, пойманных вне пределов группировки. Средний коэффициент упитанности хамсы на станциях в пределах группы почти не дает колебаний. Незначительны колебания также и средних размеров хамсы по отдельным станциям. Во всех случаях в уловах нет тюльки, тогда как вне группы на соседней станции 160 тюлька преобладает в улове. В группировке высокие уловы хамсы, тогда как вне группировки на соседних станциях они незначительны.

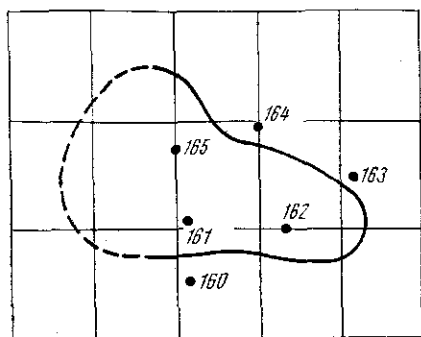


Рис. 4. Элементарная популяция хамсы в Азовском море 10 октября 1940 г.

Приведем еще один пример. 10 октября на судне «Бессемеровец» в 30 милях к северу от Керченского пролива была исследована и околонтурена группа хамсы, занимавшая площадь около 200 кв. миль (рис. 4, табл. 4).

Данные о составе рыб по отдельным станциям очень четко характеризуют однородность хамсы в группе. Характер уловов на всех станциях также однороден. Везде в уловах одинаковый процент молодой хамсы и одинаковая примесь тюльки.

В пограничных станциях совсем иной состав рыб в уловах, а также иные размеры хамсы.

В табл. 5 приводятся вариационные ряды линейных размеров хамсы, пойманной в предпроливном пространстве Азовского моря 23/IX 1934 г., с указанием величины и состава уловов по отдельным станциям.

Таблица 4

Данные о составе рыб в группировке азовской хамсы, обнаруженной 10 октября 1940 г.

| № станции | Улов хамсы, кг | Тюлька в улове, % | Средняя длина хамсы, мм | Средний коэффициент упитанности | Молодь хамсы в улове, % |
|---------------------|----------------|-------------------|-------------------------|---------------------------------|-------------------------|
| 161 | 2,7 | 52 | 92,5 | 0,96 | 22 |
| 162 | 1,1 | 48 | 92,5 | 0,96 | 20 |
| 165 | 10,2 | 40 | 92,9 | 0,96 | 20 |
| Пограничные станции | | | | | |
| 160 | 0,84 | 92 | 72,9 | 0,82 | 81 |
| 163 | 5,95 | 48 | 73,2 | 0,94 | 55 |
| 164 | 0,1 | 99 | 71,3 | — | — |

На станциях 42, 46 и 47 ловилась хамса одинаковых размеров, которая заметно отличалась от хамсы на соседней станции 55 и остальных станциях. На станциях 56 и 57 хамса также была одинаковой, но отличалась как от хамсы первых трех станций, так и от рыб других станций. Эти две группы рыб отличались также и по составу уловов. Первая группа распо-

лагалась на площади около 35 кв. миль, а вторая — около 20 кв. миль. Интересно, что группировка, занимающая меньшую площадь, дает более высокие уловы. В первой группе средний улов хамсы равен 363 кг на замет лампы, во второй — 305,3 кг.

Таким образом, нам удалось исследовать как общую структуру популяции азовской хамсы летом в Азовском море, так и отдельные элементы этой структуры.

Обратимся еще раз к рис. 1, где изображены группировки, выделенные по ряду физиологических и биологических признаков. Видно, что вся популяция азовской хамсы состоит из ясно выраженных и отличающихся между собой биологических группировок. Можно сказать, что структура популяции азовской хамсы в отношении биологического состояния рыб является мозаичной. Мы насчитываем до 26 группировок, отличающихся прежде всего по комплексу признаков, характеризующих темп развития жизненного цикла.

В дальнейшем мы более подробно остановимся на признаках сходства рыб в обнаруженных группировках. Выявив совершенно ясные внутривидовые группировки хамсы, значительно меньшие чем возрастная группа, мы перешли к исследованию других видов рыб, принадлежащих к разным семействам и отрядам, из разных водоемов, с тем чтобы выяснить, насколько распространены среди рыб подобные группировки. С этой целью была исследована азовская и каспийская тюлька (*Clupeonella delicatula*), а также ряд карповых рыб Аральского моря. У всех этих рыб были установлены подобные же группировки. Результаты этих исследований были опубликованы в 1946 г. (Лебедев, 1946).

Более подробно каспийская килька и северокаспийская вобла были исследованы А. К. Токаревым, Д. В. Радаковым и А. Н. Паюсовой. Н. С. Новикова и В. А. Ионова изучали питание рыб в группировке, Н. И. Чугунова — рост рыб в группировке. Мы используем наряду с собственными данными также и материалы этих исследователей, частично опубликованные, частично изложенные в защищенных ими диссертациях.

Таблица 5

Состав рыб в уловах в предпроливном пространстве Азовского моря 23 ноября 1934 г.

| № станции | Улов хамсы, кг | Соотношение в улове рыб, % | | Вариационные ряды линейных размеров хамсы, мм | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------|----------------|----------------------------|--------|---|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | хамса | тюлька | 107,5 | 102,5 | 97,5 | 92,5 | 87,5 | 82,5 | 77,5 | 72,5 | 67,5 | 62,5 | 57,5 | 52,5 | 47,5 | 42,5 | 37,5 |
| 42 | 212,0 | 90,3 | 9,7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 46 | 69,0 | 95,5 | 4,5 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 47 | 336,0 | 89,9 | 10,1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 55 | 65,0 | 86,7 | 13,3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 56 | 319,0 | 98,2 | 1,8 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 57 | 407,0 | 98,6 | 1,4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 58 | 2,8 | 69,2 | 30,8 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

О НАИМЕНОВАНИИ И СТРУКТУРЕ ОБНАРУЖЕННЫХ ГРУППИРОВОК

Первоначально биологические группировки хамсы в Азовском море мы назвали косяками (Лебедев, 1940), так как и в косяках, и в группировках рыбы подобраны по размерам. Однако по мере изучения группировок мы выяснили, что они не всегда представляют собой агрегации, как косяки или стаи, в которых рыбы держатся в плотной массе. Кроме того, они состоят из множества косяков, хотя могут и не иметь ни одного косяка. Следовательно, для предвзвешенного определения того, можно ли группировки называть косяками или стаями или же это нечто другое, нам необходимо выяснить структуру этих группировок.

Под структурой мы понимаем главным образом характер распределения рыб внутри группировки. Чтобы выяснить этот характер, обратимся прежде всего к величине улова рыб в пределах группировок, по ней можно судить о том, находятся ли рыбы в разреженном состоянии или образуют скопления. Сравним уловы хамсы в трех различных группах.

В одной группировке хамсы, обнаруженной в предпроливном пространстве Азовского моря (см. табл. 5) на шести станциях уловы хамсы в килограммах на замет лампары следующие: 212, 69, 336, 65, 319 и 407. Во второй группировке хамсы (табл. 2) на трех станциях, сделанных в различных местах 15 октября, уловы хамсы были также сходны между собой, но отличались от уловов хамсы первой группы почти в 10 раз—29, 32 и 27 кг. В третьей группе (см. табл. 4) уловы были в двух станциях также сходны между собой (2,7; 1,1 кг), но оказались почти в 20 раз меньше уловов хамсы в пределах предыдущей группы.

Таким образом, в пределах одной и той же группы уловы варьируют мало, они одного порядка — высокие (первая группа), средние (вторая группа) или небольшие (третья группа).

Имеются группы, в которых рыба попадает в улове в количестве нескольких штук (см. табл. 4), поэтому можно сказать, что рыбы в обнаруженных нами группировках встречаются как в весьма разреженном состоянии, так и в состоянии высокой концентрации.

Однако и в пределах одной группы уловы могут значительно изменяться. Если, например, 15 октября уловы хамсы составляли около 30 кг на замет лампары, то 18 октября в этой же группе (см. табл. 2) на ст. 41 и 42 уловы оказались другими.

Таким образом, распределение рыб в одной и той же группе может изменяться во времени — рассеяние рыб может то увеличиваться, то уменьшаться. Уловы в пределах одной и той же группы могут изменяться также и в пространстве, показывая, что группа разделена как бы на разные зоны плотности.

Отсюда ясно, что признак концентрации рыб в пределах группы является наименее постоянным, а следовательно, и наименее характерным для различения групп. Этот признак в известном отношении может характеризовать поведение рыб в группе. Рыбы одной и той же группы в зависимости от условий внешней среды и их биологического состояния могут вести себя различно: то собираться в плотные скопления, то рассеиваться, не образуя ни одной стаи. В последнем случае группа занимает свою максимальную площадь. Чрезвычайно важно заметить, что когда совокупность обнаруженных нами групп находится в состоянии максимального рассеяния, она все же сохраняет свою пространственную обособленность от других групп, так как может быть околонтурена и закартирована наряду с другими группами, несмотря на низкие уловы в пределах группы.

Некоторые авторы, наблюдая за распределением рыб с самолета, обратили внимание на то, что отдельные косяки хамсы, пеламиды и сардины не беспорядочно разбросаны в море, а образуют обособленные в пространстве группы, состоящие из косяков различных размеров, так называемые скопления или поля косяков.

Теперь можно предположить, что каждое такое скопление косяков есть

биологическая группа, состоящая из особей, сходных в физиологическом отношении. Чтобы это проверить, мы исследовали состав рыб в двух разных скоплениях косяков хамсы и кильки.

24 октября 1940 г. в Керченский пролив вошло большое скопление косяков хамсы. По результатам авиаразведки составлена карта распределения косяков хамсы в этот день (рис. 5). Границы вошедшего в пролив скопления хамсы очень четко определялись. Ни впереди (за пунктирной линией), в Черном море, ни сзади, ни с боков этого скопления, в Азовском

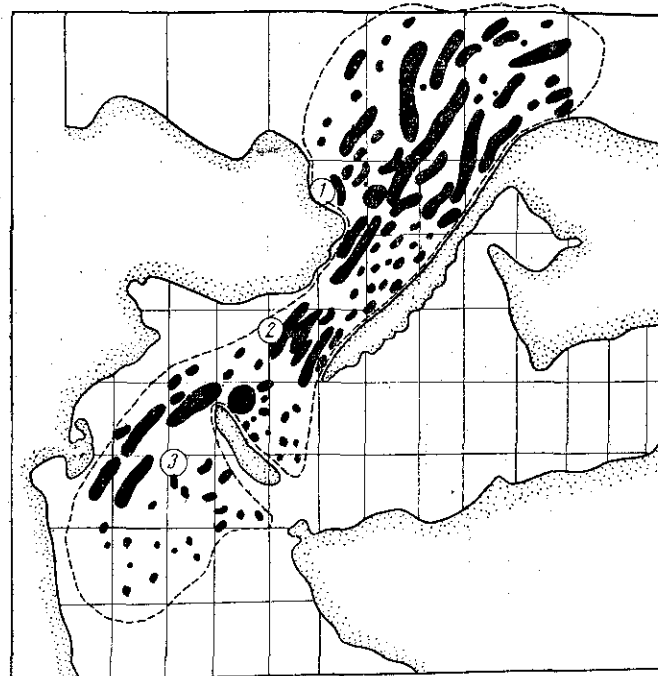


Рис. 5. Вход элементарной популяции азовской хамсы в Керченский пролив 24 октября 1940 г. (наблюдения с самолета). Цифрами в кружочках обозначены места взятия проб.

море, разведка не обнаружила косяков хамсы. Группировка, передвигавшаяся через Керченский пролив, представляла собой целостное образование, хотя и состояла из многочисленных, разных по величине косяков или стай.

В этот день мы взяли в разных местах скопления три пробы хамсы из уловов аламанов. Пробы взяты из косяков в районе Еникале (квадрат 1) против Керчи (квадрат 17) и против Камыш-Буруна (квадрат 42). Пробы взяты из разных косяков.

Результаты анализа проб приводятся в табл. 6. Хамса, взятая из разных косяков группы, оказалась очень сходной как по размерам рыб, так и по половому составу.

Таким же образом 28 октября была исследована другая группа косяков хамсы. Хамса этой группы только что входила в Керченский пролив из Азовского моря (рис. 6). Основная масса рыбы находилась в воротах Керченского пролива, тогда как отдельные косяки едва достигали Тузлы. Юж-

ная часть пролива была свободна от хамсы. Было очевидно, что первая группа хамсы, которую мы исследовали 24 октября, уже ушла в Черное море и на смену ей в проливе появилась новая.

Пробы хамсы были взяты в трех местах скопления: в районе Еникале (квадрат 1), у косы Чушка (квадрат 3) и в предпроливном пространстве Азовского моря (квадрат 662). И на этот раз мы взяли пробы из разных косяков. Данные анализа этих проб приведены в табл. 6.

Таблица 6

Состав рыб в скоплениях косяков хамсы в Керченском проливе осенью 1940 г.

| Дата | № пробы | № квадрата | Вариационный ряд длины хамсы, мм | | | | | | | | n | M | Соотношение полов в пробе, % | |
|------------|---------|------------|----------------------------------|------|------|------|------|------|-------|-------|-----|-------|------------------------------|-------|
| | | | 72,5 | 77,5 | 82,5 | 87,5 | 92,5 | 97,5 | 102,5 | 107,5 | | | самцы | самки |
| 24 октября | 1 | 1 | 1 | 3 | 16 | 21 | 15 | 3 | 1 | 0 | 60 | 87,4 | 71,3 | 28,7 |
| | 2 | 17 | 3 | 6 | 28 | 29 | 23 | 8 | 2 | 1 | 100 | 87,5 | 70,0 | 24,0 |
| | 3 | 42 | 0 | 2 | 16 | 18 | 10 | 4 | 0 | 0 | 50 | 87,3 | 80,0 | 20,0 |
| Средняя | | | 4 | 11 | 60 | 68 | 48 | 15 | 3 | 1 | 210 | 87,35 | 75,5 | 24,5 |
| 28 октября | 1 | 3 | 2 | 5 | 16 | 26 | 24 | 4 | 4 | 0 | 85 | 88,2 | 34,6 | 65,4 |
| | 2 | 1 | 1 | 6 | 18 | 32 | 24 | 7 | 0 | 1 | 100 | 88,0 | 36,0 | 64,5 |
| | 3 | 363 | 2 | 5 | 13 | 25 | 21 | 6 | 2 | 0 | 74 | 88,2 | 31,5 | 68,5 |
| Средняя | | | 5 | 16 | 47 | 63 | 69 | 17 | 6 | 1 | 259 | 88,1 | 33,5 | 66,5 |

Состав рыб в косяках этой группы ясно отличался от состава рыб первой группы. Особенно бросалось в глаза различие в половом составе. Если в первой группе преобладали самцы, то во второй — самки. Рыбы двух различных скоплений хорошо отличались также и по линейным размерам.

Таким образом, во втором случае мы имели единую по составу рыб группу, которая хорошо отличалась от первой.

В районе косы Песчаная — мыс Ракушечный в Каспийском море 18—21 июля 1944 г. находились две пространственно обособленные группы косяков кильки; одна — у косы Песчаной, другая — у мыса Ракушечного.

У косы Песчаной косяки кильки были самого различного размера. Попадались и отдельные разрозненные, совсем мелкие стайки килек, плавающие между большими косяками. Мы взяли пять проб из разных косяков этой группы. Результаты получились очень близкими. В то же время мы исследовали район мыса Ракушечный. В этом скоплении косяков было меньше и они были значительно крупнее, чем у косы Песчаной. Некоторые суда брали на замет аламан до 200 ц кильки, тогда как у косы Песчаной уловы были значительно меньше.

В районе мыса Ракушечный мы взяли также пробы из различных косяков, расположенных в противоположных местах района группировки, и получили также одинаковые результаты. В обоих косяках этого скопления рыбы оказались одинаковыми (Лебедев, 1946).

Эти исследования показали, что каждая группа косяков составлена

из рыб, очень сходных по крайней мере по двум признакам. Но если сравнить средние показатели одного скопления косяков (у косы Песчаной) с другим (у мыса Ракушечного), то мы увидим четкое различие. Первая группа состоит из самок, вторая — из самцов. В первой группе средние размеры рыб 100,2 мм, во второй — 96,1 мм.

Приведенные факты сходства рыб в скоплениях косяков убедительно доказывают, что каждое из этих скоплений не является случайным, а пред-



Рис. 6. Вход элементарной популяции азовской хамсы в Керченский пролив 28 октября 1940 г.

ставляет собой такие же биологически единые группы, которые мы обнаружили у всех исследованных нами видов рыб. Иными словами, то, что различные авторы называют скоплением косяков или полями косяков, вероятно, в ряде случаев и является биологическими группами хамсы, тюльки, воблы, чехони и т. д. Однако можно ли назвать эти группы рыб скоплениями или полями косяков?

Если сравнить все представления о косяках или стаях рыб, то мы найдем одно общее между ними, как бы различно не рассматривались эти группы. Никогда такие понятия, как косяк, стая, скопление, не ассоциируются с дисперсным состоянием в распределении рыб. Говоря о косяке, стае или скоплении, мы всегда подразумеваем группировку рыб, биологическую агрегацию, которая по своей форме или структуре представляет собой единое целое, в которой особи находятся в плотной массе. Косяк, стая, скопление перестают быть таковыми, если рыбы, их составляющие, разойдутся в разные стороны по одиночке, если они рассеются.

Говоря же о биологической группе рыб внутри вида, будь то раса, стадо или меньшая, чем стадо, биологическая единица, мы прежде всего имеем в виду биологическую общность этой группы и отмечаем различные расы или стада не по величине концентрации рыб, их составляющих, а по морфологическим и биологическим признакам. В данном случае безразлично, как распределяются рыбы внутри отдельной биологической группы — находятся ли в данный момент в разреженном состоянии или же образуют косяки. Стадо или раса не перестают быть таковыми, если рыбы, их

составляющие, в известные периоды жизни не образуют скоплений, а находятся в пределах ареала группы в разреженном состоянии.

Так как обнаруженные нами группы отличаются по составу рыб в биологическом отношении и могут быть как в состоянии концентрации, так и в разреженном состоянии, то их нельзя назвать ни косяками, ни стаями, ни скоплениями косяков. По составу рыб эти группы следует назвать биологическими группами в отличие от биологических агрегаций, и тогда ясно, что рыбы одной и той же биологической группы могут при известных условиях находиться в разреженном состоянии, а иногда собираться в отдельные разного размера плотные стаи или косяки. Однако понятие биологических групп не является строго определенным. Вид, расу, стадо также можно назвать биологическими группами, они также не являются биологическими агрегациями.

Наши группы не могут быть названы расами, так как они не отличаются морфологически и не представлены всеми возрастными группами, поэтому их нельзя назвать и стадами. Они являются меньшей биологической единицей, чем стадо. Наши группы не могут быть названы также и возрастными, что необходимо подчеркнуть, так как некоторые склонны считать их возрастными популяциями вида или подвида.

Наши группы могут состоять из рыб разных возрастов, но с резким преобладанием какого-либо одного возраста; в пределах одного поколения имеется не одна, а несколько групп.

Если бы наши группы были возрастными, то популяции, например, азовской хамсы, особи которой доживают только до трех лет, могли бы состоять максимум из трех групп, тогда как их значительно больше (см. рис. 1).

Таким образом, уже сейчас ясно, что мы не можем назвать обнаруженные нами группы рыб ни одним из существовавших до 1946 г. в ихтиологии и даже в зоологии и экологии наименований. Поскольку наши группы отличаются в том или ином отношении от известных уже группировок рыб, мы вынуждены были им дать новое название — **элементарные популяции**. Более подробное обоснование этого термина, как и само определение элементарной популяции, будет дано ниже. Рассмотрим более подробно вопрос о структуре элементарной популяции.

Элементарная популяция не всегда имеет структуру. Вряд ли можно говорить о какой-нибудь структуре, когда элементарная популяция находится в разреженном состоянии, не образуя ни одного косяка. В этом случае элементарная популяция не исчезает. Она легко может быть охотурена в пространстве и отличима от соседних групп, но уловы рыб такой разреженной популяции невелики.

Элементарная популяция приобретает структуру в то время, когда рыбы, ее составляющие, образуют заметные стаи или косяки, что чаще всего происходит, например, у хамсы в период миграции. В это время элементарная популяция представляет собой обособленную в пространстве группу косяков.

24 октября 1940 г. (см. рис. 5) в Керченском проливе мы наблюдали элементарную популяцию хамсы с хорошо определенными границами. Общий вид популяции убеждает нас прежде всего в ее целостности. В стороне от ее границ мы не встречаем ни одного обособленного косячка. Очертание популяции напоминает гигантскую амэбу, которая вползла в пролив, сузила свое тело в некоторых местах, вытягивая псевдоподии в направлении своего общего движения, обтекая препятствия (Тузла). Следовательно, элементарная популяция состоит из многочисленных самого разнообразного размера косяков. В этом случае среди мелких косяков много и крупных.

Сравним теперь структуру первой популяции хамсы со второй, которую мы наблюдали 28 октября (см. рис. 6). Эта популяция также состоит из многочисленных косяков разных размеров, но преимущественно мелких; в воротах пролива изредка встречаются косяки покрупнее. Очертания этой популяции и площадь, которую она занимает, иные, чем у первой. На сво-

бодном пространстве Азовского моря популяция растекалась мелкими косяками во все стороны, главным образом на восток и север. На рис. 7 изображены элементарные популяции хамсы, уже вышедшие в Черное море. Здесь популяция хамсы гораздо компактнее, косяков в популяции очень мало, но зато они очень крупных размеров.

Приведенные сравнения показывают, что структура элементарной популяции очень изменчива. То она состоит из одного крупного косяка, то растекается на большом пространстве и тогда состоит из многочисленных

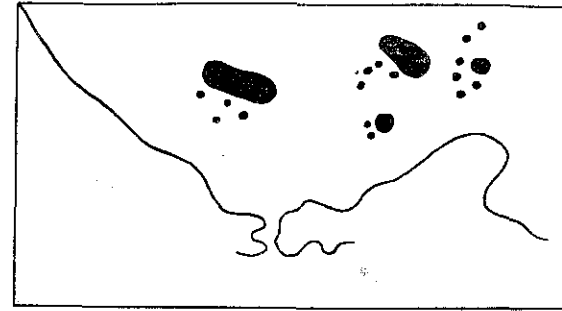


Рис. 7. Отдельные скопления хамсы в Черном море (данные авиаразведки).

мелких косяков. Исследования в Азовском море показали, что во время нагула элементарная популяция хамсы находится в разреженном состоянии и не образует косяков.

Все это убеждает нас в том, что элементарная популяция обладает крайне пластичной, изменчивой структурой. Такая структура элементарной популяции имеет большое биологическое значение для рыб, ее составляющих. Заметим еще раз, что если элементарная популяция находится в разреженном состоянии, то она не исчезает, а сохраняется как целое, о чем свидетельствуют наши исследования. В этом случае мы также можем выявить границы элементарных популяций и отличать их одну от другой.

РАССМОТРЕНИЕ ПРИЗНАКОВ СХОДСТВА РЫБ В ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Для выяснения сущности элементарной популяции и определения этого понятия необходимо рассмотреть признаки сходства рыб, составляющих названную группировку. Остановимся прежде всего на сходстве рыб по линейным размерам.

Сходство рыб в косяках по этому признаку давно отмечено рядом авторов, однако большинство из них, и особенно в последнее время, рассматривают линейные размеры как признак физического сходства рыб. Они объясняют это сходство тем, что течение отсортировывает в стае мелких рыб, которые, обладая меньшей мышечной силой, не могут угнаться за крупными и отстают от них. Нам трудно судить о том, какой степени сходство рыб по линейным размерам наблюдали авторы, так как в их работах не было конкретных данных по этому вопросу. На основании наших данных мы бы не могли сделать такое заключение.

В обнаруженных группировках в подавляющем большинстве случаев также наблюдалось сходство в линейных размерах рыб в пределах групп. Но мы никогда не наблюдали, чтобы в косяках рыбы были совершенно одинакового размера, при преобладании какого-либо размерного класса всегда имелись и значительные отклонения от него.

Так, например, при преобладании размера 97,5 мм в косяке кильки у мыса Ракушечного длина рыб колебалась от 67,5 до 117,5 мм, т. е. в одном и том же косяке одновременно присутствовали мелкие и крупные рыбы.

Такие факты нельзя объяснить механическим действием течения или тем, что мелкие рыбы отстают от крупных во время передвижения. Если бы сходство по размерам рыб в стае объяснялось течением, то мы не нашли бы такого сходства у донных рыб (таких, как камбала), относительно мало подвижных и не совершающих далеких миграций. Однако оно имеет и у них место.

Исследуя отношение хамсы к течению, мы поставили ряд опытов, в которых заставляли рыб передвигаться против течения в специальном аквариуме, где создавался круговой ток воды нужной скорости. Результаты этих исследований частично опубликованы (Лебедев, 1936).

В одном из опытов наблюдалось поведение двух рыб различных размеров в струе течения скоростью 87 см/сек. Оказалось, что хамса размером 4,7 см передвигалась против течения лучше и быстрее, чем хамса длиной 10,1 см. В других случаях рыбы разных размеров преодолевали одинаково сильное течение, и, наконец, были случаи, когда более крупные рыбы быстрее передвигались против течения.

Был проведен и такой опыт: в аквариум, где создавалось течение скоростью 43 см/сек, поместили две хамсы размером 9,5 и 4,6 см. Эти рыбы беспрерывно в течение 10 ч преодолевали течение с одинаковым успехом. В конце опыта нельзя было заметить, чтобы мелкая рыба отставала от крупной, иногда она даже плыла впереди.

Подбор рыб по линейным размерам в стае с большим основанием можно считать признаком физиологического сходства. Прежде всего они зависят от возраста рыб. Одинаковый возраст — это признак прежде всего физиологического сходства. Затем линейные размеры рыб непосредственно связаны с темпом роста, а последний является опять-таки признаком физиологическим. Одновозрастные рыбы одинакового размера — это рыбы одинакового темпа роста. Известно, что темп роста является одним из характерных признаков расы, зависящим от природы организма. В силу изменчивости этот признак, так же как и всякий другой, варьирует, что мы и наблюдаем у особей одной и той же группы. Несомненно также, что темп роста рыбы, а следовательно, и линейные размеры, определяются условиями внешней среды и главным образом условиями питания. Отсюда можно сказать, что рыбы одной и той же популяции имеют сходные размеры потому, что они длительное время находились в одних и тех же условиях, т. е. жили длительное время вместе. Таким образом, признак сходства рыб в элементарной популяции по размеру доказывает не столько физическое, сколько физиологическое сходство.

Другим признаком сходства рыб в элементарной популяции является упитанность. Физиологическое значение этого признака очевидно. Несомненно и то, что упитанность рыбы, так же как и темп роста, зависит от внешних условий, а именно от условий нагула рыбы; следовательно, одинаково упитанные рыбы должны были известное время находиться в одинаковых условиях нагула. Темп накопления упитанности зависит, вероятно, и от температурных условий, поэтому одинаково упитанные рыбы должны были известное время находиться также и в одних и тех же температурных условиях.

Далее, упитанность уменьшается в результате затраты энергии при передвижении рыб. Можно предположить, что одинаково упитанные рыбы равное количество времени находились в движении или в покое, т. е. можно думать, что поведение рыб, составляющих элементарную популяцию, было одинаковым. Как показали наши исследования, изменение упитанности рыб наряду с другими физиологическими признаками характеризует темп и этап развития годового жизненного цикла рыб. Таким образом, близкая (в пределах вариации) упитанность рыб одной и той же элементарной популяции показывает, что рыбы этой популяции физиологически сходны.

Что касается других исследованных признаков сходства (половая зрелость, содержание Нб в крови рыб, половой состав и др.), то они, несомненно, являются также признаками физиологического сходства.

Таким образом, все рассмотренные признаки указывают на физиологическое сходство рыб одной и той же элементарной популяции. **На что же указывает само физиологическое сходство?**

Прежде всего физиологическое сходство указывает на то, что элементарные популяции рыб не являются случайными временными группировками. Физиологически сходными по указанным признакам могут быть только такие рыбы, которые жили в сходных, одинаковых условиях среды, т. е. находились длительное время вместе.

Этот первый вывод имеет важное значение для понимания элементарных популяций, так как указывает на относительную стабильность данной группировки во времени.

Из примеров, приведенных выше, ясно, что азовская хамса образует элементарные популяции. Прежде чем рассматривать другие вопросы, выясняющие сущность элементарной популяции, рассмотрим данные, касающиеся исследования других рыб, образующих элементарные популяции.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ВОБЛЫ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Изучение биологических группировок воблы Северного Каспия предпринято нами в связи с решением ряда практических задач, и в частности задачи, связанной с промысловой разведкой этой рыбы. Непосредственное и главное участие в работе по исследованию этих группировок принимал Д. В. Радаков. Ему принадлежит и специальная работа по данному вопросу.

До наших исследований о биологических внутривидовых группировках воблы были самые разноречивые суждения. Некоторые исследователи находили у северо-каспийской воблы несколько рас, другие считали, что вобла никаких рас не образует. Т. Ф. Дементьева обнаружила зональность распределения воблы в отношении размеров, однако, по ее мнению, такая зональность наблюдается только в осенний период.

Н. Л. Чугунов (1928), отмечая характерную группировку молодежи воблы по размерам в различных зонах моря, указывает, что если в целом детально обработать все пробы вариационно-статистическим методом, то «совершенно не обнаруживается резко выраженных группировок по размерам».

В результате обширных работ по мечению воблы Северного Каспия, которые были осуществлены Г. А. Караваевым (1939), автор пришел к выводу об отсутствии каких-либо устойчивых обособленных группировок воблы в Северном Каспии.

Таким образом, большинство литературных данных говорило скорее против, чем за наличие каких бы то ни было внутривидовых группировок воблы в Северном Каспии.

Анализируя данные результатов мечения, изложенные в работе Г. А. Караваева, Д. В. Радаков показал, что эти данные отнюдь не указывают на отсутствие биологических группировок воблы, а скорее говорят в пользу их существования. Д. В. Радаков указывает на несколько таких случаев, когда две рыбы, помеченные в одной и той же партии, оказывались вторично пойманными в одно и то же время и в одном и том же месте.

Так, например, из числа рыб, помеченных 18 октября 1936 г. в предельном пространстве р. Эмбы (рис. 18 из работы Караваева), две меченые воблы были вторично пойманы 21 октября 1936 г. в 15 милях к SSE от места их выпуска, причем они были пойманы в одном и том же месте. Другие две рыбы оказались 4 ноября 1936 г. тоже вместе, в 50 милях к WNW от места мечения. Примерно то же наблюдалось и в ряде других случаев.

Основываясь на этих примерах, Д. В. Радаков считает такие факты далеко не случайными, свидетельствующими о том, что дважды пойманные рыбы жили, по крайней мере от мечения до поимки, вместе, вместе и передви-

гались. «Нет оснований считать, — пишет автор, — что если две рыбы вели себя таким образом, то не могла существовать длительное время целая группа рыб».

В подтверждение отмеченных автором фактов можно сослаться на работу И. Я. Сыроватского (1945), который по поводу результатов мечения тарани пишет, что «следует указать на одно очень любопытное явление. Неоднократно в одном и том же орудии лова и в один и тот же день ловились рыбы, помеченные одновременно и в одном и том же пункте. Получается

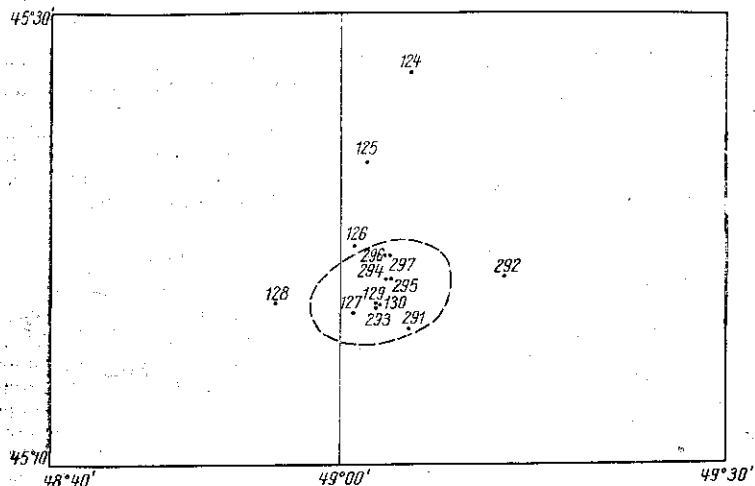


Рис. 8. Элементарная популяция воблы в Северном Каспии (27—28 августа 1945 г.). Цифрами обозначены номера станций.

впечатление, как будто эти рыбы с момента мечения держались все время вместе до самой поимки их». В настоящее время известно уже много фактов совместного длительного (1—2 года) существования рыб (по результатам мечения).

Д. В. Радаков в своих исследованиях группировок воблы пользовался в принципе теми же признаками их различия и обнаружения, что и мы, с той разницей, что им справедливо придавалось особое значение не столько среднему размеру рыб, сколько характеру вариационных кривых. Характер вариационных кривых оказался весьма чувствительным признаком, который указывал на самые небольшие изменения в составе уловов. Пользуясь этим признаком, Д. В. Радаков детально исследовал вопрос о смещении различных группировок, а также вопрос о структуре группировок воблы.

27—28 августа 1945 г. в Северном Каспии, в центральной его части, а именно — в районе Белинского банка, между буйами № 24 и 15 было сделано 14 станций на двух судах (табл. 7, рис. 8).

На рис. 9 приведены кривые, характеризующие вариационные ряды линейных размеров воблы.

Мы видим, что кривые линейных размеров воблы на станциях 127, 129, 130, 294, 296, 297, 291 очень близки между собой и ясно отличаются от кривых других станций, расположенных за пределами пятна, ограниченного на рисунке пунктиром. Все остальные признаки воблы на этих станциях также близки между собой и хорошо отличаются от таковых на других станциях.

Таким образом, была обнаружена биологическая группировка — элементарная популяция воблы. В табл. 8 приводятся данные о возрастном составе рыб этой элементарной популяции.

Соотношение возрастных групп воблы на станциях в пределах описываемой элементарной популяции оказалось довольно близким.

Опишем теперь наблюдения, которые произведены в этом же районе несколько раньше — 26 августа 1945 г. Было сделано 19 станций, располо-

Таблица 7

Результаты анализа воблы по станциям в районе Белинского банка (по Радакову)

| № станции | Число рыб | Средние размеры, см | Коэффициент удлиненности | Самцов, % | Улов воблы, кг |
|-----------|-----------|---------------------|--------------------------|-----------|----------------|
| 127 | 100 | 18,6 | 2,21 | 58 | 384 |
| 129 | 120 | 18,4 | 2,26 | 50 | 60 |
| 130 | 105 | 18,4 | 2,24 | 64 | 30 |
| 293 | 101 | 18,1 | 2,26 | 59 | 90 |
| 294 | 115 | 18,6 | 2,23 | 53 | 50 |
| 296 | 100 | 18,6 | 2,29 | 56 | 60 |
| 297 | 106 | 18,6 | 2,27 | 56 | 48 |
| 291 | 101 | 18,4 | 2,22 | 50 | 98 |
| 126 | 100 | 19,5 | 2,22 | 56 | 64 |
| 125 | 42 | 20,6 | 2,13 | 24 | 15,5 |
| 128 | 95 | 18,7 | 2,26 | 52 | 60,0 |
| 292 | 69 | 18,4 | 2,28 | 54 | 22,0 |
| 295 | 6 | 18,0 | — | — | — |
| 124 | 18 | 21,2 | 2,13 | 23 | — |

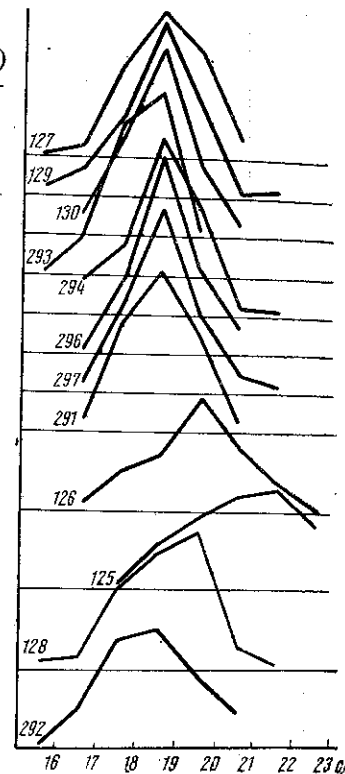


Рис. 9. Вариационные кривые линейных размеров воблы по станциям в районе Белинского банка 27—28 августа 1945 г.

жение которых показано на рис. 10. Результаты анализа воблы на этих станциях приводятся в табл. 9, а петерсеновские кривые на рис. 11.

В описанном случае можно видеть по крайней мере три группировки. Действительно, если обратить внимание на характер петерсеновских кривых,

Таблица 8

Возрастной состав воблы в элементарной популяции, обнаруженной в районе Белинского банка 27—28 августа 1945 г. (по Д. В. Радакову)

| № станции | Четырехлетки | | Пятилетки | | Шестилетки | | Всего рыб в пробе |
|-----------|--------------|------|-----------|------|------------|------|-------------------|
| | штук | % | штук | % | штук | % | |
| 291 | 10 | 16,5 | 69 | 71,1 | 12 | 12,4 | 97 |
| 294 | 11 | 15,7 | 53 | 75,6 | 6 | 8,7 | 70 |
| 297 | 16 | 16,0 | 74 | 74,0 | 10 | 10,0 | 100 |

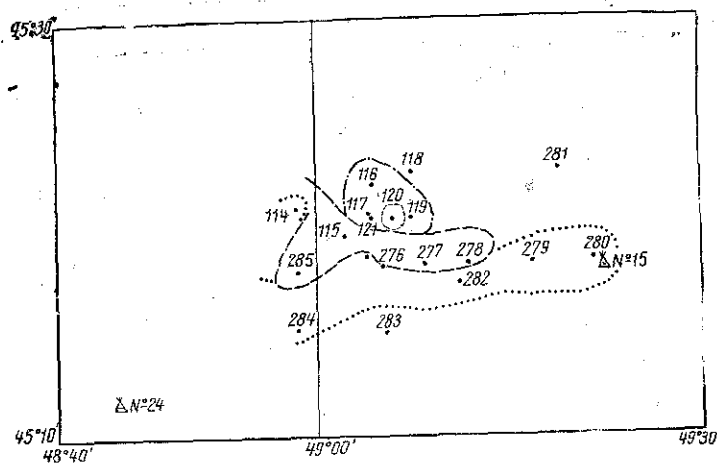
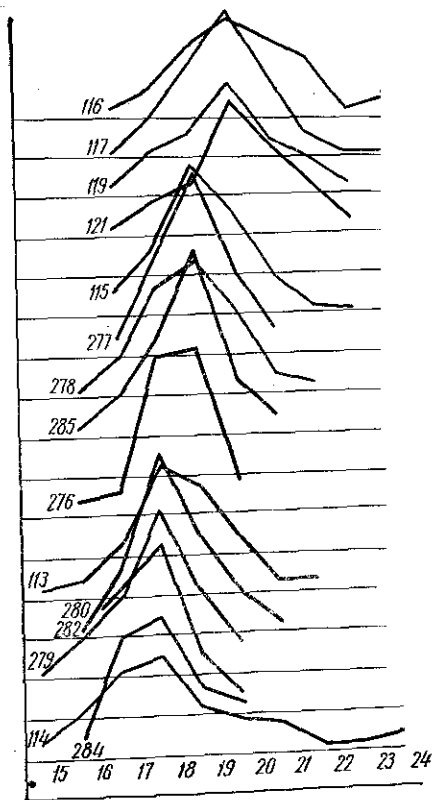


Рис. 10. Распределение элементарных популяций воблы в Северном Каспии в районе Белинского банка 26 августа 1945 г.

Таблица 9
Результаты анализов воблы по станциям в районе Белинского банка 26 августа 1945 г. (по Д. В. Раданову)

| № станции | число рыб в пробе | Средние размеры, см | Средний коэффициент упитанности | Самцов, % | Улов, кг |
|-----------|-------------------|---------------------|---------------------------------|-----------|----------|
| 116 | 38 | 19,8 | — | 41 | 13 |
| 117 | 100 | 19,6 | 2,18 | 54 | 98 |
| 119 | 86 | 19,5 | 2,15 | 42 | 33 |
| 121 | 46 | 19,7 | — | 51 | — |
| 115 | 100 | 18,8 | — | 76 | 122 |
| 277 | 100 | 18,3 | 2,29 | 61 | 90 |
| 278 | 100 | 18,4 | 2,22 | 62 | 70 |
| 285 | 100 | 18,2 | — | 56 | 230 |
| 276 | 100 | 17,9 | 2,28 | 60 | 500 |
| 118 | 100 | 18,0 | — | 48 | 224 |
| 280 | 21 | 17,5 | — | 62 | 5,2 |
| 282 | 100 | 17,8 | — | 56 | 120 |
| 279 | 100 | 17,4 | — | 58 | 50 |
| 284 | 100 | 17,5 | — | 67 | 82 |
| 114 | 88 | 17,9 | — | 64 | 18 |
| 118 | 8 | 19,2 | — | 50 | 2,8 |
| 120 | 18 | 22,1 | 2,20 | 33 | 33 |
| 281 | 24 | 20,6 | 2,25 | 21 | 9,6 |
| 283 | 2 | — | — | — | — |

Рис. 11. Вариационные кривые линейных размеров воблы по станциям в районе Белинского банка 26 августа 1945 г.



то можно разделить станции по составу рыб на четыре типа: 1) станции, где уловы состоят из рыб размером 17—18 см; 2) 18—19 см; 3) 19—20 см; 4) улов на ст. 276, где представлены в одинаковом количестве рыбы длиной 17—18 см и 18—19 см.

Если сопоставить положение станций с признаками рыбы, то окажется, что одинаковые по составу рыбы станции пространственно сопряжены и образуют три группы.

Ограничимся пока этими примерами, хотя их значительно больше, так как и приведенных вполне достаточно, чтобы сказать о том, что вобла Северного Каспия образует, так же как и рассмотренные выше рыбы, биологические группировки. Судя по признакам сходства рыб, составляющих эти группировки, и по их величине, можно сказать, что обнаруженные группировки являются элементарными популяциями. Рассмотренные признаки рыб в популяции являются, без сомнения, признаками физиологического сходства. Эти группировки не являются одновозрастными, хотя всегда преобладают рыбы одного какого-либо возраста. Но преобладание это весьма значительно и чем моложе группировки, тем больше это преобладание.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ КАСПИЙСКОЙ КИЛЬКИ

В Азовском море ясно выраженные элементарные популяции были обнаружены у тюльки (*Clupeonella delicatula*). Работая в Каспийском море, мы, естественно, заинтересовались распределением того же вида и обнаружили у каспийской кильки (*C. delicatula*) также элементарные популяции. Как в Азовском, так и в Каспийском море мы проводили детальные исследования в этом отношении.

П. Г. Борисов (1946) при лове кильки на электросвет обнаружил, что повторные ловы кильки на одном и том же месте в течение ночи давали рыбу весьма близкого состава.

На рис. 12 приводятся кривые линейных размеров кильки.

Все вариационные ряды имеют один и тот же модальный класс и одинаковый размах вариаций, а вариационные кривые почти в точности повторяют одна другую. Килька из этих шести уловов характеризовалась совершенно одинаковым наполнением кишечника и близким соотношением полов. Средние размеры кильки различных уловов почти равны.

Для детального изучения элементарных популяций кильки Каспийского моря А. К. Токарев предпринял специальные исследования. В районе п-ова Мангышлак он ловил кильку конической сетью на электросвет. С 27 июня по 4 июля 1948 г. было сделано 15 станций. Уловы кильки в этом районе не превышали нескольких килограммов на один подъем конической сети, которая при большой концентрации рыбы может взять за подъем свыше 100 кг. Килька держалась отдельными небольшими стайками, что было хорошо видно при подводном освещении окружающего сетку водного пространства.

В результате анализа рыбы оказалось, что в этом районе держатся две

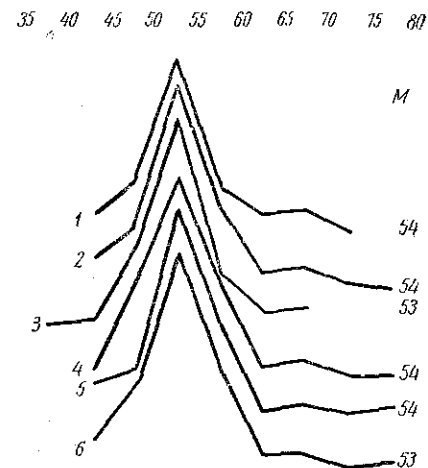
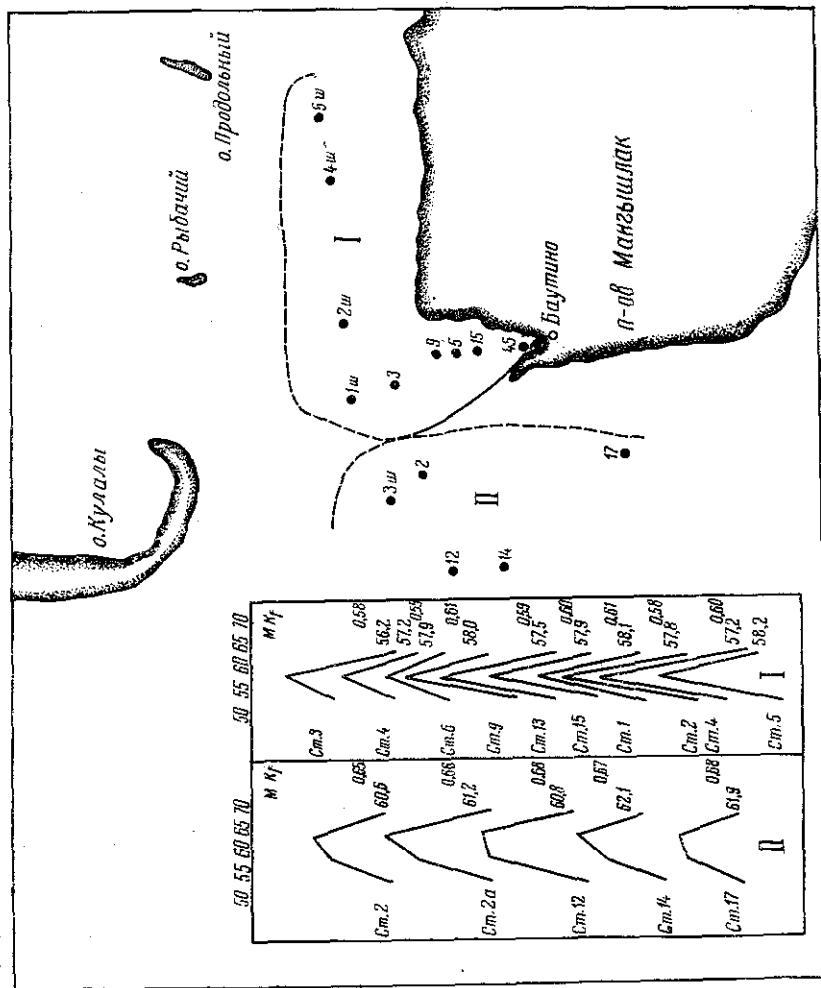


Рис. 12. Вариационные кривые линейных размеров кильки из различных уловов, пойманных в течение ночи на одной станции (по П. Г. Борисову):

1 — II улов; 2 — III улов; 3 — IV улов; 4 — V улов; 5 — VI улов; 6 — VII улов.

Рис. 13. Элементарные популяции каспийской кильки (*Clupeonella delicatula*) в районе п-ова Мангышлак по наблюдениям А. К. Токарева с 27 июня по 4 июля 1948 г. Римскими цифрами обозначены группировки.



ясно различимые группировки кильки. Первая группировка состояла из более мелких, менее упитанных рыб и находилась над малыми глубинами. Вторая группировка состояла из более крупных рыб и располагалась над несколькими большими глубинами.

Районы, занимаемые каждой группировкой, и биологические признаки рыб отдельных уловов по станциям показаны на рис. 13. Примерные границы группировок очерчены пунктиром.

Обращаясь к рисунку, мы видим, что в пределах группировки все исследованные признаки рыб оказались очень сходными. Вариационные кривые, относящиеся к первой группировке, одинаковы как по вершине, так и по размаху вариационного ряда. Все вершины приходятся на один и тот же класс 55—60 мм, все они остроконечные. Средние размеры кильки (M) также близки и колеблются от 56,2 до 58,2 мм. Средняя упитанность кильки колеблется от 0,58 до 0,62.

В пределах второй группы, которая расположена западнее первой, вариационные кривые также весьма сходны. Вершина кривых во всех случаях не ясно выражена, так как преобладают рыбы двух размерных классов — 60—65 и 55—60 мм. Средние размеры кильки также близки и колеблются от 60,6 до 62,1 мм. Средняя упитанность рыб по отдельным станциям почти совершенно одинакова (0,65—0,67).

Помимо указанных признаков, исследовался также возрастной состав кильки в группировках и темп роста, определенный по чешуе методом обратного расчисления.

Для исследования возрастного состава группы и темпа роста рыб из каждой группировки было взято по несколько проб чешуи. Оказалось, что в обеих группировках более 90% рыб составляли двухлетки. Остальные были трехлетки. Во второй группировке трехлетков было от 1—4 до 2—8% общего числа исследованных рыб, а в первой группировке рыбы старшего возраста обнаружены единично.

Очень интересные результаты дало исследование темпа роста рыб по обратному расчислению. Оказалось, что темп роста кильки из обеих группировок на первом году жизни колебался в пределах 51,5—52,2 мм у первой группировки и 51,4—52,1 мм у второй. На втором году он уже больше различался у рыб разных группировок, но оказался близким у рыб одной и той же группировки. У кильки из первой группировки прирост второго года был равен в среднем 5,5 мм, тогда как у рыб второй группировки он был почти в два раза выше — в среднем 9,3 мм.

Таким образом, все приведенные данные, касающиеся каспийской кильки, несомненно указывают на то, что эта рыба, так же как азовская хамса и азовская тюлька, образует однородные по составу рыб и хорошо различимые группировки, меньшие чем стадо, которые являются элементарными популяциями.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ МОЛОДИ ВОБЛЫ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Элементарные популяции у молоди рыб были исследованы впервые А. Н. Паюсовой. Ею решен ряд важных методических вопросов, а также и вопрос о том, как возникают элементарные популяции у рыб. Наличие элементарных популяций у молоди рыб, а не только у взрослых говорит о том, что это далеко не случайные образования, а возникающие с самого раннего возраста у рыб.

В работах А. Н. Паюсовой приводится очень большой материал по наблюдениям за ряд лет (1956—1960 гг.), но для характеристики элементарных популяций нам нет нужды приводить здесь все ее данные.

Работа проводилась в авандельте Волги между островами Зюдев и Макаркин, а также в районе Гандуринского банка вблизи от Судоходного канала. Опишем данные, относящиеся к рейсу, сделанному с 12 по 14 июля 1959 г.

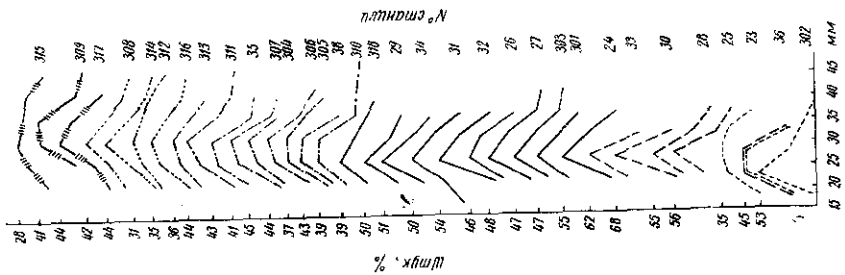


Рис. 15. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы в элементарных популяциях по отдельным станциям.

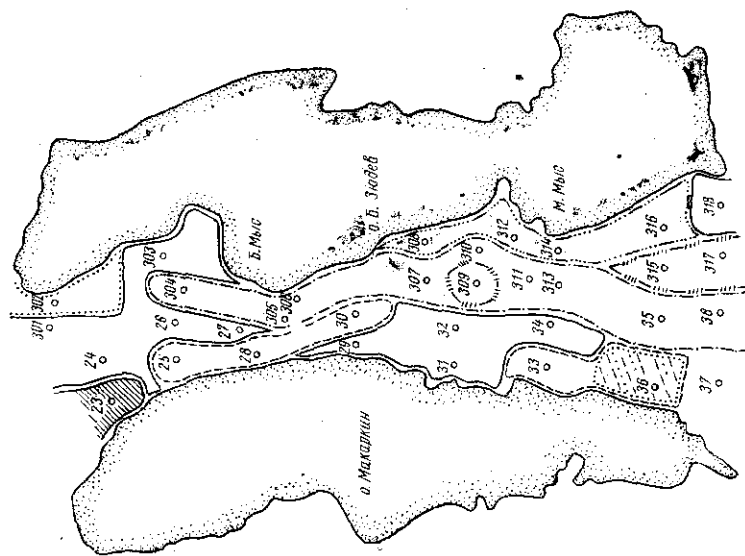


Рис. 14. Распределение элементарных популяций молоди воблы в районе островов Макаркин и Б. Зюдов 12—14 июля 1959 г. Цифрами обозначены номера станций.

На рис. 14 представлена карта с обозначением местоположения станций, на которых облавливалась молодь воблы. На рис. 15 изображены вариационные кривые линейных размеров молоди воблы на этих станциях.

Сопоставляя данные наблюдений на различных станциях (табл. 10), видно, что по всем указанным признакам молодь воблы распределяется не беспорядочно, а образует хорошо различающиеся группировки.

Одна из таких групп расположена в северной части района и вытянута от о-ва Макаркина на юго-восток в виде сравнительно короткой ленты (станции 25, 28, 30). На этих станциях средние размеры воблы очень близ-

Таблица 10

Характеристика элементарных популяций воблы в районе авандельты Волги в рейсе с 12 по 14 июля 1959 г.

| № популяции | № станций | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фульгону | Зараженность, % | Число исследованных рыб | |
|---------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------|-------------------------|------|
| 1 | 25 | 27,0 ± 0,41 | 301 | 1,52 | 31,8 | 69 | |
| | 28 | 27,3 ± 0,34 | 307 | 1,52 | 15,0 | 100 | |
| | 30 | 27,8 ± 0,28 | 331 | 1,54 | 23,0 | 100 | |
| 1a | 33 | 28,1 ± 0,61 | 327 | 1,48 | 25,0 | 24 | |
| Средняя 1, 1a | | 27,3 ± 0,18 | 315 | 1,54 | 22,5 | 293 | |
| 2 | 24 | 28,8 ± 0,41 | 369 | 1,54 | 16,4 | 67 | |
| | 26 | 28,9 ± 0,37 | 409 | 1,69 | 20,0 | 100 | |
| | 27 | 29,4 ± 0,40 | 434 | 1,70 | 26,0 | 100 | |
| | 29 | 28,2 ± 0,44 | 377 | 1,68 | 22,5 | 80 | |
| | 31 | 28,2 ± 0,42 | 354 | 1,57 | 22,0 | 100 | |
| | 32 | 29,8 ± 0,64 | 431 | 1,63 | 25,0 | 28 | |
| 2a | 34 | 28,7 ± 0,40 | 396 | 1,67 | 19,0 | 100 | |
| | 301 | 28,8 ± 0,31 | 402 | 1,68 | 24,0 | 200 | |
| | 303 | 28,5 ± 0,33 | 394 | 1,70 | 8,0 | 200 | |
| | 318 | 30,2 ± 0,52 | 493 | 1,78 | 22,0 | 100 | |
| | Средняя 2, 2a, 26 | | 28,8 ± 0,15 | 399 | 1,66 | 20,3 | 1075 |
| 3 | 35 | 30,3 ± 0,48 | 465 | 1,66 | 21,0 | 81 | |
| | 38 | 29,0 ± 0,70 | 381 | 1,55 | 21,4 | 14 | |
| | 304 | 30,7 ± 0,38 | 488 | 1,68 | 23,0 | 100 | |
| | 305 | 31,8 ± 0,43 | 554 | 1,72 | 22,0 | 100 | |
| | 306 | 31,0 ± 0,40 | 493 | 1,66 | 23,0 | 100 | |
| | 307 | 31,3 ± 0,43 | 498 | 1,62 | 23,0 | 100 | |
| | 310 | 29,9 ± 0,49 | 456 | 1,70 | 15,0 | 100 | |
| | 311 | 32,1 ± 0,45 | 572 | 1,73 | 21,0 | 100 | |
| | 313 | 31,2 ± 0,52 | 562 | 1,84 | 21,0 | 100 | |
| | Средняя | | 31,0 ± 0,16 | 502 | 1,68 | 21,1 | 795 |

| № популяции | № станции | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фульгону | Зараженность, % | Число исследованных рыб |
|-------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------|-------------------------|
| 4 | 308 | 33,0 ± 0,52 | 665 | 1,84 | 28,0 | 100 |
| | 312 | 33,6 ± 0,59 | 664 | 1,74 | 12,0 | 100 |
| | 314 | 33,6 ± 0,45 | 660 | 1,73 | 22,0 | 100 |
| | 316 | 32,9 ± 0,52 | 559 | 1,67 | 21,0 | 100 |
| Средняя | | 33,7 ± 0,30 | 663 | 1,73 | 20,6 | 400 |
| 5 | 309 | 35,2 ± 0,41 | 741 | 1,70 | 16,0 | 100 |
| | 315 | 35,3 ± 0,59 | 806 | 1,82 | 23,0 | 100 |
| | 317 | 34,2 ± 0,43 | 700 | 1,74 | 21,0 | 100 |
| Средняя | | 34,8 ± 0,28 | 744 | 1,76 | 20,0 | 300 |
| 6 | 302 | 25,9 ± 0,61 | 292 | 1,68 | 31,6 | 57 |
| | 1+6* | 25,7 ± 0,33 | 261 | 1,55 | 24,0 | 100 |
| | 2+3+6* | 28,2 ± 0,46 | 340 | 1,54 | 16,4 | 100 |

* Смешанный состав из соседних группировок.

Критерий достоверности разницы длины рыб в популяциях

| № популяций | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-------------|------|------|------|------|------|
| 6 | 2,2 | 4,6 | 8,1 | 11,4 | 13,2 |
| 5 | 22,8 | 18,8 | 11,7 | 2,6 | |
| 4 | 18,2 | 14,6 | 7,9 | | |
| 3 | 15,3 | 10,0 | | | |
| 2 | 6,4 | | | | |

ки и отличаются от таковых у рыб, пойманных на соседних станциях. Анализ табличного материала в сопоставлении с рисунками 14 и 15 убеждает нас в том, что имеются и другие группировки, также несколько вытянутые с севера на юг. Все вариационные кривые длины рыб, входящие в состав первой элементарной популяции, одновершинны, мода их лежит в интервале 25—30 мм, плечи круто спадают вниз. А у второй популяции вариационные кривые отличаются от первой только спускающимися правыми ветвями. В третьей популяции вариационные кривые имеют пологое плато в интервале 25—30 мм и тем хорошо отличаются от вариационных кривых первых двух группировок.

Кроме указанных признаков было замечено, что молодь рыб разных популяций отличается также и по зараженности метациркарниями. Однако эти отличия невелики и, по-видимому, связаны с одинаковыми эпизоотическими условиями развития молоди на нерестилищах. В случаях, когда эти условия значительно отличаются, наблюдаются различия и по этому признаку.

Все выявленные группировки воблы были расположены в направлении с севера на юг (узкими вытянутыми лентами). Такое расположение подчеркивает особенности размещения группировок молоди, скатывающейся по авандельте в сторону Каспийского моря.

Весь материал подвергался статистической обработке. Показатели достоверности разницы длины рыб в разных элементарных популяциях свидетельствуют о высокой степени вероятности этих различий.

С 15 по 18 июля в этом же районе был проведен повторный рейс. Он имел целью, как и последующие рейсы, выявить, являются ли обнаруженные в первом рейсе элементарные популяции устойчивыми.

На рис. 16 и в табл. 11 приведены данные о распределении молоди воблы во втором рейсе, где была детально обследована центральная часть района. Эти данные показывают, что распределение молоди воблы сохранило ту же закономерность, что и в первом рейсе. Группировки, расположенные в этом случае с севера на юг, и по местобитанию и по конфигурации напоминают те, что были обнаружены несколько дней назад. Однако значения признаков стали иными. Средние размеры и масса (вес) рыб везде увеличились, вариационные кривые изменились в соответствии с изменениями средних размеров рыб (рис. 17), правая ветвь кривых стала более пологой по сравнению с тем, что наблюдалось во время первого рейса.

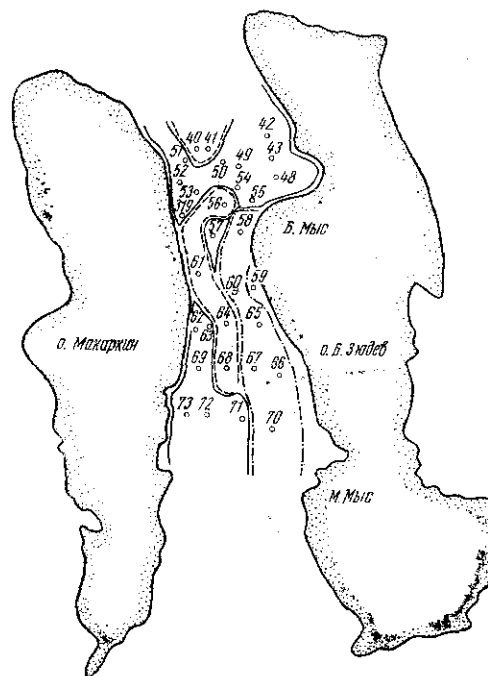


Рис. 16. Распределение элементарных популяций молоди воблы в районе островов Макаркин и Б. Зюдов 15—18 июля 1959 г.

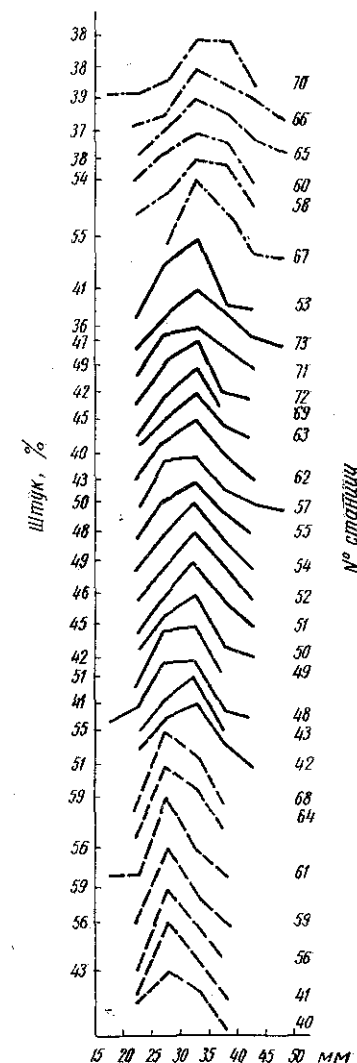


Рис. 17. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы в элементарных популяциях по отдельным станциям. Условные обозначения те же, что на рис. 15.

Таблица 11

Характеристика группировок воблы с 15 по 18 июля 1959 г. (второй рейс)

| № популяции | № станции | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фультону | Зараженность, % | Число рыб |
|-------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------|-----------|
| 1 | 40 | 28,1±0,40 | 365 | 1,64 | 30,0 | 100 |
| | 41 | 29,1±0,42 | 401 | 1,62 | 26,0 | 77 |
| | 56 | 29,4±0,33 | 410 | 1,57 | 18,0 | 100 |
| | 59 | 29,9±0,77 | 420 | 1,57 | 30,4 | 23 |
| | 61 | 28,6±1,06 | 360 | 1,54 | 17,6 | 17 |
| | 64 | 30,0±0,36 | 441 | 1,63 | 21,0 | 100 |
| | 68 | 29,9±0,30 | 436 | 1,62 | 13,0 | 100 |
| Средняя | | 29,3±0,16 | 410 | 1,62 | 21,6 | 517 |
| 2 | 42 | 30,9±0,44 | 491 | 1,66 | 16,0 | 100 |
| | 43 | 31,0±0,03 | 478 | 1,60 | 28,0 | 100 |
| | 48 | 30,0±0,42 | 446 | 1,64 | 19,0 | 100 |
| | 49 | 30,6±0,35 | 472 | 1,64 | 16,0 | 100 |
| | 50 | 31,1±0,43 | 496 | 1,64 | 21,0 | 100 |
| | 51 | 32,5±0,42 | 557 | 1,61 | 17,0 | 100 |
| | 52 | 33,1±0,41 | 632 | 1,74 | 22,0 | 100 |
| | 53 | 30,7±0,31 | 447 | 1,54 | 17,2 | 93 |
| | 54 | 32,0±0,38 | 529 | 1,60 | 18,0 | 100 |
| | 55 | 32,6±0,44 | 589 | 1,69 | 30,0 | 100 |
| | 57 | 32,3±0,51 | 599 | 1,76 | 24,0 | 100 |
| Средняя | | 31,5±0,12 | 514 | 1,65 | 20,9 | 1093 |
| 2а | 62 | 31,6±0,42 | 493 | 1,55 | 14,0 | 100 |
| | 63 | 32,4±0,42 | 381 | 1,70 | 28,0 | 100 |
| | 69 | 31,6±0,37 | 489 | 1,64 | 30,0 | 100 |
| | 71 | 32,3±0,47 | 606 | 1,79 | 26,3 | 77 |
| | 72 | 31,1±0,43 | 503 | 1,67 | 23,0 | 100 |
| | 73 | 33,4±0,46 | 612 | 1,64 | 12,0 | 100 |
| Средняя | | 32,1±0,18 | 545 | 1,65 | 22,0 | 577 |
| 3 | 58 | 34,0±0,49 | 667 | 1,69 | 18,0 | 100 |
| | 60 | 32,5±1,01 | 580 | 1,68 | 31,2 | 36 |
| | 65 | 34,3±0,46 | 691 | 1,70 | 26,0 | 100 |
| | 66 | 36,0±0,53 | 847 | 1,80 | 21,0 | 100 |
| | 67 | 34,1±0,36 | 689 | 1,73 | 22,0 | 100 |
| | 70 | 34,3±0,66 | 692 | 1,72 | 11,8 | 35 |
| Средняя | | 34,0±0,23 | 679 | 1,72 | 22,1 | 471 |

Критерий достоверности разницы длины рыб в группировках

| № групп | 1 | 2 |
|---------|------|-----|
| 3 | 17,1 | 9,1 |
| 2 | 12,7 | |

Примечание. Во втором рейсе район обследовался не полностью, работа проводилась в центральной части района в месте расположения 1, 2 и 3 группировок.

У вариационных кривых второй популяции мода переместилась в соответствующий размерный класс справа, у рыб третьей популяции вариационные кривые превратились в одновершинные, с модой в следующем размерном классе справа.

Во всех случаях хорошо видно синхронное и однообразное изменение вариационных кривых длины рыб, находящихся на разных станциях, но расположенных в пределах одной популяции.

Таким образом, конфигурация, взаимное расположение группировок, изменение показателей средних размеров и массы (веса) в сторону роста, а также синхронное изменение вариационных кривых несомненно говорит о том, что вторично облавливались те же самые группировки молоди воблы, которые были выявлены в первом рейсе.

Следующий рейс был проведен в этом же районе с 19 по 20 июля. Был обследован полностью тот же район, что и в первом рейсе и выявлены те же шесть группировок, которые отмечены в первом рейсе. Однако, в распределении популяций произошли некоторые изменения. Первая группировка переместилась от о-ва Макаркина в центральную часть района (между двумя островами) (рис. 18).

Вторая группировка, находившаяся в северной части района, оказалась сосредоточенной у берега о-ва Зюдева. Группировка 2а продолжала оставаться у берега о-ва Макаркина, третья, отгеснив четвертую в район, расположенный южнее Малого Мыса, подошла к самому берегу о-ва Зюдева. На двух станциях (83 и 360), оказавшихся на границе соприкосновения второй и третьей популяций, вобла оказалась смешанной, в уловах попадалась рыба обеих популяций. Смешивание двух популяций, о чем можно судить по характеру вариационных кривых и другим признакам, явление не редкое. Оно обычно происходит на границах двух популяций. Пятая группировка обнаружена на прежней акватории, а шестая — только у северной части о-ва Макаркина.

В соответствии с продолжающимся ростом рыб произошло дальнейшее изменение вариационных кривых и показателей средней массы и размера (рис. 19).

Во время последнего (четвертого рейса) все шесть ранее выявленных популяций обнаружены снова. Их взаимное расположение не претерпело значительных изменений. Популяции третья, четвертая и пятая остались на своих прежних местах (рис. 20), по конфигурации они по-прежнему напоминают длинные ленты, вытянутые с севера на юг. Некоторые изменения конфигурации произошли лишь у первой и второй популяций. Первая популяция распространилась в северной части района от о-ва Макаркина до о-ва Зюдева; вероятно, она слилась с появившейся здесь еще во втором рейсе популяцией 1б, состоящей из сходной воблы. Во время четвертого рейса в прибрежном районе о-ва Зюдева (станции 403 и 408) появились две небольшие популяции 1в и 1з, состоящие из рыб, сходных с первой популяцией (рис. 21, табл. 12); можно предположить, что эти популяции местного происхождения. Такое же происхождение имеют, по-видимому, и другие мелкие популяции 1а, 2б, 5а и 5б, появляющиеся в центральной части акватории или у берегов островов. Эти группировки отличаются малой численностью и занимают небольшую акваторию по сравнению с популяциями, мигрирующими из дельты Волги.

Повторность наблюдения за элементарными популяциями говорит об их устойчивости. Об этом же говорят данные суточных станций, проведенных в пределах элементарных популяций. Всего в течение описанного периода было сделано шесть суточных станций, где молодь ловили через определенные промежутки времени.

Одно из суточных наблюдений было сделано после второго рейса с 15 по 16 июля в районе расположения второй группировки. Всего было сделано 15 ловов на протяжении суток (станции 319 и 333).

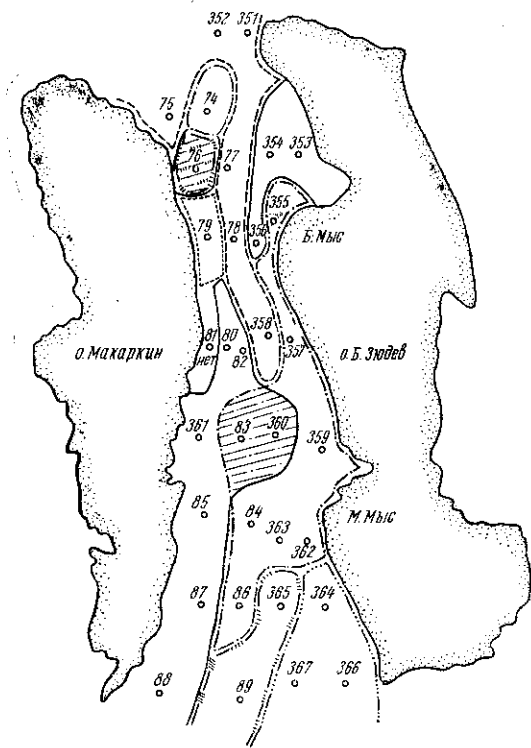


Рис. 18. Распределение элементарных популяций молоди воблы в районе островов Макаркин и Б. Зюдов с 19 по 20 июля 1959 г.

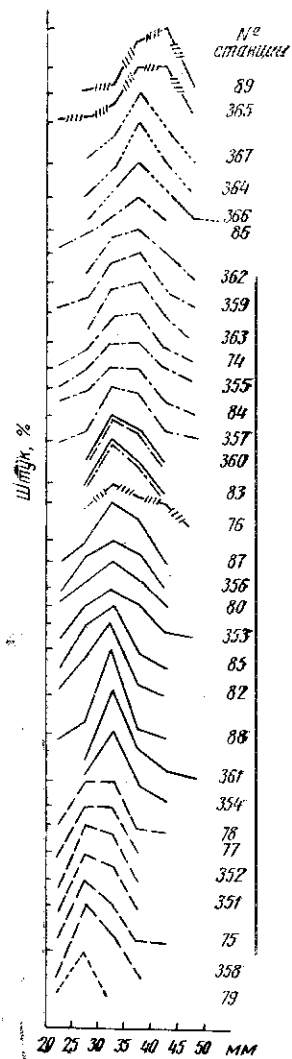


Рис. 19. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы в элементарных популяциях по отдельным станциям. Условные обозначения те же, что на рис. 15.

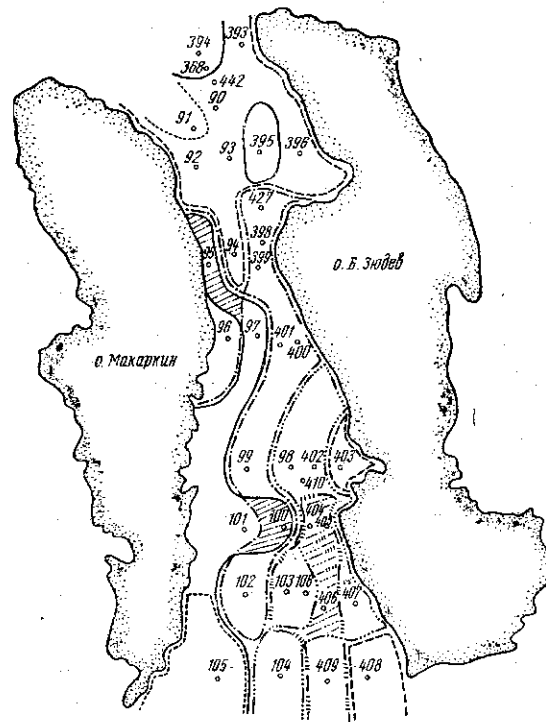


Рис. 20. Распределение элементарных популяций молоди воблы в четвертом рейсе в районе островов Макаркин и Б. Зюдов 27—30 июля 1959 г.

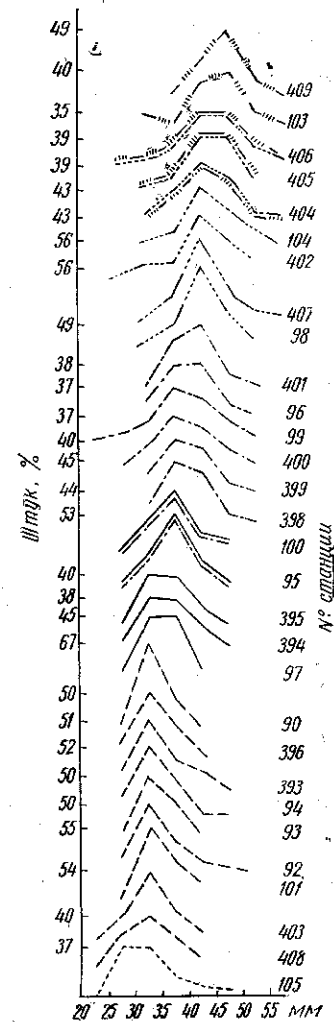


Рис. 21. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы в элементарных популяциях по отдельным станциям. Условные обозначения те же, что на рис. 15.

Таблица 12

Характеристика популяции воблы в авандельте Волги 27—30 июля 1959 г. (четвертый рейс)

| № популяции | № станции | Дата | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фультону | Зараженность, % | Число рыб |
|-----------------|-----------|---------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------|-----------|
| 1 | 90 | 27 июля | 33,6±0,39 | 595 | 1,98 | 5,8 (1—7) | 52 |
| | 92 | 27 » | 34,7±0,66 | 727 | 1,74 | 24,3 (1—4) | 70 |
| | 93 | 27 » | 34,3±0,63 | 708 | 1,76 | 25,0 (1—9) | 40 |
| | 94 | 28 » | 33,6±0,40 | 629 | 1,66 | 18,0 (1—12) | 100 |
| | 393 | 27 » | 34,5±0,47 | 676 | 1,66 | 25,0 (1—11) | 100 |
| | 396 | 27 » | 33,6±0,42 | 629 | 1,66 | 18,8 (1—1) | 86 |
| Средняя | | | 34,1±0,20 | 658 | 1,66 | 19,9 (1—11) | 448 |
| 16 1в | 403 | 29 июля | 33,0±0,41 | 578 | 1,61 | 23,0 (1—6) | 100 |
| | 408 | 29 » | 32,9±0,50 | 576 | 1,62 | 17,0 (1—8) | 100 |
| Средняя 16+1в | | | 32,8±0,31 | 577 | 1,62 | 20,0 (1—8) | 200 |
| Средняя 1+16+1в | | | 33,7±0,17 | 633 | 1,66 | 19,9 (1—11) | 647 |
| 2 | 97 | 28 июля | 35,2±0,35 | 665 | 1,53 | 19,0 (1—5) | 100 |
| | 101 | 29 » | 35,0±0,49 | 731 | 1,72 | 26,7 (1—16) | 60 |
| | 394 | 27 » | 35,9±0,48 | 805 | 1,75 | 16,8 (1—4) | 89 |
| | 395 | 27 » | 36,1±0,43 | 779 | 1,66 | 20,0 (1—4) | 95 |
| Средняя | | | 35,6±0,22 | 744 | 1,66 | 20,0 (1—16) | 344 |
| 2а+3 | 95 | 28 июля | 37,1±0,39 | 873 | 1,72 | 22,0 (1—11) | 100 |
| | 100 | 29 » | 37,5±0,72 | 852 | 1,62 | 23,0 (1—16) | 348 |
| Средняя | | | 37,3±0,35 | 866 | 1,70 | 22,3 (1—11) | 448 |
| 3 | 96 | 28 июля | 40,0±0,44 | 1043 | 1,64 | 16,0 (1—3) | 100 |
| | 99 | 28 » | 39,2±0,68 | 1003 | 1,68 | 18,9 (1—5) | 68 |
| | 102 | 29 » | 39,3±0,50 | 1103 | 1,84 | 15,8 (1—7) | 19 |
| | 398 | 28 » | 39,3±0,43 | 1048 | 1,73 | 22,0 (1—14) | 100 |
| | 399 | 28 » | 39,2±0,46 | 1023 | 1,71 | 17,8 (1—20) | 96 |
| | 400 | 28 » | 39,7±0,51 | 1112 | 1,80 | 30,0 (1—11) | 100 |
| | 401 | 28 » | 41,1±0,38 | 1232 | 1,78 | 20,0 (1—6) | 100 |
| Средняя | | | 39,8±0,19 | 1063 | 1,70 | 20,9 (1—20) | 583 |

Продолжение табл. 12

| № популяции | № станции | Дата | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фультону | Зараженность, % | Число рыб |
|-------------|-----------|---------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------|-----------|
| 4 | 98 | 28 июля | 42,8±0,39 | 1298 | 1,66 | 16,0 (1—12) | 100 |
| | 402 | 29 » | 43,6±0,54 | 1300 | 1,58 | 22,0 (1—8) | 100 |
| | 407 | 29 » | 43,3±0,40 | 1421 | 1,79 | 19,2 (1—4) | 100 |
| Средняя | | | 43,2±0,26 | 1335 | 1,65 | 19,0 (1—12) | 300 |
| 5 | 103 | 29 июля | 45,0±0,93 | 1534 | 1,68 | 11,4 (1—12) | 35 |
| | 409 | 30 » | 46,6±0,61 | 1850 | 1,83 | 20,0 (1—13) | 45 |
| Средняя | | | 45,9±0,54 | 1712 | 1,79 | 16,2 (1—13) | 80 |
| 4+5 | 404 | 29 июля | 43,4±0,51 | 1373 | 1,68 | 24,0 (1—5) | 100 |
| | 405 | 29 » | 44,6±0,46 | 1555 | 1,75 | 16,0 (1—3) | 100 |
| | 406 | 29 » | 45,3±0,54 | 1512 | 1,64 | 8,0 (1—4) | 100 |
| Средняя | | | 44,4±0,34 | 1480 | 1,17 | 16,0 (1—5) | 300 |
| 6а 6б | 105 | 30 июля | 32,7±0,65 | 613 | 1,76 | 20,3 (1—8) | 69 |
| | 91 | 27 » | 32,2±0,71 | 522 | 1,57 | 25,7 (1—6) | 35 |
| Средняя | | | 32,4±0,53 | 582 | 1,72 | 21,7 (1—8) | 104 |

Примечание. В скобках даны колебания зараженности в штуках.

Критерий достоверности разницы длины рыб в популяциях

| № популяций | 1+16+1а | 2а | 3 | 4 | 5 |
|-------------|---------|------|------|------|------|
| 6а | 1,5 | 5,1 | 10,4 | 14,9 | 15,6 |
| 5 | 21,5 | 16,8 | 10,6 | 4,5 | |
| 4 | 30,5 | 21,3 | 10,5 | | |
| 3 | 23,9 | 13,0 | | | |
| 2 | 9,5 | | | | |

Данные о составе рыб приведены в табл. 13 и на рис. 22. В течение суток ловилась однородная молодь воблы, принадлежащая ко второй популяции. Только в двух уловах примешивалась рыба из первой популяции. Следует подчеркнуть, что примешивается не случайная рыба, а принадлежащая к той популяции, которая находится рядом с исследуемой. Изменение средней массы (веса) молоди воблы идет закономерно. В дневные часы она постепенно повышается, затем с 23 ч понижается, а в утренние часы снова увеличивается, что, по-видимому, связано с процессом наполнения пищеварительного тракта и перевариванием пищи.

Таблица 13

Состав воблы, ловившейся во время суточного наблюдения
15—16 июля 1959 г.

| № станции | Время суток | Размеры рыб, мм | Масса, мг | Упитанность по Фультону | Зараженность, % | Число рыб |
|-----------|-----------------|-----------------|-----------|-------------------------|-----------------|-----------|
| 319 | 13 | 32,0 ± 0,33 | 507 | 1,54 | 21,0 | 100 |
| 320 | 15 | 31,8 ± 0,36 | 518 | 1,60 | 23,0 | 100 |
| 322 | 19 | 32,2 ± 0,33 | 556 | 1,82 | 16,0 | 100 |
| 323 | 21 | 32,4 ± 0,33 | 560 | 1,54 | 28,0 | 100 |
| 324 | 23 | 32,6 ± 0,34 | 562 | 1,62 | 31,0 | 100 |
| 325 | 24 | 32,5 ± 0,34 | 534 | 1,56 | 18,0 | 100 |
| 326 | 1 | 32,6 ± 0,36 | 552 | 1,60 | 13,0 | 100 |
| 327 | 2 ³⁰ | 32,0 ± 0,33 | 530 | 1,62 | 16,0 | 100 |
| 328 | 4 ³⁰ | 32,4 ± 0,32 | 547 | 1,60 | 17,0 | 100 |
| 329 | 5 ³⁰ | 31,9 ± 0,32 | 529 | 1,63 | 21,0 | 100 |
| 331 | 9 | 32,3 ± 0,36 | 540 | 1,60 | 17,0 | 100 |
| 332 | 11 | 32,1 ± 0,31 | 543 | 1,64 | 18,0 | 100 |
| 333 | 13 | 32,0 ± 0,33 | 529 | 1,61 | 15,0 | 100 |
| 321* | 17 | 31,0 ± 0,25 | 409 | 1,51 | 20,0 | 100 |
| 330* | 7 | 30,8 ± 0,34 | 464 | 1,58 | 15,0 | 102 |

* Смесь первой и второй группировок.

С 25 по 26 июля в районе расположения второй популяции повторно была проведена суточная серия станций, которая также показала однородность рыб на протяжении суток с четырьмя случаями примеси рыб из соседних группировок (рис. 23). С 31 июля по 1 августа одновременно проводились две суточные станции. Одна в районе расположения пятой популяции (станции 106—120), вторая — в районе четвертой группировки (станции 410—426). Все станции сделаны вдали от границ с другими группировками. В обоих случаях на протяжении суток наблюдалась вобла только той группировки, в пределах которой проводилась суточная серия станций. Никаких примесей соседних популяций обнаружено не было (рис. 24).

2—3 августа проведено суточное наблюдение в районе расположения третьей популяции, в ее центре, вдали от границ с другими популяциями (станции 427—441). Так же как и в предыдущем случае, во всех 15 уловах стойко повторяется вобла указанной популяции (рис. 25).

В суточном наблюдении, проведенном с 4 по 5 августа, на станциях, расположенных в пределах первой популяции, но близко от границы со второй популяцией, в 13 уловах попадалась вобла первой популяции, а в трех — вобла второй популяции (рис. 25, б).

В итоге рассмотрения материала А. Н. Паюсова приходит к заключению, что молодь воблы распределяется в авандельте в виде устойчивых группировок, которые хорошо прослеживаются из рейса в рейс. Об этом свидетельствуют как сохраняющиеся взаимное расположение популяции, так и закономерное изменение показателей размера и массы, связанных с ростом рыб. Появление примесей рыб соседних популяций только на их границах также говорит о действительном существовании и относительной обособленности, а устойчивость популяций — о возможности длительного за ними наблюдения. Можно наблюдать распределение группировок в динамике — пере-

движение отдельных популяций, их смешивание по границам и расхождение смешавшихся рыб, появление мелких популяций местного происхождения и т. д.; словом, наблюдать самую жизнь молодежи воблы во время пребывания ее в авандельте. А. Н. Паюсова, конечно, имела дело с элементарными популяциями. Но если их сравнить с элементарными популяциями взрослой

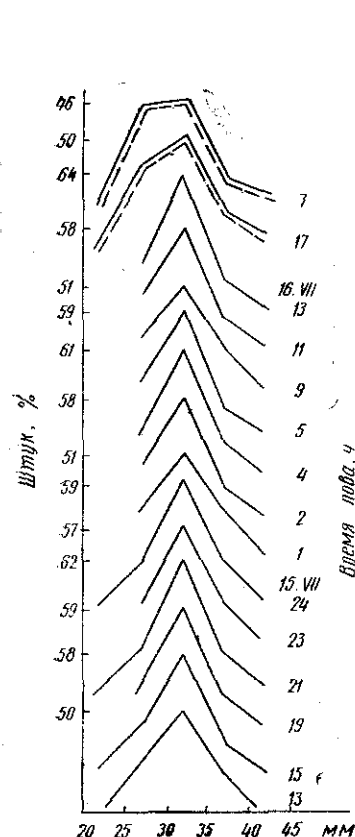


Рис. 22. Вариационные кривые линейных размеров воблы во время суточного наблюдения 15—16 июля 1959 г.

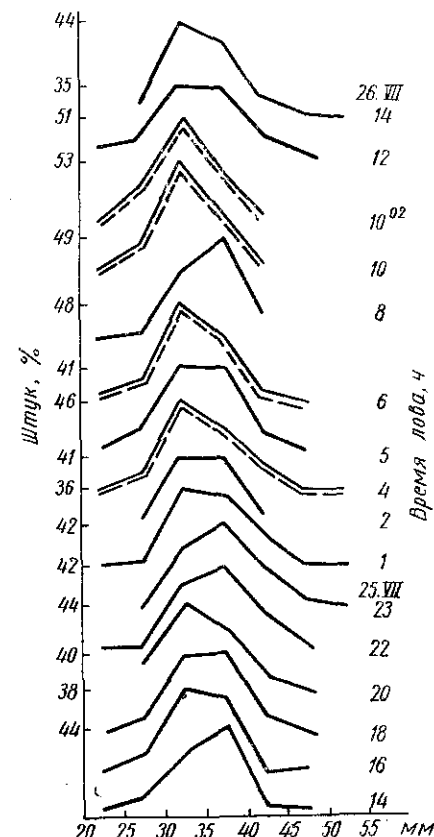


Рис. 23. Вариационные кривые линейных размеров воблы во время суточного наблюдения 25—26 июля 1959 г.

воблы, то они отличаются, во-первых, тем, что элементарные популяции молоди в авандельте во много раз меньше, и, во-вторых, — элементарные популяции молоди всегда состоят только из особей одного возраста; в третьих, признаки рыб в элементарных популяциях молоди гораздо быстрее изменяются вследствие быстрого роста рыб, чем таковые у взрослых рыб.

Излагая материал по элементарным популяциям воблы, мы продемонстрировали возможность одновременного наблюдения за многими группировками в сравнительно большом районе.

Мы привели подробные данные, касающиеся элементарных популяций молоди воблы. С такой же подробностью исследованы А. Н. Паюсовой элементарные популяции молоди леща.

Одновременно с исследованием молоди леща и воблы в нашей экспедиции собирали материал также и по молоди других видов карповых рыб, таких как красноперка, укляя и густера. В связи с изучением питания этих

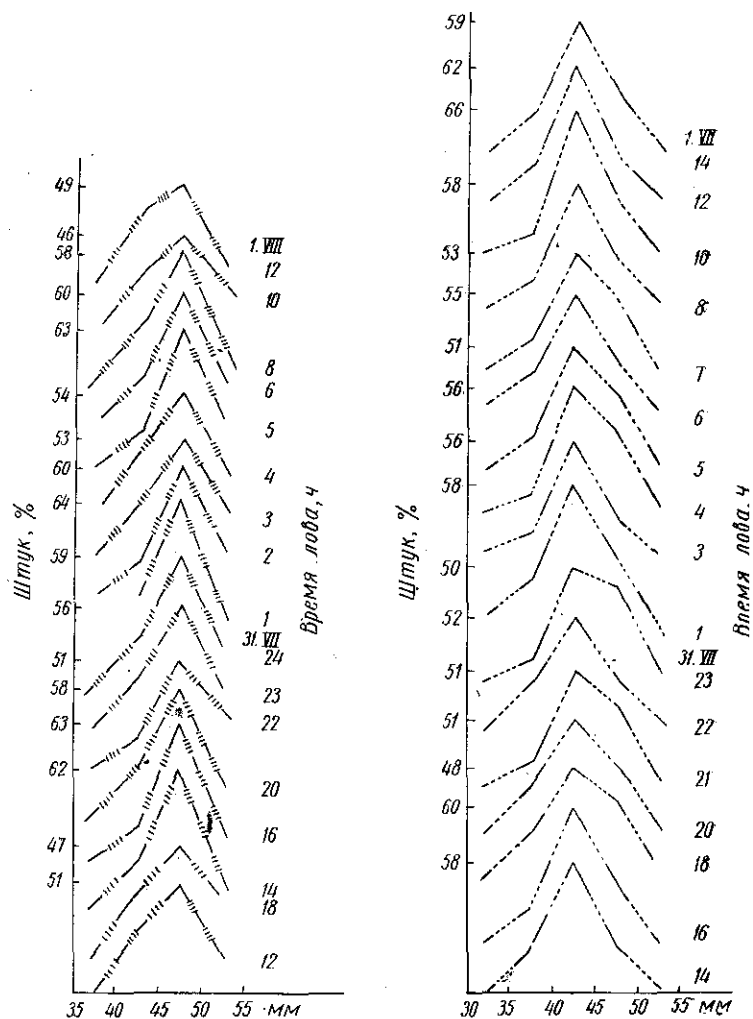


Рис. 24. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы, наблюдавшиеся на двух суточных станциях в пределах двух различных группировок (31 июля — 1 августа 1959 г.).

рыб необходимо было исследовать наличие и у этих рыб элементарных популяций. И хотя их не изучали специально в такой же степени, как группировки леща и воблы, они были выявлены довольно четко.

Наблюдения за группировками молоди воблы и леща проводились несколько лет (1956, 1957, 1958 и 1960 гг.). За это время собран огромный

материал, частично опубликованный, в основном же представленный в двух кандидатских диссертациях А. Н. Паюсовой и В. А. Ионовой. Весь этот материал полностью подтверждает наличие в авандельте Волги, в Северном Каспии элементарных популяций молоди воблы и леща. В дополнение к проводившимся наблюдениям за элементарными популяциями, молодь

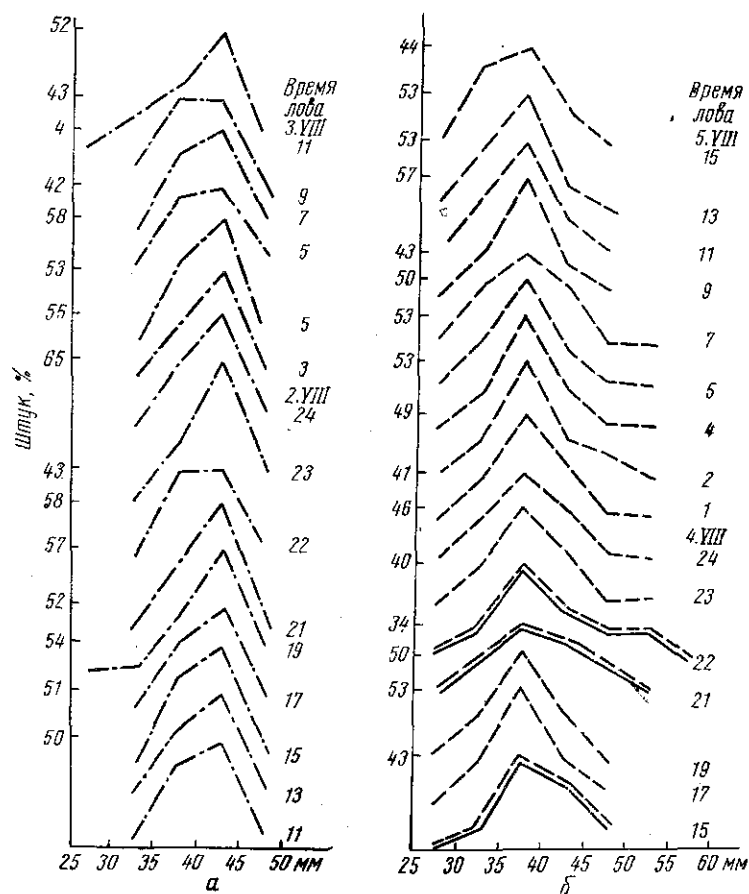


Рис. 25. Вариационные кривые линейных размеров молоди воблы, наблюдавшиеся на суточной станции в районе расположения третьей элементарной популяции 2 августа 1959 г. (а) и в районе расположения первой элементарной популяции (б).

леща и воблы метили радиоактивным фосфором. Рыбы, помеченные фосфором из заведомо одной и той же элементарной популяции, были в разное время обнаружены вместе в той же элементарной популяции. Кроме такой проверки объективности метода выявления элементарных популяций был применен еще способ проверки путем прогнозирования уловов молоди воблы.

Для проверки метода выявления элементарных популяций был выбран

район Гандуринского банка в авандельте Волги. Этот район расположен восточнее о-ва Зюдева и удобен тем, что здесь проходит судоходный канал, отмеченный километровыми вехами, заметными на значительном расстоянии.

Таблица 14

Характеристика популяций воблы с 8 по 12 июля 1960 г. в районе Гандуринского канала

| № популяций | № станции | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность | Зараженность, % | Число рыб |
|-------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------|-----------------|-----------|
| 1 | 99 | 27,1 ± 0,86 | 308 | 1,57 | 0 | 9 |
| | 100 | 26,9 ± 0,29 | 310 | 1,59 | 5,0 | 100 |
| | 101 | 25,9 ± 0,38 | 285 | 1,64 | 7,0 | 100 |
| | 103 | 26,6 ± 0,38 | 294 | 1,56 | 6,0 | 100 |
| | 101 | 27,0 ± 0,38 | 325 | 1,65 | 2,0 | 100 |
| | 102 | 27,2 ± 0,36 | 309 | 1,58 | 4,0 | 100 |
| | 114 | 28,5 ± 0,32 | 399 | 1,72 | 4,0 | 100 |
| | 117 | 26,8 ± 0,36 | 314 | 1,63 | 5,8 | 68 |
| | 118 | 27,1 ± 0,34 | 318 | 1,60 | 2,0 | 100 |
| | 120 | 26,6 ± 0,25 | 388 | 1,66 | 5,0 | 100 |
| | 121 | 26,2 ± 0,31 | 253 | 1,40 | 2,0 | 100 |
| | 125 | 27,6 ± 0,33 | 328 | 1,56 | 7,0 | 100 |
| | 126 | 27,6 ± 0,28 | 327 | 1,55 | 4,0 | 100 |
| | 128 | 28,6 ± 0,27 | 394 | 1,68 | 5,0 | 100 |
| | Средняя | | 27,2 ± 0,09 | 327 | 1,63 | 4,2 |
| 2 | 105 | 25,7 ± 0,41 | 292 | 1,72 | 8,0 | 100 |
| | 107 | 24,8 ± 0,38 | 240 | 1,58 | 7,0 | 100 |
| | 108 | 25,1 ± 0,40 | 251 | 1,59 | 7,0 | 100 |
| | 110 | 24,8 ± 0,35 | 244 | 1,59 | 2,0 | 100 |
| Средняя | | 24,8 ± 0,18 | 249 | 1,63 | 6,0 | 400 |
| 3 | 113 | 28,6 ± 0,44 | 400 | 1,70 | 3,0 | 100 |
| | 122 | 29,1 ± 0,42 | 391 | 1,58 | 5,3 | 100 |
| | 124 | 30,1 ± 0,39 | 438 | 1,60 | 6,0 | 100 |
| Средняя | | 29,3 ± 0,29 | 409 | 1,62 | 5,3 | 300 |
| 4 | 116 | 31,9 ± 0,49 | 550 | 1,69 | 0 | 19 |
| | 123 | 32,8 ± 0,31 | 591 | 1,68 | 7,0 | 100 |
| | 127 | 32,7 ± 0,36 | 501 | 1,72 | 6,2 | 80 |
| Средняя | | 32,4 ± 0,22 | 5,91 | 1,74 | 6,0 | 199 |
| 5 | 104 | 24,2 ± 0,51 | 242 | 1,70 | 5,1 | 100 |
| | 106 | 23,1 ± 0,49 | 208 | 1,69 | 4,0 | 100 |
| Средняя | | 23,5 ± 0,33 | 227 | 1,70 | 4,6 | 200 |
| 2+5+3 | 102 | 27,2 ± 0,48 | 346 | 1,74 | 0 | 100 |
| | 115 | 27,1 ± 0,65 | 331 | 1,69 | 1,2 | 80 |

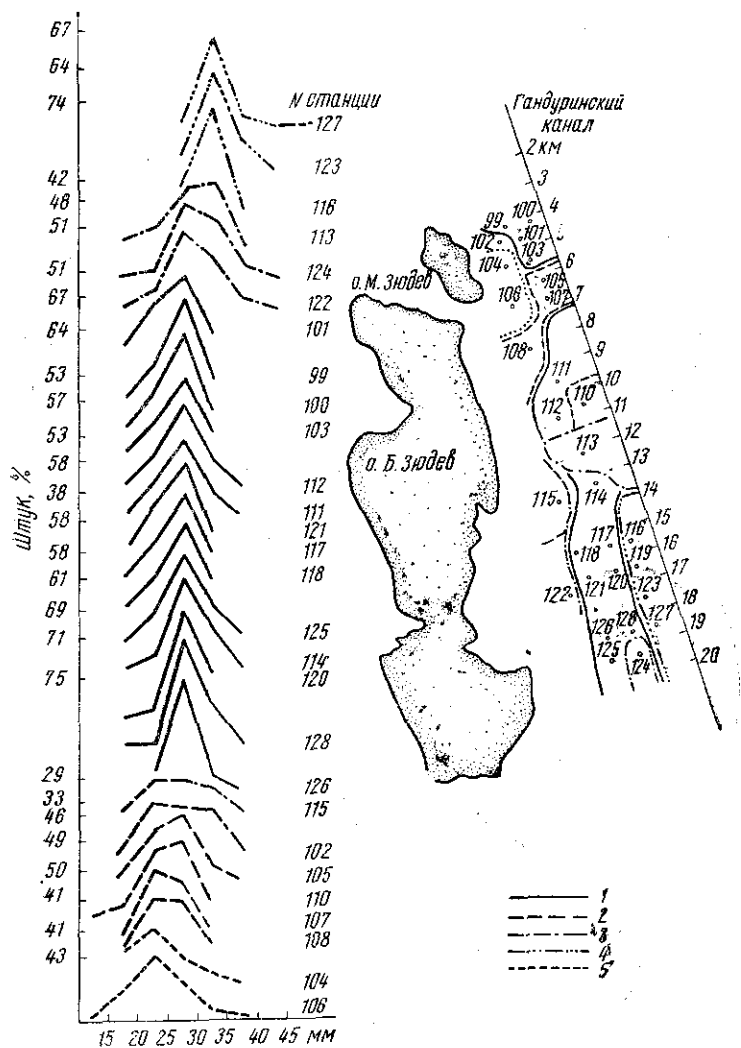


Рис. 26. Распределение элементарных популяций воблы в районе Гандуринского банка с 8 по 12 июля 1960 г.:
1—5 — номера популяций.

Предварительно в этом районе с 8 по 12 июля было исследовано распределение молоди воблы и выявлены ее элементарные популяции. Распределение этих популяций показано на рис. 26. Как видно из рисунка, вобла первой группировки занимала три отдельных участка (3—5, 7—11 и 14—20 км

Критерий достоверности разницы длины рыб в популяциях

| № популяции | 1 | 2 | 3 | 4 |
|-------------|------|------|------|------|
| 5 | 11,1 | 3,4 | 14,2 | 23,2 |
| 4 | 22,7 | 27,7 | 10,4 | |
| 3 | 7,8 | 15,0 | | |
| 2 | 12,3 | | | |

Гандуринского канала). В районе, расположенном между первыми двумя участками, занимаемыми первой группировкой, находилась вторая популяция, состоящая из более мелкой воблы, а в районе 11—14 км — популяция, состоящая из более крупной рыбы по сравнению с воблой первой группировки (табл. 14). Самая крупная рыба составляла четвертую группировку, которая расположилась в районе 14—20 км Гандуринского канала, а самая мелкая (группировка 5) — в прибрежной части о-ва М. Зюдева. Теперь проверим наш метод выделения группировки. Если группировки выделены не искусственно, а существуют объективно, то придя в этот район и зная что в это время расположение группировок должно относительно сохраниться, можно правильно предсказывать, какую рыбу мы поймем в том или ином месте. Например, если нам известно, что на данном участке располагалась первая группировка с соответствующими ей признаками рыбы, то можно сказать, что в такой-то точке молодь воблы будет иметь следующие средние величины: размер 27,2 мм, массу 327 мг, упитанность 1,63 (по Фультону) и зараженность 4,2%. Причем средние размер и масса могут быть несколько большими в результате роста.

На рис. 27 показано распределение станций, на которых были сделаны прогнозируемые уловы. К работам приступили 12 июля со станции 130 на 18-м километре. На станции 131, 8 июля (4 дня назад) находилась первая группировка со следующими средними показателями: размер воблы $27,2 \pm 0,09$, масса 327 мг, упитанность 1,63 (по Фультону) и зараженность 4,2%. Вариационная кривая этой группировки была островершинной с модой между 25—30 мм.

Прогноз для станции 131 был следующим: в улове будет вобла размером около 29 мм, масса несколько более 350 мг, упитанность несколько больше 1,63 (1,64—1,65). В действительности на станции 131 средний размер воблы $29,2 \pm 0,43$, средняя масса 408 мг, упитанность (по Фультону) 1,64, т. е. почти полное совпадение. Вследствие роста несколько увеличились масса, линейные размеры и упитанность. В табл. 15 приведены данные действительных уловов.

Прогноз давался на основании данных табл. 14 с некоторыми превышениями с учетом линейного и весового роста молоди воблы, о которых мы могли судить на основании наблюдений за предыдущие годы. Предсказания предварительно протоколировались и прогнозы подписывались начальником экспедиции, сотрудником экспедиции и членом команды судна.

На станции 132 мы предполагали найти воблу пятой популяции, которая находилась в этом районе во время предыдущего рейса, однако улов, сделанный на этой станции, не оправдал ожидаемых результатов, была выловлена более крупная вобла, сходная с воблой четвертой группировки, которой раньше здесь не было. Прогноз на станции 133, сделанный в пределах второй группировки, полностью оправдался. На станции 134 улов взять не удалось. На станции 135, где ранее была вобла первой популяции, мы предполагали ее встретить и действительно прогноз полностью совпал с характеристикой воблы. Подобные прогнозы давали для воблы разных популяций, причем станции делали беспорядочно, перебрасываясь из одной группировки в другую (см. рис. 27).

Всего было сделано 25 прогнозов, из них 20 оправдались; не совпали с ожидаемыми результатами только уловы на станциях 132, 137, 145 и 156.

Несовпадение результатов с прогнозируемыми связано главным образом с перемещением группировки молоди в районе наблюдения. Полное оправ-

дание прогнозов возможно лишь при условии, что расположение группировок будет сохраняться.

Важно заметить, что при прогнозировании уловов мы делали станции не в точках прежних уловов, а в разных местах, но в пределах нужной груп-

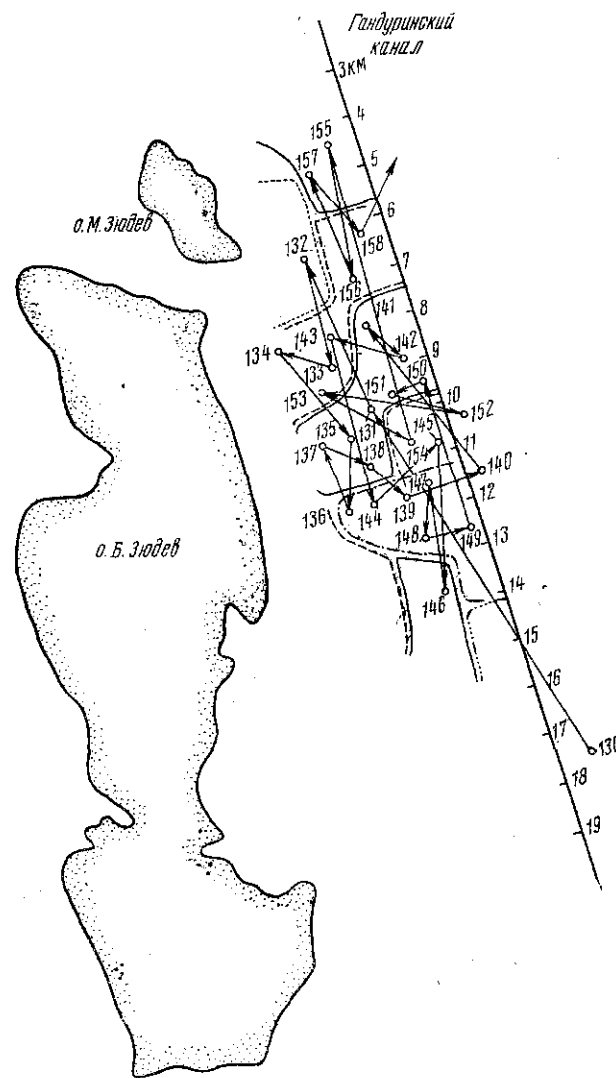


Рис. 27. Распределение станций в районе Гандуринского канала (июль 1960 г.). Стрелками указано передвижение судна.

пировки. Прогнозирование массы, линейного размера и упитанности можно делать только в том случае, если в природе существуют достаточно обширные группировки. Если бы рыба распределялась беспорядочно или передви-

галась мелкими однородными стайками, то прогноз не оправдался бы. В условиях аванделты молодь быстро растет, поэтому происходит быстрее изменение показателей рыбы, что при прогнозе можно всегда учесть.

Таблица 15

Характеристика уловов воблы во время проверки прогнозов местонахождения популяций с 12 по 16 июля 1960 г.

| № популяции | № станции | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность | Зараженность, % | Число исследованных рыб |
|-------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------|-----------------|-------------------------|
| 1 | 131 | 29,2±0,43 | 408 | 1,64 | 6 | 100 |
| | 135 | 28,4±0,37 | 358 | 1,56 | 0 | 100 |
| | 138 | 29,6±0,37 | 446 | 1,72 | 7,0 | 100 |
| | 142 | 28,3±0,30 | 387 | 1,71 | 6,0 | 100 |
| | 143 | 27,2±0,51 | 341 | 1,69 | 1,0 | 100 |
| | 146 | 28,5±0,61 | 390 | 1,68 | 0 | 29 |
| | 149 | 28,7±0,27 | 404 | 1,70 | 7,0 | 100 |
| | 150 | 29,3±0,26 | 415 | 1,64 | 3,0 | 100 |
| | 151 | 27,7±0,36 | 341 | 1,60 | 7,0 | 100 |
| | 153 | 27,0±0,39 | 303 | 1,54 | 1,0 | 100 |
| | 155 | 28,9±0,34 | 395 | 1,63 | 2,0 | 100 |
| | 157 | 29,2±0,45 | 390 | 1,56 | 8,0 | 100 |
| | 158 | 28,7±0,30 | 380 | 1,60 | 5,0 | 100 |
| Средняя | | 28,5±0,11 | 382 | 1,65 | 3,8 | 1229 |
| 2 | 133 | 25,4±0,36 | 255 | 1,48 | 5,0 | 100 |
| 3 | 136 | 28,9±0,46 | 385 | 1,59 | 2,0 | 100 |
| | 137 | 30,6±0,41 | 468 | 1,62 | 3,0 | 100 |
| | 139 | 30,2±0,32 | 456 | 1,65 | 7,0 | 100 |
| | 144 | 30,2±0,45 | 489 | 1,76 | 4,0 | 100 |
| | 145 | 29,6±0,29 | 421 | 1,62 | 5,1 | 78 |
| | 148 | 29,9±0,32 | 446 | 1,66 | 2,0 | 146 |
| | 154 | 29,8±0,35 | 443 | 1,66 | 5,0 | 100 |
| 156 | 31,6±0,46 | 515 | 1,72 | 4,0 | 100 | |
| Средняя | | 30,1±0,13 | 454 | 1,66 | 3,8 | 824 |
| 3+4 | 132 | 30,8±0,34 | 480 | 1,64 | 0 | 100 |
| | 147 | 31,2±0,32 | 522 | 1,72 | 6,0 | 100 |
| Средняя | | 31,0±0,26 | 501 | 1,68 | 3,0 | 200 |

Критерий достоверности разницы длины рыб в популяции

| № популяции | 1 | 2 | 3 |
|-------------|-----|------|-----|
| 3+4 | 8,8 | 12,6 | 3,1 |
| 3 | 9,3 | 12,3 | — |
| 2 | 8,2 | — | — |

Несмотря на затруднения такого рода, высокий процент удовлетворительных прогнозов (80%) доказывает, что метод наблюдения за элементарными популяциями правильно отражает действительное распределение молоди и его изменения в распределении, связанные с передвижением рыбы. Проведенные наблюдения явились также своеобразной проверкой пригодности метода наблюдений за элементарными популяциями, для изучения миграции и роста молоди.

Все материалы несомненно свидетельствуют о том, что молодь воблы образует элементарные популяции, четко различимые в пространстве и сохраняющиеся длительное время.

Что касается взрослых рыб, то, как мы уже показали, они также образуют элементарные популяции. В последнее время мы изучили распределение окуня-клювача (*Sebastes mentella*) в районе Большой Ньюфаундлендской банки. Эти исследования весьма ясно показали, что у окуня имеются четко различимые элементарные популяции. Мы также исследовали в этом отношении треску в Баренцевом море. Как показали эти исследования, треска также образует ясно различимые элементарные популяции.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассмотренный в настоящей главе фактический материал безусловно свидетельствует о существовании в природе у ряда видов рыб биологических внутривидовых группировок, меньших чем раса или стадо, и меньших чем возрастная группа. К выявленным особенностям этих группировок можно отнести следующие.

1. Группировки состоят из рыб, сходных по линейным размерам, упитанности, половой зрелости, количеству гемоглобина в крови, зараженности эктопаразитами и другим исследованным признакам, которые отражают физиологическое состояние рыб и являются признаками физиологического сходства. Эти признаки показывают, что рыбы длительное время находились в одних и тех же условиях, т. е., по-видимому, жили и передвигались вместе.

2. Группировки встречаются как у взрослых рыб, так и у их молоди.

3. Обнаруженные группировки занимают обычно обширные пространства, простираясь иногда на 20—30 миль и более. На всем протяжении рыбы, составляющие эти группировки, сохраняют сходство по всем физиологическим признакам.

4. Структура группировок весьма изменчива. Группировка может образовывать многочисленные косяки и стаи различной величины, может слиться в одно большое скопление или, наоборот, находиться в разреженном состоянии, не образуя ни косяков, ни стай. Однако во всех этих случаях группировка не теряет своей целостности и сохраняет свой состав особей, сходных по всем физиологическим признакам.

5. Группировки нельзя назвать ни косяками, ни стаями, ни скоплением косяков, так как они существуют и не теряют свою целостность не только в тот период, когда они образуют косяки и стаи, но и тогда, когда они находятся в разреженном состоянии.

6. Группировки не являются ни расой, ни стадом, ни субпопуляцией, так как они представлены не всеми возрастными группами и поэтому не могут себя воспроизводить как популяцию. Они не являются также и возрастными, так как их всегда больше, чем возрастных групп. Кроме того, у взрослых рыб они состоят, как правило, из особей разного возраста, правда при преобладании одного какого-либо возраста.

Таким образом, наши группировки не являются ни косяком, ни стаей, ни расой, ни стадом, ни возрастной группой, ни субпопуляцией. Их нельзя назвать ни одним из наименований, существующих в ихтиологии, зоологии или экологии. Мы назвали их элементарными популяциями, имея в виду прежде всего то, что они неделимы ни на какие биологические группы, так как у элементарных популяций состав рыб наиболее однородный и, следовательно, наиболее простой — элементарный.

Объективное существование элементарных популяций рыб доказано многократными, повторными наблюдениями за одними и теми же элементарными популяциями, а также и специально примененными для доказательства этого методами: прогнозированием состава рыб в улове в пределах предполагаемой элементарной популяции, мечением рыб одной и той же популяции, которые ловились на протяжении наблюдений в «своих» элементарных популяциях.

Рассмотренные некоторые основные черты элементарных популяций рыб характеризуют больше внешний облик элементарных популяций, чем биологическое их содержание.

Для более полного представления об элементарных популяциях нужно выяснить биологические черты элементарных популяций, их биологическое (приспособительное) значение для жизни как особей, так и вида в целом и вопрос о том, как и где образуются элементарные популяции рыб.

ГЛАВА III

ОСНОВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

О СЕЗОННОМ РИТМЕ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ РЫБ В ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Очень часто одним из ведущих признаков расы или стада у рыб является характерная для этого стада сезонность размножения или миграции.

Известны даже так называемые сезонные расы у рыб. Н. Л. Гербицкий на основе сезонности миграций на места размножения выделил у осетровых рыб биологические группировки. Однако значит ли это, что все рыбы данной расы или стада в один и тот же день мигрируют или начинают нерестоваться? Иначе говоря, значит ли это, что в пределах стада все рыбы обладают одним и тем же сезонным ритмом жизнедеятельности? Отнюдь нет. Хорошо известно, что у большинства рыб одного стада, расы или подвиды период размножения иногда очень растянут.

Пожалуй, невозможно назвать таких рыб одного стада, у которых бы нерест протекал, скажем, за декаду, а тем более за день. Нерест, например, каспийского пузанка начинается во второй половине мая и заканчивается в конце июня. У каспийской обыкновенной кильки на юге Каспия нерест начинается в январе и заканчивается в июне. У сибирской ряпушки ход в Обь начинается в июне и кончается в начале сентября.

Икрометание тарани протекает обычно с марта по май. Столь же растянут и нерест воблы. Миграция азовской хамсы на зимовку иногда продолжается два с лишним месяца, а если считать сеголетков, то она еще более длительна. Чем же это объяснить? Очевидно, это объясняется неодновременным созреванием рыб, сезонной разноритмичностью рыб в пределах стада. Однако сезонная разноритмичность не беспорядочна. Мы приводили выше немало данных, свидетельствующих о том, что ход рыбы на нерест идет закономерно. В большинстве случаев сперва идут косяки, состоящие из крупных рыб, и в конце — из самых мелких рыб. Такая закономерность говорит о том, что во время хода на нерест рыбы группируются так, что в каждом косяке оказываются особи, имеющие одинаковый сезонный ритм жизнедеятельности. Для одного косяка сроки нереста наступают гораздо раньше, чем для другого. Но что из себя представляют такие косяки? Являются ли они постоянными или собираются перед нерестом?

Большинство авторов считает, что такие косяки не являются постоянными, а возникают перед нерестом. Однако в пользу такого вывода не приводится ни одного факта.

Перед нами вопрос о причинах сезонной разноритмичности особей одной расы встал в связи с необходимостью прогнозирования сроков хода азовской хамсы из Азовского моря в Черное. Было установлено, что разноритмичность зависит от различного биологического состояния рыб. Одновременная съемка Азовского моря для определения биологического состояния хамсы показала, что азовская хамса находится в разной степени подготовленности к миграции, причем эта разноритмичность проявляется не у отдельных особей, а у отдельных группировок, или у элементарных популяций. На рис. 1 изо-

бражены результаты такой съемки; отдельные группы имели разное биологическое состояние, а следовательно, и разную сезонную ритмичность.

Исследуя сезонную миграцию азовской хамсы, мы установили, что из Азовского моря в Черное (кроме таких исключительных случаев, как сильные штормы, крайне неблагоприятные условия питания и пр.) выходят только те группы рыб¹, особи которых достигали определенного биологического

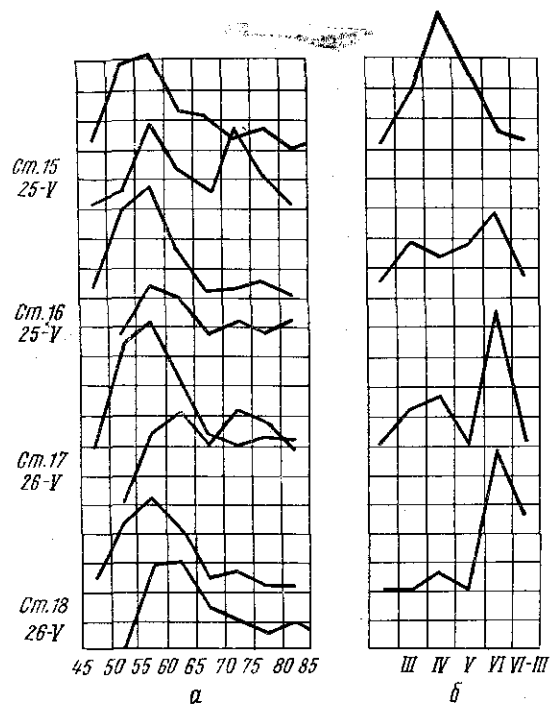


Рис. 28. Вариационные кривые длины (а) и стадии зрелости самок (б) биологической группы кильки по уловам пелагического трала в Северном Каспии в 1948 г. (по А. К. Токареву).

состояния. Хамса, находящаяся на ранней стадии предмиграционного нагула, остается в Азовском море, тогда как хамса более развитого биологического состояния в то же самое время уходит из Азовского моря. Входящие в Керченский пролив из Азовского моря скопления косяков хамсы представляют собой отдельные элементарные популяции.

Таким образом, очевидно, что неодновременность наступления сроков миграции зависит от неодинаковых ритмов жизнедеятельности у различных элементарных популяций азовской хамсы, а одновременный вход в Керченский пролив всей элементарной популяции указывает на то, что особи элементарной популяции имеют одинаковые сезонные ритмы жизнедеятельности². Однообразие сезонных ритмов жизнедеятельности у особей в пределах

популяции проявляется и у других рыб, и не только в связи с миграцией, но и в связи с размножением. В этом отношении интересны наблюдения, сделанные А. К. Токаревым в Северном Каспии во время нереста каспийской обыкновенной кильки.

В апреле и мае 1948 г. А. К. Токарев ловил в Северном Каспии кильку пелагическим и донным тралом и отметил различные биологические группировки кильки, нерестовавшие в разное время и при разных условиях. Вначале нерестилась более крупная рыба, затем мелкая. 25 и 26 мая несколько станций было сделано на ограниченной площади, на пять километров около 10 миль. На рис. 28 изображены вариационные кривые длины кильки.

Сравнивая вариационные кривые размеров кильки, пойманной пелагическим тралом, мы видим, что в течение 25 и 26 мая на этом участке моря ловилась в основном одинаковая по составу килька, принадлежащая, если не считать некоторой примеси, к одной и той же элементарной популяции. В табл. 16 даны более полные сведения об этой группировке.

Таблица 16

Биологические показатели группировки кильки, пойманной пелагическим тралом в мае 1948 г. (по А. К. Токареву)

| № станции | Дата | Глубина, м | Температура, °С | Соленость, ‰ | Число рыб в пробе | Средние размеры, мм | Самцов, % | Возраст, % (1+) | t_1 |
|-----------|--------|------------|-----------------|--------------|-------------------|---------------------|-----------|-----------------|-------|
| 15 | 25 мая | 3,5 | 23,5 | — | 100 | 60,1 | 32 | 72 | 52,1 |
| 16 | 25 » | 3,5 | 22,8 | 4,1 | 100 | 58,2 | 40 | 70 | 51,9 |
| 17 | 26 » | 3,6 | 23,2 | 2,9 | 100 | 57,8 | 26 | 84 | 51,7 |
| 18 | 26 » | 4,0 | 23,3 | 4,3 | 50 | 58,6 | 20 | 70 | 51,9 |

Видно, что не только размеры, но и половой и возрастной составы у особей этой группировки также были близкие. Особое внимание обращает на себя темп роста, найденный по обратному расчислению. В течение первого года жизни рыбы этой группировки росли также одинаково.

На станции 15 абсолютное большинство рыб находилось на IV стадии половой зрелости и только единичные рыбы выметали икру или были близки к этому. Очевидно, группировка кильки только подошла к месту нереста. Однообразие стадий зрелости у рыб, а следовательно, и сходство их физиологического состояния в период размножения в общем очевидно.

Через несколько часов картина резко изменилась.

На следующий день наблюдалось то же самое. Абсолютное большинство рыб выметало икру и осталась только небольшая часть рыб, имеющая половые продукты IV стадии зрелости, что свидетельствует, видимо, о наличии некоторой примеси посторонних для этой группировки рыб.

Это наблюдение не только хорошо иллюстрирует одноритмичность особей элементарной популяции, но и указывает на возможность непосредственного наблюдения за процессом икротетания, что важно для дальнейшего рассмотрения элементарных популяций как исходного объекта экологических исследований.

Рассмотрение признаков сходства рыб в элементарной популяции указывает на физиологическое сходство. А само физиологическое сходство рыб свидетельствует не только о том, что рыбы находились длительное время в сходных условиях среды, а указывает также еще на одну важную особенность элементарной популяции, отличающую ее от всех других биологических группировок внутри вида. Эта особенность заключается в том, что рыбы одной и той же элементарной популяции имеют совпадающий во вре-

¹ Речь идет о взрослой хамсе. Молодь хамсы ведет себя иначе.

² В последние годы это находит подтверждение в очень интересных исследованиях Г. Е. Шульмана (1941), который более подробно изучал вопрос о физиологической подготовке к миграции азовской хамсы.

мени цикл жизнедеятельности. Основные периоды жизненного цикла, такие как нагул, нерест, зимовка, миграция, в силу физиологического сходства, а следовательно, и одинакового отношения к изменяющимся условиям среды, должны совпадать во времени у большинства рыб одной и той же элементарной популяции.

Таким образом, элементарная популяция представляет собой группу рыб с совпадающими во времени периодами жизненного цикла. Можно сказать, что особи одной и той же элементарной популяции характеризуются одинаковой ритмикой в развитии жизнедеятельности и обладают в одно и то же время сходной безусловно-рефлекторной деятельностью.

Мы показали уже, что созревание половых продуктов у одной элементарной популяции идет одновременно. Другим признаком, характеризующим сезонную ритмику, является изменение упитанности рыбы. Уже было приведено много данных о том, что в элементарной популяции рыбы имеют близкую упитанность. Однако можно предположить, что этот признак характеризует не столько сезонную одноритмичность рыб, составляющих элементарную популяцию, он более связан с размерами рыб. Высказывались предположения, что этот признак не может вообще характеризовать состав элементарной популяции, так как он коррелирует с размерами рыб.

Для того чтобы выяснить это, необходимо было сравнить упитанность рыб разной длины какой-нибудь группировки (табл. 17).

Таблица 17

Упитанность рыб разных размеров из одной и той же группировки (по Д. В. Радакову)

| Показатели | Длина воблы, см | | | | | | |
|---|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 15—16 | 16—17 | 17—18 | 18—19 | 19—20 | 20—21 | 21—22 |
| Средний коэффициент упитанности | 2,33 | 2,26 | 2,25 | 2,27 | 2,26 | 2,20 | 2,29 |
| Число рыб | 3 | 11 | 133 | 203 | 120 | 26 | 5 |

Как видно из этих данных, упитанность рыб в группировках не зависит от длины рыб.

В табл. 18 приводятся данные из другой группировки воблы.

Таблица 18

Упитанность рыб разных размеров из одной и той же группировки

| Показатели | Длина, см | | | | | |
|---|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 14—15 | 15—16 | 16—17 | 17—18 | 18—19 | 19—20 |
| Средний коэффициент упитанности | 2,07 | 2,05 | 2,17 | 2,17 | 2,19 | 2,17 |
| Число рыб | 5 | 19 | 60 | 90 | 66 | 13 |

Здесь также не видно зависимости упитанности воблы от ее размеров (рыбы длиной 14—16 см — крайние варианты и они возможно являются примесью из соседней группировки).

Если сравнить упитанность рыб сходных размеров, но взятых из разных элементарных популяций (см. табл. 17 и 18), то видно, что упитанность их значительно отличается.

Таким образом, упитанность рыб в группировке не связана с размерами рыб, — это процесс накопления энергетического запаса, который осуществляется в период нагула рыбы. Темп развития этого процесса не одинаков для рыб разных элементарных популяций и однообразен для рыб одной и той же элементарной популяции, что говорит об однообразии сезонного ритма нагула у рыб одной группировки и различии в этом отношении между рыбами разных элементарных популяций.

В итоге всего рассмотренного можно прийти к важному выводу о том, что элементарные популяции рыб представляют собой группировки, в которых объединены рыбы с одинаковым сезонным ритмом жизнедеятельности.

Хотя расы или стада рыб также характеризуются присущим им сезонным ритмом жизнедеятельности (весенне- или осенненерестующие и пр.), но элементарные популяции отличаются от стад или сезонных рас в том отношении, что рыбы, составляющие элементарную популяцию по признакам, связанным с сезонностью жизненного цикла, гораздо более однородны, чем расы в целом. Можно сказать, что колебания сроков размножения, миграции или других сезонных ритмов прежде всего зависят от наличия элементарных популяций: чем больше различных по составу рыб элементарных популяций, тем более растянуты сроки наступления сезонных биологических ритмов. Рыбы из одной элементарной популяции являются одноритмичными. Это объясняет весьма распространенную закономерность хода рыбы на нерест или на зимовку. Различные ходовые косяки — это не что иное, как различные элементарные популяции. Они не образуются непосредственно перед ходом, а существуют относительно постоянно.

О СУТОЧНОЙ РИТМИКЕ ПИТАНИЯ ОСОБЕЙ ОДНОЙ И ТОЙ ЖЕ И РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Если вопросу о сезонной ритмике рыб уделялось в литературе немало внимания, то по поводу суточной ритмики имеется гораздо меньше работ. Суточная ритмика жизнедеятельности проявляется прежде всего в питании рыб. Можно сказать, что в период нагула ряд других биологических ритмов (суточные миграции, образование стай, рассеивание рыб и пр.) связан с ритмом питания у рыб. Чем же определяется суточная ритмика питания? Одинакова ли она для особей всего стада в целом или она различна в пределах популяции стада? На этот вопрос можно ответить с достаточной определенностью и сказать, что суточная ритмика, например, питания рыб различна у взрослых рыб, молоди и сеголетков. Но вот вопрос о том, различна ли суточная ритмика питания рыб в пределах популяции, скажем, взрослых рыб одного и того же стада или расы или даже вида, не только не исследован, но даже и не ставился.

Большинство авторов признают однообразие суточных ритмов питания у взрослой части популяции вида или подвида в данном водоеме. Это можно объяснить тем, что авторы, изучая как суточный, так и сезонный ритмы питания, исходили из популяции вида в целом, не разделяя ее на какие-либо группы. Изучая суточный ход питания азовской хамсы, азовской тюльки, каспийских сельдей и т. д., материал собирали без выбора, без учета реально существующих в природе группировок рыб, меньших чем раса. «И уже впоследствии, — как пишет Н. С. Новикова, — материал рассортировывался соответственно тому, с каким внутренним или внешним фактором данный исследователь считает нужным связать сезонные или суточные изменения в питании рыб».

Поэтому, основываясь на литературных данных, можно сказать лишь о том, что внутри взрослой популяции данного вида рыб суточный ритм питания должен быть однообразным.

Нами специально исследовался вопрос о суточных ритмах рыб в элементарных популяциях. Наиболее подробно в этом отношении исследованы вобла и ее молодь, молодь леща, густеры и некоторых других карповых

рыб. Материал по изучению суточного хода питания и по другим вопросам питания в элементарных популяциях воблы обработан и обобщен Н. С. Новиковой (1949, 1951, 1956) и В. А. Ионовой (1960, 1963).

Было установлено качественное однообразие питания рыб в элементарных популяциях воблы. Если у одной или двух рыб в пробе обнаруживалась, например, монодакна, то можно было с уверенностью сказать, что у всех рыб данной пробы будет встречена также монодакна. Причем, если данный объект питания встречался только в третьем отделе кишечника, а в двух первых была, например, корофида, то такая же картина наблюдалась и у всех других рыб одной и той же группировки. Это свидетельствует о совместном пребывании в течение определенного времени рыб одной и той же элементарной популяции на кормовом пятне.

Для суждения о суточном ритме питания рыб в группировке исследовали количественное распределение пищи в различных отделах кишечника (по визуальной и весовой оценке). Визуальная оценка наполнения кишечника проходила по четырехбалльной системе.

Наибольшее количество пищи, когда отдел кишечника был до предела забит пищей, оценивалось в 3 балла, если в отделе кишечника имелись только следы пищи или совсем небольшое ее количество, то такое наполнение оценивалось 1 баллом. Среднее наполнение отдела кишечника оценивалось 2 баллами, отсутствие пищи — 0.

Такая оценка позволяла судить о различных моментах суточного хода питания рыбы. Впервые она была применена нами во время тралового лова осетровых в Черном море в 1933 г. Пищеварительный тракт в этом случае разделяли на три отдела: пищевод, желудок и кишечник (Лебедев, 1936).

При наблюдении суточного хода питания воблы в Северном Каспии, при визуальном и весовом определении количества пищи, кишечник воблы делился на три отдела — передний, средний и задний, которые различались по петлям, образуемым кишечником.

Приведем пример наблюдения за суточным ходом питания воблы по отдельным группировкам. 21 августа 1945 г. в 6 ч 15 мин на станции 245 (Б) взята проба из улова воблы, принадлежащей к группировке 16,5 (табл. 19)¹.

Таблица 19

Распределение баллов наполнения отделов кишечника воблы в группировке „16,5“ (по Н. С. Новиковой)

| Отдел кишечника | Баллы | | | | n | M |
|-----------------|-------|----|---|---|----|------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | | |
| I | 52 | 21 | 2 | 0 | 75 | 0,31 |
| II | 40 | 29 | 6 | 0 | 76 | 0,55 |
| III | 30 | 45 | 0 | 0 | 75 | 0,60 |

Примечание: n — число рыб в пробе; M — средний балл наполнения.

Мы видим, что первые отделы кишечника у 69,5% рыб оказались пустыми. 3 балла наполнения не обнаружены ни разу. Совершенно очевидно,

¹ Как в этом, так и в других случаях принадлежность рыб к той или иной группировке устанавливалась предварительно по нескольким станциям, как это было описано выше. В дальнейшем мы будем именовать различные элементарные популяции воблы группировками или элементарными популяциями по модальному классу вариационного ряда длины рыб. Группировка «16,5» названа так потому, что модальный класс по промерам длины рыб, ее составляющих, соответствует размерам 16—17 см.

что в данном случае мы встречаемся с полным прекращением питания рыб в группировке. Причем, судя по проценту пустых отделов кишечника (II и III), рыба прекратила питание сравнительно давно.

В 1946 г. на станциях 112 (Б) и 113 (Б) 13 августа в 0 ч 10 мин и 0 ч 50 мин были взяты пробы из одной и той же группировки воблы «15,5» (табл. 20).

Таблица 20

Распределение баллов наполнения отделов кишечника воблы (по Н. С. Новиковой)

| Отделы кишечника | Станция 112 (Б) | | | | | | Станция 113 (Б) | | | | | |
|------------------|-----------------|----|---|---|----|------|-----------------|----|---|---|----|------|
| | баллы | | | | | | баллы | | | | | |
| | 0 | 1 | 2 | 3 | n | M | 0 | 1 | 2 | 3 | n | M |
| I | 50 | 0 | 0 | 0 | 50 | 0 | 47 | 3 | 0 | 0 | 50 | 0,06 |
| II | 43 | 7 | 0 | 0 | 50 | 0,14 | 38 | 11 | 1 | 0 | 50 | 0,26 |
| III | 35 | 15 | 0 | 0 | 50 | 0,30 | 31 | 17 | 2 | 0 | 50 | 0,33 |

В данном случае питание воблы в группировке полностью прекращено.

Уже на основании указанных примеров можно говорить об однообразии суточного ритма питания рыб внутри группировки. Это особенно ясно проявляется в момент прекращения питания, в другие моменты питания вариации количественного наполнения разных отделов кишечника воблы, естественно, большие.

Однако можно предположить, что для всех популяций данного подвида характерен однообразный суточный ритм питания. Возникает вопрос, имеет ли место такое же однообразие в суточном ритме питания и у воблы различных элементарных популяций?

Этот вопрос детально исследован Н. С. Новиковой. Выше были приведены данные, свидетельствующие о прекращении питания воблы вечером и ночью и интенсивном питании днем. На этом основании можно было бы сказать, что вобла питается днем и прекращает питаться ночью. Однако исследование питания воблы других элементарных популяций показывает и противоположные случаи (табл. 21).

Таблица 21

Распределение баллов наполнения отделов кишечника воблы в группировке „20,5“ 20 августа 1945 г. в 15 ч

| Отделы кишечника | Баллы | | | | n | M |
|------------------|-------|----|---|---|----|------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | | |
| I | 38 | 12 | — | — | 50 | 0,24 |
| II | 37 | 6 | 7 | — | 50 | 0,40 |
| III | 37 | 12 | 1 | — | 50 | 0,28 |

Мы видим, что I отдел кишечника у 76% воблы оказался пустым, II и III — у 74%. Это показывает на прекращение питания воблы днем.

Полное отсутствие питания воблы днем было отмечено и в других случаях. Так, например, 27 августа 1946 г. в 14 ч 45 мин и 15 ч 45 мин дня кишечника воблы всей пробы (50 шт.) оказались пустыми, хотя биомасса кормовых организмов была 8,4 г/м². В тот же день была поймана вобла из группировки «12,5», также с пустыми кишечниками.

Эти данные свидетельствуют о том, что вобла в одних элементарных популяциях питается днем, а в других — ночью.

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что суточный ритм питания воблы в разных элементарных популяциях может быть различным, тогда как вобла одной и той же элементарной популяции имеет одинаковый суточный ход питания.

Чтобы судить еще более определенно о разноритмичности суточного хода питания у рыб разных элементарных популяций, обратимся к данным Н. С. Новиковой, где сравнивается питание воблы разных группировок на станциях, сделанных в один день через небольшой промежуток времени или в один и тот же час.

Станция 106 (II) и 272 сделаны 25 августа 1945 г. в 12 ч 15 мин и в 14 ч 45 мин на расстоянии 6 миль одна от другой. Вобла на указанных станциях принадлежала различным группировкам («19,5» и «18,5»).

В табл. 22 и 23 представлены данные, которые характеризуют момент суточного питания воблы этих группировок.

Таблица 22

Характер наполнения отделов кишечника воблы из группировки «19,5», станция 106 (II)

| Отдел кишечника | Баллы | | | | n | M |
|-----------------|-------|----|----|----|----|------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | | |
| I | 4 | 19 | 33 | 11 | 67 | 1,76 |
| II | 5 | 16 | 39 | 7 | 67 | 1,72 |
| III | 2 | 17 | 44 | 4 | 67 | 1,75 |

Таблица 23

Характер наполнения отделов кишечника воблы группировки «18,5», станция 272а

| Отдел кишечника | Баллы | | | | M |
|-----------------|-------|----|---|----|------|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | |
| I | 58 | 12 | — | 70 | 0,24 |
| II | 23 | 40 | 7 | 70 | 0,77 |
| III | 24 | 45 | 1 | 70 | 0,67 |

Ниже дано сравнение количества пустых отделов кишечника воблы на рассматриваемых станциях.

| Ст. 106 (II) | | Ст. 272а | |
|-----------------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Отдел кишечника | Процент пустых отделов | Отдел кишечника | Процент пустых отделов |
| I | 6 | I | 83 |
| II | 7,5 | II | 33 |
| III | 3,0 | III | 34 |

Из сравнения приведенных данных видно, что вобла из группировки «19,5» (станция 106 (II)) питалась интенсивно и уже давно, тогда как рыба из группировки «18,5» почти прекратила питание (высокий процент пустых отделов кишечника и наименьшее значение среднего балла наполнения для I отдела).

Для выяснения разноритмичности питания воблы в разных элементарных популяциях Н. С. Новикова, не ограничиваясь примерами визуальных определений, взяла пробы на сравнение из двух различных группировок в один день и час и обработала их посредством количественной методики.

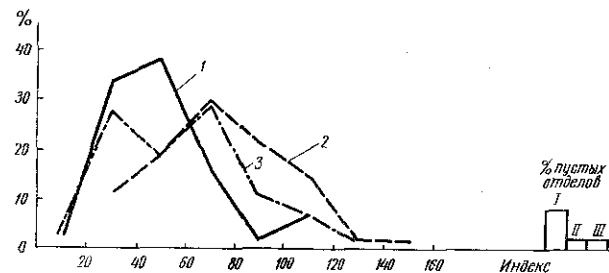


Рис. 29. Характер наполнения отделов кишечника воблы по отделам из смешанной группировки 17 июля 1946 г., трам 17 (У):

1 — I отдел; 2 — II отдел; 3 — III отдел.

3 октября 1946 г. в 6 ч утра сделаны станции 242 (Б) и 291 (У) одновременно на двух судах. На станции 242 (Б) находилась вобла из группировки «15,5», на станции 291 (У) — из группировки «18,5» (табл. 24).

Таблица 24

Сравнение индексов наполнения отделов кишечника из двух группировок («15,5» и «18,5») 3 октября 1946 г.

| Отдел кишечника | Ст. 242 (Б) | | Ст. 291 (У) | |
|-----------------|-------------|------------------------|-------------|------------------------|
| | индекс | процент пустых отделов | индекс | процент пустых отделов |
| I | 46,0 | 4 | 45,8 | 4 |
| II | 46,8 | 0 | 25,8 | 8 |
| III | 38,0 | 0 | 14,2 | 54,5 |

Из сравнения этих данных видно, что рыба из группировки «15,5» (ст. 242) питалась уже длительное время, тогда как у группировки «18,5» (ст. 291) питание только началось — пища еще далеко не у всех рыб достигла III отдела (54,5% пустых).

Рассмотрим, насколько однообразен ритм питания у воблы одного улова, но взятой из смешанных группировок.

17 июля 1946 г. в 13 ч 45 мин была сделана станция 17 (У) на месте, где смешивалась вобла трех группировок: «14,5», «15,5», «16,5», и более крупных рыб. Для изучения питания взято 47 кишечника. После обработки пробы получены индексы наполнения по навескам, давшие вариационный ряд распределения, изображенный на рис. 29.

Кривая наполнения II отдела сильно растянута, а III отдела двухвершинная. Судя по количеству пустых отделов, можно сказать, что рыба данной смешанной пробы питается довольно давно. Это подтверждают и высокие индексы наполнения.

Рис. 30 и 31 иллюстрируют характер наполнения отделов кишечника воблы по отделам в том случае, когда проба взята из чистой группировки.

Таким образом, в смешанных (неоднородных в физиологическом отношении) пробах рыб эта неоднородность материала выражается не только в

большом варьировании биологических признаков (длина, упитанность и т. п.), но также и в показателях по питанию. Данные по питанию рыб в смешанных группировках еще раз показывают, что вобля различных группировок имеет свой суточный ритм питания.

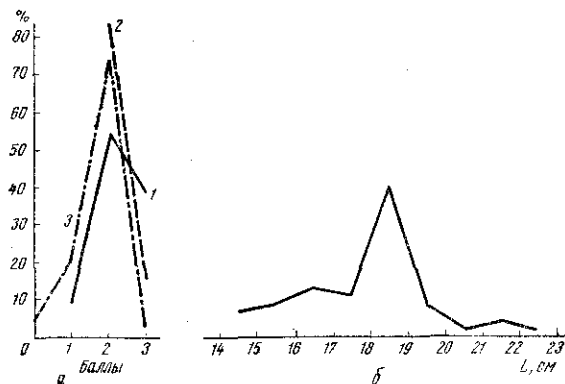


Рис. 30. Характер наполнения кишечника воблы по отделам (а) из чистой элементарной популяции (б) 4 октября 1946 г. в 20 ч 00 мин., трал 298 (У). Условные обозначения те же, что и на рис. 29; $n=50$; $M=17,8$; $K_f=2,28$; 48% самцов.

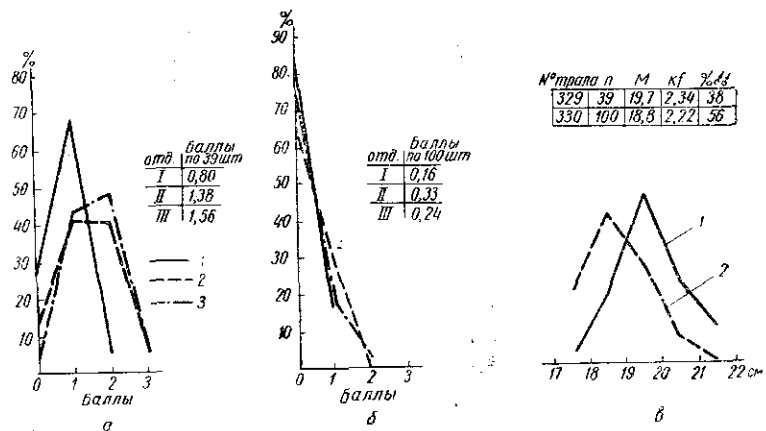


Рис. 31. Характер наполнения кишечника воблы по отделам из чистых элементарных популяций 8 сентября 1945 г.:

а — в 15 ч 45 мин, трал 329 (Б); 1 — I отдел; 2 — II отдел; 3 — III отдел; б — в 16 ч 40 мин, трал 330 (Б); а — характеристика элементарных популяций: 1 — трал 329; 2 — трал 330.

Весьма вероятно, что растянутость кривой наполнения различных отделов кишечника взрослой воблы, которую наблюдала Н. С. Новикова в смешанных популяциях, объясняется не только суточной разноритмичностью питания рыб, но и различным уровнем интенсивности питания разных группировок.

А. Н. Паюсова и В. А. Ионова (1966) хорошо показали эти различия в питании молоди воблы и однообразии интенсивности в пределах каждой популяции. В пределах каждой популяции величина суточного рациона, выраженная в процентах к массе тела, одинаковая. В цитированной работе приводится много подобных примеров.

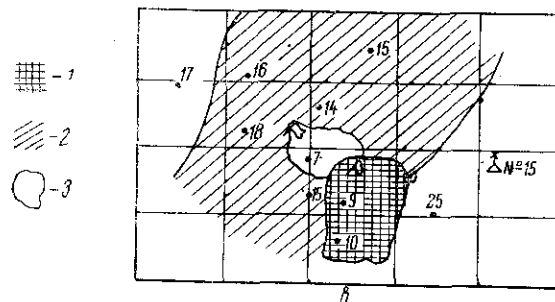
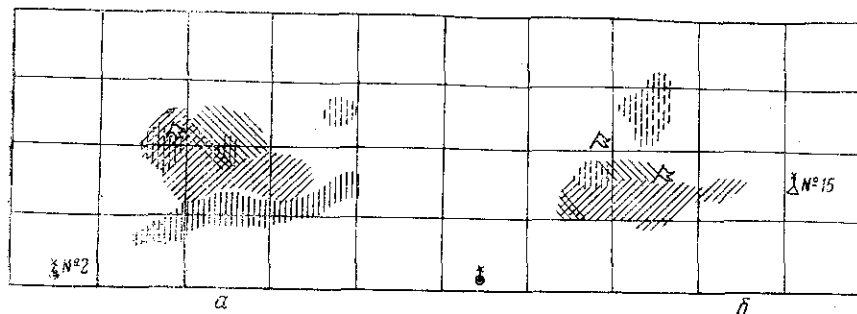


Рис. 32. Перемещение элементарных популяций воблы в связи с питанием в районе Белинского банка в Северном Каспии:

а — 26 августа; б — 27 августа; в — биомасса кормовых объектов воблы: 1 — выше 10 г/м²; 2 — до 2 г/м²; 3 — нет.

Чем же объясняется разный суточный ритм и интенсивность питания у воблы различных элементарных популяций?

Пока трудно объяснить причину различной интенсивности питания рыб в разных группировках. Кроме условий питания здесь вероятно имеются и другие причины. Что же касается различий в суточном ритме питания, то причина этого обсуждается в работе Н. С. Новиковой (1951), которая показала, что изменение ритма питания у воблы связано с переходом рыб на другое кормовое пятно. В продолжение нескольких дней (с 22 по 28 июля 1945 г.) проводились наблюдения за суточным ходом питания группировки «18,5» в районе Белинского банка. Было установлено, что перерыв в питании этой группы был среди дня. Питание начиналось с 15 ч, вечером, ночью и утром оно шло интенсивно. Такой ритм сохранялся несколько дней. Однако с 27 августа, когда исследуемая группировка переместилась в юго-западном направлении на расстояние около 6 миль, ритм питания рыб этой группировки резко изменился. Если прежде питание происходило ночью и прекращалось в 8 ч утра, то в данном случае наблюдалась обратная картина.

Обнаружено, что перемещение воблы было связано с выеданием ею пищи и поисками нового кормового участка (рис. 32). Следовательно, в дан-

ном случае была установлена одна из причин изменения суточного ритма питания воibly в элементарной популяции.

Это наблюдение, как, впрочем, и данные по характеру питания воibly в элементарных популяциях, показали, что элементарная популяция воibly на местах питания ведет себя как одно целое.

Групповое поведение воibly на местах питания и, по-видимому, не только на этих местах, объясняет и то, что разные элементарные популяции имеют различный суточный ритм питания. Вероятно, начало и конец суточного ритма питания определенной группы рыб прежде всего зависит от того, когда рыбы пришли на кормовое пятно. Если они пришли на новое кормовое пятно утром, то на этом пятне у них устанавливается «утренний» ритм, т. е. рыбы начинают питаться утром, а к вечеру перестают брать пищу, ночью ее переваривают, а на следующее утро снова начинают питание и т. д.

Если же группа рыб нашла первоначально кормовое пятно днем, то на данном пятне у нее устанавливается «дневной» ритм питания. Тот или иной ритм питания сохраняется у каждой группировки до тех пор, пока эта группа рыб находится на одном и том же кормовом пятне. Следовательно, суточный ритм питания у разных элементарных популяций устанавливается в зависимости от времени, когда они находят кормовые пятна. Сам ход питания в течение суток у различных элементарных популяций, по крайней мере взрослых рыб, протекает физиологически одинаково, т. е. все рыбы данного подвида или вида переваривают пищу при сходных условиях одинаково.

В этом смысле суточный ход питания является общим для данного вида или подвида, но у разных элементарных популяций отличается по своему ритму, т. е. по времени начала питания. Мы не знаем, так ли это происходит у рыб других видов, для которых в силу биологии вида характерно дневное или ночное питание. Вопрос этот пока не исследован, но можно предположить, что в тех случаях, когда поиски корма не зависят от светлого времени суток, суточная ритмика питания у рыб разных элементарных популяций может быть разной.

Рассмотрев сезонные и суточные ритмы жизнедеятельности рыб в элементарных популяциях можно сказать, что элементарные популяции, особенно если принять во внимание разную их сезонную ритмику, изолированы одна от другой во времени. Но эта изоляция не является абсолютной. Она находится в рамках сезонной или суточной ритмики, которая характерна для данного вида.

Если для данного вида характерно весеннее размножение, то рыбы каждой элементарной популяции этого вида размножаются весной, однако элементарные популяции идут к местам размножения в разное время. Что касается суточной ритмики, то в этом случае изоляция элементарных популяций во времени еще меньше.

СМЕШИВАНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ПРОСТРАНСТВЕ И ИХ РАСХОЖДЕНИЕ

Мы приводили примеры, когда при многократных повторных ловах на одном и том же месте пойманные рыбы были очень сходны во всех отношениях. Эти примеры свидетельствуют, несомненно, о том, что лов производился в пределах какой-либо одной элементарной популяции.

Как показала А. Н. Паюсова (1961), исследовавшая состав рыб на многочисленных суточных станциях, однородный состав уловов в течение суток можно получить в том случае, если производить лов в центре группировки, вдали от границ с другими группировками.

Если же лов производится вблизи границ или тем более на самой границе двух группировок, то состав рыб будет меняться и примесь будет именно тех рыб, которые граничат с исследуемой группировкой. Изучая

смешение взрослой воibly на границах соприкосновения 2—3 группировок, Д. В. Радаков установил, что на смеси двух группировок обычно не получается двухвершинная кривая линейных размеров, а могут быть самые разнообразные кривые. Это происходит потому, что рыбы в группировках на-

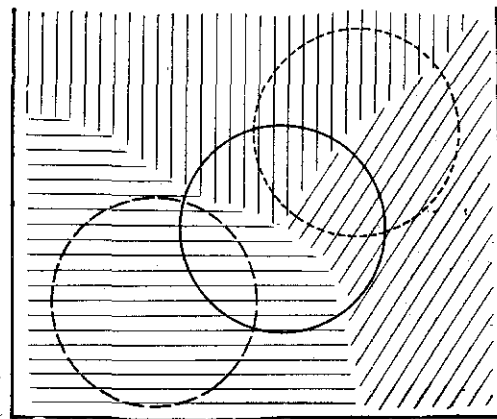


Рис. 33. Схематическое изображение возможных уловов рыбы при различном пути трала в смешанной популяции (по Д. В. Радакову).

ходятся в стайках, сохраняя эту структуру и при смешении. При тралении на пути трала могут встретиться косяки, относящиеся к разным группировкам, и характер петерсеновских кривых, соответствующих размерному со-

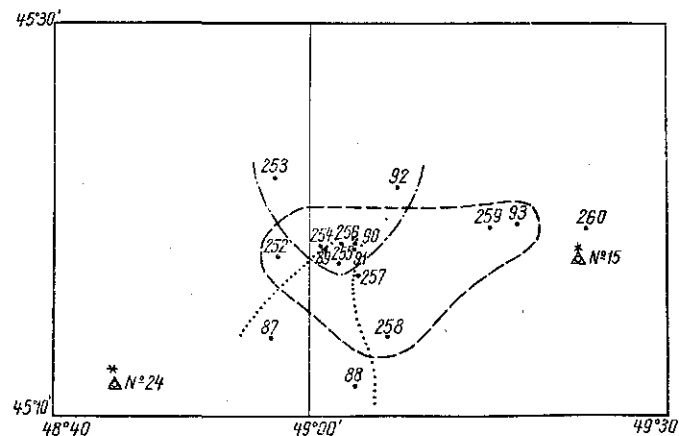


Рис. 34. Наблюдения за составом рыб в уловах воibly тралом в зоне смешивания трех элементарных популяций и в зонах, где рыбы не смешиваются (район Белинского банка, по Д. В. Радакову).

ставу уловов, полученных в таком месте, зависит от того, сколько трал захватит косяков одной группировки и сколько — другой. Соотношение в улове количества представителей смешавшихся группировок случайно и может оказаться самым разнообразным (рис. 33).

Свое предположение относительно структуры популяции при смешивании автор подтвердил несколькими интересными наблюдениями. Работая в районе Белинского банка в Северном Каспии, он встретил три группировки воблы с модальным классом «17,5», «18,5» и «19,5» см.

Получив различный состав уловов на станциях 89 и 90, что указало на наличие здесь смеси группировок, вблизи этих станций сделали еще четыре траления. В этом месте могли быть смешаны, самое большее, три группировки: «17,5», «18,5» и «19,5», так как других группировок поблизости не было.

Так действительно и оказалось (рис. 34, 35 и табл. 25).

Таблица 25

Показатели состава рыб в уловах воблы в зоне смешивания

| Номер станции | M | K _f | Процент самцов | n | Улов, кг |
|---------------|------|----------------|----------------|-----|----------|
| 89 | 19,2 | 2,26 | 53 | 100 | 80 |
| 90 | 18,2 | 2,22 | 54 | 68 | 10 |
| 91 | 18,0 | 2,09 | 51 | 57 | 15 |
| 254 | 18,7 | 2,21 | 69 | 18 | 5 |
| 255 | 18,3 | 2,34 | 35 | 99 | 37 |
| 256 | 18,2 | 2,20 | 63 | 32 | 8 |

На станции 254 трал захватил только один косяк или часть косяка из группировки «18,5» (говорить в этом случае о нескольких косяках нельзя, так как улов был мал), на станции 255, наоборот, — косяк (или часть его) из группировки «17,5» и косяк (или часть его) из группировки «19,5» и т. д.

Тем самым было доказано, что при смешении группировок индивидуальность их сохраняется, так как отдельные стайки разных элементарных популяций сособлены и при смешивании.

Наблюдая за двумя группировками кильки в районе п-ова Мангышлак летом 1948 г., А. К. Токарев заметил их смешение по границам соприкосновения (рис. 36). На большинстве станций выявились две группировки в чистом виде. Первая группировка проявилась на станциях 70, 71, 72, 73, 79 и 80. Все кривые Петерсена оказались совершенно сходными. Очень близкими были и средние размеры рыб (58,0—58,9 мм), упитанность рыб также колебалась незначительно (0,72—0,76).

Вторая группировка проявилась в чистом виде на станциях 68, 69, 75 и 76. Вершина всех кривых Петерсена соответствовала размерному классу 60—65 мм, кривые сходные. Средние размеры кильки отличались от средних на станциях первой группировки и колебались также незначительно (от 61,1 до 61,8 мм). Средняя упитанность рыб была почти одинаковой (в трех случаях 0,74 и в одном — 0,75). Внутри группировки различия рыб по размерам со стороны биометрической были не реальными ($M_{diff} < 3$), тогда как различие по этому признаку у рыб разных группировок было статистически вполне реальным ($M_{diff} > 3$). Однако на станциях 77 и 78 уловы по составу рыбы были иными. Петерсеновская кривая отличалась от кривых обеих группировок, не была островершинной, а имела площадку, располагавшуюся между классами 55—65 мм, и можно было предполагать, что имеет место смешение двух группировок кильки. Эти станции располагались рядом, на границах обеих группировок. Чтобы окончательно убедиться в том, что в данном случае имеет место смешение двух группировок, а не

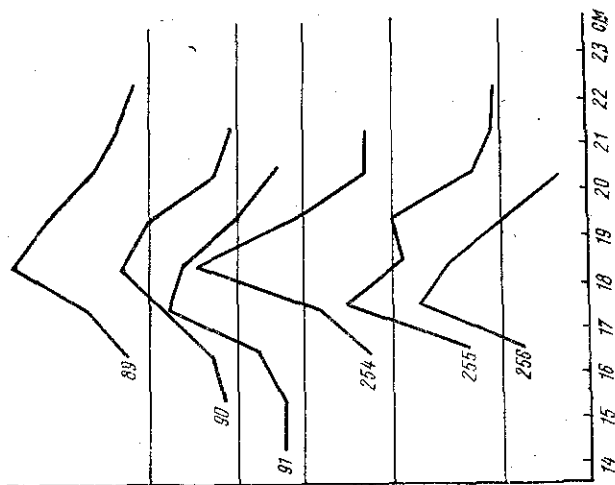


Рис. 35. Вариационные кривые линейных размеров рыб в уловах воблы в зоне смешивания (по Д. В. Радакову).

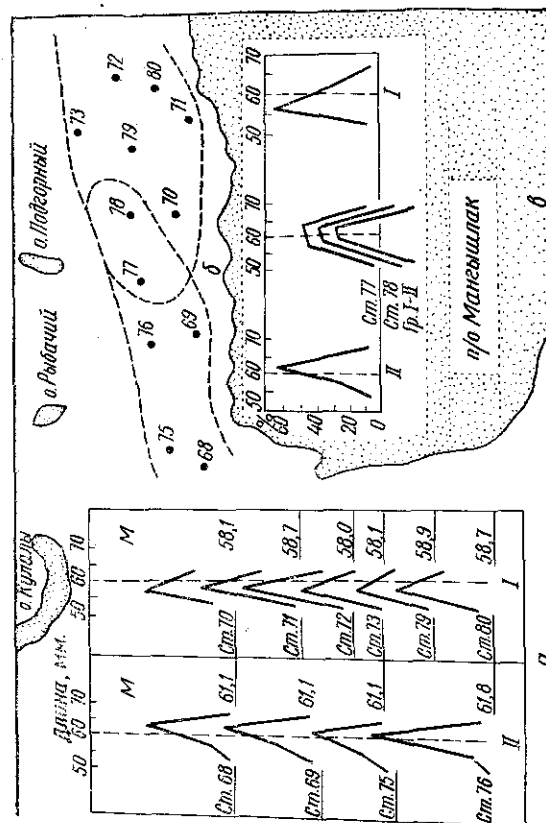


Рис. 36. Смешивание элементарных популяций кильки (*Cl. delicatula*) по границе двух группировок в районе п-ова Мангышлак (по А. К. Токареву). Римскими цифрами обозначены группировки: I — вариационные кривые размеров кильки по станциям; б — распределение группировок кильки в районе п-ова Мангышлак; в — средние вариационные кривые размеров I и II группировок; вариационные кривые длины кильки на станциях 77 и 78 и кривая искусственного смешивания I и II группировок.

появление какой-либо новой группировки, А. К. Токарев суммировал вариационные ряды двух чистых проб кильки из разных наблюдавшихся здесь группировок и получил такую же кривую, как на станциях 77 и 78 (см. рис. 36).

В данном случае мы имеем пример смешивания элементарных популяций кильки в горизонтальном направлении.

У пелагических рыб, например кильки, наблюдается смешивание группировок и в вертикальном направлении. Этого рода смешивание рассматривается в той же работе А. К. Токарева.

А. К. Токарев подробно рассматривает вопрос о смешении группировок кильки. Кроме анализа уловов он производил также и визуальные наблюдения за составом отдельных стаяк кильки в зоне подводного освещения электролампой во время лова кильки на свет. На некоторых станциях можно было наблюдать в зоне света различные по составу рыб небольшие стайки килек. Одни состояли из молоди, другие — из взрослых рыб, причем стайки молоди, как указывает А. К. Токарев, держались на глубине 3 м, стайки же взрослой рыбы — на глубине 5—6 м, т. е. занимали разные горизонты.

При длительном освещении лампой верхнего слоя воды стая взрослой кильки поднималась к поверхности, где плавала стая молодой кильки, присоединялась к ней и смешивалась, но крупные рыбы держались в нижней части стай, а молодь — в верхней. При крутых поворотах стая разделялась на две части — на молодь и взрослых рыб. Затем они снова сходились в одну стая. Сетью поймали некоторое количество рыб из обеих стай, длина их была совершенно различной (табл. 26).

Таблица 26

Размерный состав кильки (в %) в стаях, пойманных на разных глубинах в 1948 г. (по А. К. Токареву)

| Дата | № станции | Глубина лова, м | Длина, мм | | | | | | | n | M | Средняя масса, г | | |
|-----------|-----------|-----------------|-----------|------|------|------|------|------|------|---|---|------------------|------|------|
| | | | 37,5 | 42,5 | 47,5 | 52,5 | 57,5 | 62,5 | 67,5 | | | | 72,5 | 77,5 |
| 2 августа | 53 | 3 | 2 | 67 | 30 | 1 | — | — | — | — | — | 102 | 44,0 | 0,62 |
| » | 53 | 6 | — | — | — | 1 | 21 | 45 | 27 | 5 | 1 | 98 | 63,3 | 1,8 |
| 7 августа | 71 | 3 | 2 | 54 | 42 | 2 | — | — | — | — | — | 50 | 44,7 | 0,66 |
| » | 71 | 5 | — | — | — | 5 | 68 | 26 | 1 | — | — | 190 | 58,7 | 1,5 |

При лове кильки на электросвет происходило искусственное смешение находившихся на разных горизонтах группировок; в случае, приведенном выше, это смешение было естественным.

Приведем еще пример смешения группировок кильки, интересный в том отношении, что наблюдалось повышение концентрации рыб на местах смешения.

В районе мыса Дюк — Кызыл-Узень (район п-ова Мангышлак) с 4 по 12 июля обнаружены две группировки кильки с явно различным составом рыб (табл. 27).

11 июля из уловов двух аламанов были взяты пробы кильки. Они были близки между собой, но отличались от проб кильки из ранее отмеченных группировок. Аламанов вылавливали кильку из смеси двух группировок. Вероятно, группировка, ранее отмеченная на станциях 32 и 33, передвинулась южнее и смешалась с группировкой, ранее отмеченной на станциях 23 и 24. В этом случае при смешении значительно повысилась концентрация рыб.

Размерный состав кильки (в %), пойманной на свет и аламаном в районе п-ова Мангышлак (по А. К. Токареву)

| Дата | № станции | Улов, кг | Улов, шт. | Длина, мм | | | | | | n | M |
|------------------------------------|-----------|----------|-----------|-----------|------|------|------|------|------|-----|------|
| | | | | 57,5 | 62,5 | 67,5 | 72,5 | 77,5 | 82,5 | | |
| 4—5 июля | 23 | 0,3 | 144 | 3 | 17 | 52 | 24 | 3 | 1 | 145 | 67,9 |
| 4—5 » | 24 | 1,82 | 900 | 1 | 25 | 59 | 15 | — | — | 100 | 66,9 |
| 11—12 » | 35 | 3,4 | 1476 | 2 | 14 | 67 | 14 | 3 | — | 100 | 67,6 |
| 11—12 » | 36 | 0,4 | 210 | 1 | 25 | 54 | 17 | 8 | — | 100 | 67,3 |
| 6—7 » | 32 | 0,8 | 406 | 9 | 66 | 34 | 1 | — | — | 200 | 63,1 |
| 6—7 » | 33 | 0,5 | 214 | 2 | 45 | 39 | 10 | 2 | 2 | 132 | 66,0 |
| 11 » | I аламан | 300 | — | 4 | 42 | 47 | 6 | 1 | — | 200 | 65,4 |
| 11 » | II аламан | 200 | — | 7 | 42 | 39 | 9 | 2 | 1 | 110 | 65,5 |
| Среднее для станций 23, 24, 32, 33 | | | | 4 | 38 | 44 | 12 | 1 | 1 | 577 | 66,0 |
| Среднее для аламанов I и II | | | | 5 | 42 | 43 | 8 | 2 | — | 310 | 65,5 |

Однако что же происходит с элементарными популяциями рыб при смешении? Не ведет ли это к слиянию их в одну группировку или же оно является временным? Если смешавшиеся элементарные популяции вновь расходятся, то чем объяснить такое расхождение?

Эти вопросы имеют важное значение для понимания сущности описываемых группировок, а также для разрешения одного из методических вопросов нашей темы — могут ли элементарные популяции быть объектом для ихтиологических исследований, можно ли длительное время наблюдать за ними, если они смешиваются.

Вопрос о смешении элементарных популяций рыб и их поведении после смешения подробно изучался на примере воблы Северного Каспия. Специально исследовал его Д. В. Радаков.

На рис. 37 показано распределение элементарных популяций воблы в районе Белинского банка, между постоянными буями № 15 и 24. Наблюдения вели над тремя элементарными популяциями: «17,5», «18,5» и «19,5». Наиболее подробно исследовалась группировка «18,5». Кроме этих группировок, отмечено присутствие группировки, состоящей из крупной и хорошо упитанной воблы, всегда встречающейся севернее группировок, над которыми вели наблюдения. Эту группировку назвали «черевой»¹ воблой.

Для точной ориентировки в период наблюдений между двумя постоянными буями были поставлены два временных буя — № 1, обозначенный на картах черным флажком, и № 2, обозначенный белым флажком. Все карты разделены на промысловые квадраты, большая сторона которых равна 10 милям. В данном случае нас будут интересовать главным образом шестая карта, составленная по наблюдениям, произведенным 26 августа 1945 г., и десятая, составленная по данным, полученным 27 августа 1945 г.

В целях упрощения рисунка границы группировок не указаны сплошной линией и не приведены все станции. На рис. 34 изображена карта распре-

¹ Черными называется прибрежный мелководный район Северного Каспия.

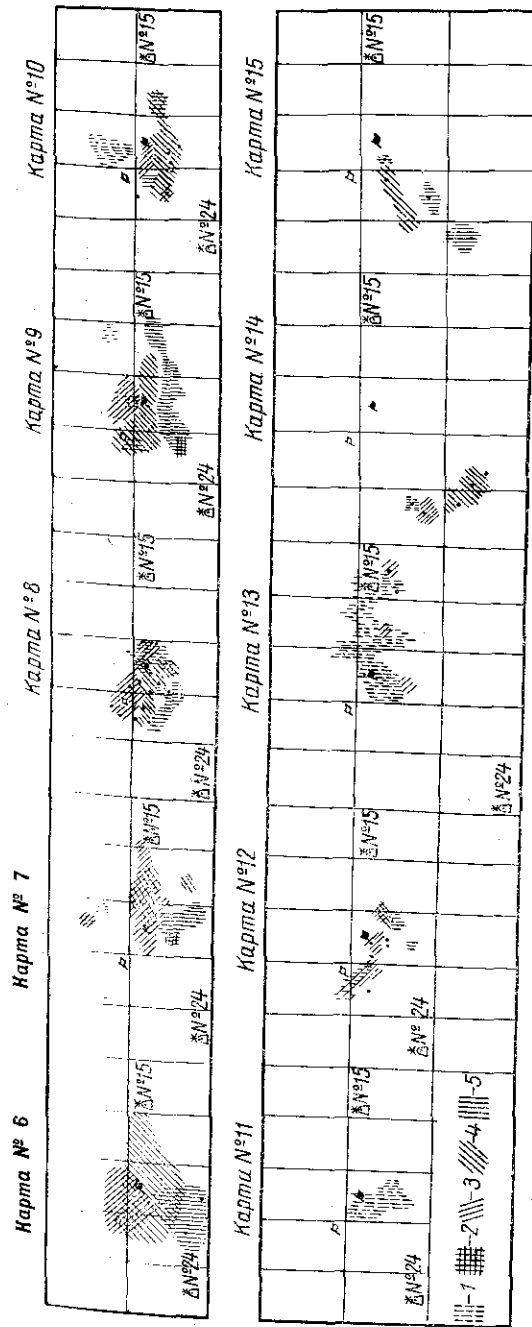


Рис. 37. Распределение элементарных популяций воблы в районе Белинского банка в Северном Каспии с 22 августа по 9 сентября 1945 г. (по Д. В. Радакову).

деления станций, сделанных на двух судах 22 августа 1945 г. Данные по составу воблы, пойманной на этих станциях, даны в табл. 25.

22 августа (рис. 37, карта № 6) наблюдались три элементарные популяции воблы, состоящие из рыб, размеры которых характеризуются различными модалными классами: 17,5, 18,5 и 19,5. Судя по всему, на станциях 259, 93, 257, 258 мы имели воблу из группировки «18,5», не смешанную с воблой из других группировок.

Средние размеры воблы очень близки, очень сходен и состав рыб по полу и по упитанности.

Вобла, пойманная на станциях 87 и 88, по этим признакам также сходна, но ясно отличается как по половому составу, так и по упитанности и размерам от воблы вышеприведенных станций. Отличается от воблы этих двух группировок и рыба, пойманная на станции 253; она имеет более крупные размеры, резко преобладают самки.

Все три группировки проявлялись в чистом виде, однако на значительном пространстве они оказались смешанными.

24 августа наблюдалось еще большее смещение этих группировок (рис. 37, карта № 7). В этом случае была обнаружена также и «черневая» вобла, расположенная к северу от наших группировок.

Большее смещение произошло в результате перемещения группировки «19,5» к югу и востоку. Если 22 августа южная ее граница едва достигала буга № 2, то 24 августа она переместилась южнее этого буга, еще более смешавшись с группировкой «18,5», оставшейся на месте. 25 августа (карта 8) группировка «19,5» снова передвинулась несколько на север, в район первого буга, а группировка «18,5» — восточнее, так же как и группировка «17,5». Благодаря перемещению группировок «18,5» и «19,5» смещение между ними стало значительно меньшим. «Черневая» вобла передвинулась, наоборот, к югу, смешавшись здесь с группировкой «19,5». 26 августа (карта 9) расхождение группировок стало еще заметнее.

27 августа (карта 10) наблюдалось значительное перемещение группировки «18,5» в южном направлении. Дальнейшее перемещение воблы в этом же направлении отмечено также и 28 августа и вызвано поисками корма. Эти поиски, судя по смене ритма питания, продолжались в течение 12 ч (см. рис. 32).

Таким образом элементарные популяции воблы даже после значительного смешения расходятся в разных направлениях, сохраняясь как элементарная популяция. Подобные случаи смешения и расхождения группировок воблы и других рыб наблюдались неоднократно.

Но сам факт наличия элементарных популяций воблы свидетельствует и о том, что смещение группировок является временным. Иначе мы не могли бы никогда наблюдать группировки рыб, подобные элементарным популяциям.

Почему же смешавшиеся группировки расходятся? На этот вопрос легко ответить в свете тех данных, которые мы приводили, рассматривая суточные ритмы питания воблы в группировках. Обладая одинаковым суточным ритмом питания, рыбы одной и той же элементарной популяции ведут себя одинаково и отличаются в своем поведении от рыб других элементарных популяций, обладающих другим суточным ритмом питания.

В связи с суточным ходом питания у воблы резко изменяется поведение. В период интенсивного питания она держится в придонном слое, где находит пищу. Когда же питание прекращается, вобла переходит в верхние горизонты воды.

Так как суточные ритмы питания у воблы различных группировок не совпадают, то если на одном и том же участке моря находятся рыбы разных группировок, то с прекращением питания одной из смешавшихся группировок она непременно обособится от группировки, в которой рыбы еще продолжают питаться.

Но такое пространственное обособление группировок рыб является относительным, так как соседние группировки по своим границам могут то смешиваться, то расходиться.

Еще большее пространственное обособление элементарных популяций рыб происходит в момент смены сезонного ритма жизнедеятельности, при переходе, например, от нагула к миграции или размножению. Если в период нагула соседние элементарные популяции рыб могут более или менее смешиваться и обособляться, то в момент наступления миграции рыбы соседних группировок, имея разное биологическое состояние, обособятся в такой степени, что одна из них уйдет, скажем, из Азовского моря в Черное, а другая останется на том же месте, пока не достигнет такого же биологического состояния, как и первая.

На местах размножения или зимовки элементарные популяции могут тоже смешиваться. Возможен ли во время смешения группировок, особенно на местах размножения, обмен составом или же этот состав сохраняется? Этот вопрос мы обсудим в связи с более общим вопросом об устойчивости элементарных популяций во времени.

О ДЛИТЕЛЬНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ И ЕЕ ЦЕЛОСТНОСТИ

Чтобы судить о длительности существования элементарной популяции рыб, нужно рассмотреть прежде всего признаки сходства рыб в этой группировке. Сходство рыб в элементарной популяции является физиологическим, а физиологически одинаковыми могут быть рыбы, которые развивались в одинаковых условиях и жили длительное время вместе.

Таким образом, сами признаки сходства рыб в элементарной популяции говорят о длительном совместном существовании рыб. Совершенно очевидно, что такого рода доказательство устойчивости элементарной популяции во времени не является достаточным для решения нашего вопроса, оно отвечает на него лишь косвенно. Обратимся к другим фактам.

Элементарные популяции рыб мы находили во все сезоны и на всех этапах жизнедеятельности рыб. У азовской хамсы они обнаружены во все периоды жизненного цикла этой рыбы. У кильки Каспийского моря они найдены как весной, так и летом, как в период размножения, так и в период нагула. У воблы Северного Каспия элементарные популяции наблюдались весной, летом и осенью.

Очевидно, что такого рода группировки не приурочены к какому-либо сезону или периоду жизнедеятельности рыбы. Они встречаются всегда. Среди ихтиологов распространено мнение, что многие рыбы собираются в косяки или стаи только в определенное время года, а в другое — не образуют никаких групп. Такое представление было о хамсе и вобле.

Факт существования элементарных популяций рыб независимо от сезона и от периодов их жизнедеятельности свидетельствует о том, что эти группировки не случайные или временные, а существуют постоянно. Другой вопрос, насколько постоянен их состав.

Элементарные популяции обнаруживаются у рыб всех возрастных групп. Наряду с элементарными популяциями, состоящими из взрослых половозрелых уже нерестовавших рыб, имеются элементарные популяции неполовозрелых рыб и сеголетков. Этот факт является одним из косвенных доказательств того, что описываемые нами группировки не являются случайными.

Наши исследования показали также, что элементарные популяции рыб встречаются не в каких-либо отдельных районах, а повсюду. Более того, при исследованиях по распределению рыб мы в редких случаях не могли отнести данные анализа улова рыб к той или иной элементарной популяции даже тогда, когда в улове было небольшое количество рыб. Это говорит о том, что у исследованных видов все рыбы входят в состав той или иной элементарной популяции.

Встречаются, конечно, одиночные рыбы (Лебедев, 1946). Но, исходя из многочисленных наблюдений, можно сказать, что исследованные нами виды рыб живут элементарными популяциями.

Мы уже приводили данные П. Г. Борисова (1946), показывающие, что на одном месте в течение всей ночи ловилась одна и та же килька. А. К. Токарев в Каспийском море также неоднократно имел кильку одинакового состава при многократном улове на одном и том же месте. Мы уже привели много данных из работ А. Н. Пакусовой по нескольким сериям суточных станций. Если станция располагалась в центре группировки, то все пробы в течение суток по составу рыб были идентичными. Имеется много примеров более длительного наблюдения за одной и той же элементарной популяцией рыб. Исследуя состав кильки в различных косяках отдельных скоплений в районе мысов Песчаного и Ракушечного в Каспийском море, мы наблюдали одни и те же элементарные популяции кильки в течение месяца (см. главу II).

А. К. Токарев наблюдал одни и те же элементарные популяции кильки с 27 июня по 11 августа 1945 г. в районе п-ова Мангышлак в Каспийском море. 11 августа наблюдения за группировками кильки были прекращены ввиду окончания полевых исследований.

Д. В. Радаков наблюдал за одними и теми же элементарными популяциями воблы в течение 19 дней. Наблюдения прекращены из-за окончания экспедиции. В другом районе он проводил наблюдения за одними и теми же группами воблы в течение месяца.

Нам неоднократно приходилось наблюдать за одними и теми же группами воблы в Северном Каспии в течение двух и более месяцев. Так, например, в районе Средней Жемчужной банки группировка воблы «15,5» (первоначальная мода) прослежена в течение двух месяцев, а группировка А, составленная из воблы меньших размеров, в течение трех месяцев.

В этих и других случаях наблюдения велись с перерывами, но возвращаясь в район наблюдений, мы неизменно находили «своих» рыб, группировки которых были закартированы ранее. Вообще в практике наших исследований не было ни одного случая потери ранее обнаруженной группировки, если за ней устанавливалось наблюдение. Так, при повторных рейсах мы безошибочно находили те группировки воблы, за которыми следили.

Н. И. Чугунова использовала длительное наблюдение за элементарными популяциями воблы для непосредственного исследования роста рыб в связи с условиями нагула. Она установила, что рыбы различных группировок воблы часто хорошо различаются между собой по биологической структуре чешуи. Термином «биологическая структура чешуи» автор называет «совокупность тех образований на чешуе, которые связаны с биологией рыбы: четкость годовых колец, различного типа добавочные кольца, ширина склеритов, нерестовые кольца и т. п.» (Чугунова, 1951).

Исследуя биологическую структуру чешуи разных группировок воблы, Н. И. Чугунова нашла, что чешуя воблы из группировки, наблюдавшейся в районе о-ва Чистая банка, имела четкие годовые кольца, тогда как на чешуе воблы из группировки района о-ва Тюльевого годовые кольца были слабо выражены и с большим числом беспорядочно расположенных добавочных колец. Чешуя воблы группировки «15,5» на третьей годовой зоне роста имела почти всегда резкое добавочное кольцо, чего не наблюдалось у воблы других группировок. «Неоднократно, — пишет автор, — отмечались и другие случаи, когда группировки удавалось различить по биологической структуре чешуи, что часто помогало разобраться в принадлежности некоторых проб к той или иной группировке».

В результате таких сравнений биологической структуры чешуи автор делает следующий вывод: «Однообразие биологической структуры чешуи воблы в группировке заставляет предполагать: 1) что рыбы жили в данной группировке первые — 2—2½ года вместе в одних условиях, которые отразились на их росте, а вместе с тем и на чешуе и 2) что группировки в большей или меньшей степени были привязаны в эти первые годы к одним и тем же районам откорма».

Таким образом, биологическая структура чешуи, отражающая условия существования рыбы, оказалась хорошим признаком для различения группировок.

ровок воблы: она сходна у рыб одной группировки и различна у рыб разных группировок. На этом основании Н. И. Чугунова делает правильное предположение о совместной жизни рыб в группировках по крайней мере в течение первых двух лет.

Интересно в связи с рассматриваемым вопросом напомнить также данные, которые мы привели выше, о темпе роста кильки в различных группировках, выявленном путем обратного расчисления длины рыб по чешуе. Оказалось, что темп роста кильки различных группировок был неодинаковым в течение всей жизни рыб и сходным в пределах группировки. Это бесспорно указывает на то, что рыбы в группировке жили долго вместе в одних и тех же условиях.

Наконец, имеются прямые данные, основанные на результатах мечения рыб, говорящие о том, что рыбы, помеченные и выпущенные вместе, были пойманы вместе через год, два и более (Константинов, 1960 и др.).

Все изложенные данные позволяют говорить о том, что элементарные популяции рыб являются устойчивыми и существуют длительное время. Если основываться на данных Н. И. Чугуновой, то можно сказать, что элементарные популяции воблы существуют в течение, по крайней мере, двух первых лет жизни.

Чем же объясняется длительность существования элементарных популяций, чем связаны рыбы одной и той же группировки, почему элементарная популяция не распадается?

С точки зрения физического сходства рыб в стае, о которой мы говорили выше, не может быть объяснена ни устойчивость косяка, ни его обособленность от других косяков иного состава рыб. Во время питания и в период зимовки рыбы передвигаются иначе, чем в период миграции. Косяки нагуливающих рыб часто останавливаются на кормовом пятне, а косяки зимующих рыб иногда длительное время неподвижны. А. Г. Кагановский и другие авторы по форме косяков рыб различают движущийся косяк от неподвижного и отмечают много случаев, когда косяки бывают неподвижными или малоподвижными. Но что же удерживает рыб вместе в таком малоподвижном косяке, почему они не смешиваются с соседними косяками рыб с иным составом? С точки зрения подбора рыб в косяках по мышечной силе это мало件нятно.

Единственным объяснением нахождения рыб в косяке может быть наличие между рыбами непосредственного контакта. В силу инстинкта стаинности рыбы связаны между собой либо при помощи зрительного контакта, либо посредством химического, тактильного или иного контакта. Но для этого им не обязательно подбираться по мышечной силе. Такая связь должна вести не к обособлению соседних косяков рыб одного и того же вида, а наоборот, к слиянию их.

Несмотря на то что А. Г. Кагановский, с нашей точки зрения, неправильно объяснил обособленность скоплений косяков, его работа явилась одной из нервных, наиболее полно осветившей вопрос о внутривидовых группировках рыб, меньших чем стадо. Хотелось подчеркнуть безусловную ценность исследований этого автора в области рассматриваемой проблемы.

Однако целостность элементарной популяции с точки зрения непосредственного контакта рыб объяснить не удастся, так как в разреженной популяции рыбы могут быть удалены одна от другой на такое расстояние, когда непосредственный контакт между ними затруднен. Что же определяет целостность элементарной популяции в таких случаях? Почему и после того, как рыбы элементарной популяции разойдутся поодиночке, эта биологическая группа не теряет своей целостности?

Очевидно, между рыбами одной и той же элементарной популяции существует связь более прочная и длительно действующая, чем связь при помощи непосредственного контакта. Такой связью является **экологическая общность рыб элементарной популяции, в основе которой лежит одинаковая реакция**

всех особей на изменение внешних условий в силу физиологической однородности.

Благодаря экологической общности не только сезонная, но и суточная ритмика жизнедеятельности рыб одной и той же элементарной популяции одинаковы. Этим и объясняется единство поведения всех рыб популяции даже в том случае, если они не находятся в стаях. Отсюда становится понятной и та обособленность косяков рыб, которую обнаружил А. Г. Кагановский. Однако эта обособленность не является абсолютной. Отдельные стаи разных элементарных популяций могут временно смешиваться между собой. Таким образом, целостность элементарной популяции получает достаточно ясное, как нам кажется, объяснение.

Чем же объясняется, что целостность элементарной популяции сохраняется длительное время?

В свете изложенных данных такой вопрос не представляет затруднений. Скорее представил бы большее затруднение вопрос о том, почему рыбы, живущие вместе, т. е. в одинаковых условиях, и находящиеся в одном и том же физиологическом состоянии, могут разойтись? Если изменяются условия, в которых живет элементарная популяция, то они оказывают одинаковое действие на физиологически однородных рыб, и последние будут изменяться в одном и том же направлении.

Итак, целостность элементарной популяции, находящейся даже в разреженном состоянии, объясняется физиологическим сходством рыб, ее составляющих.

Однако целостность и устойчивость элементарной популяции во времени отнюдь не является абсолютной.

Рассматривая вопрос о длительности существования группировок воблы Северного Каспия Н. И. Чугунова предполагает, что в исследованных группировках воблы рыбы жили вместе первые 2—2,5 года. Делая такой вывод, автор тем не менее замечает следующее: «Такое заключение о совместной жизни рыб в группировке несколько нарушается изучением нерестовых колец. Нерестовые кольца на чешуе воблы в разные годы имеют не одинаковый вид. Наиболее четки нерестовые кольца, в виде резкого черного выпуклого склерита на задней части чешуи, разделенного на маленькие дугообразные участки. К этому склериту нередко примыкает еще бесструктурная блестящая полоска. Такие нерестовые кольца (особенно отчетливо они бывают выражены у самцов) определяются легко и без сомнений. Но все эти признаки могут быть проявлены с разной степенью четкости, от очень хорошей до почти полного исчезновения... Разная форма нерестовых колец зависит, вероятно, от особенностей условий нерестового периода. Эти связи еще не открыты, но в будущем тип нерестового кольца на чешуе позволит узнавать условия нереста так же, как мы сейчас при помощи обратных расчислений по чешуе судим о росте рыбы в прошлом. Хотя вопрос о нерестовых кольцах у воблы до конца не разработан, но уже и сейчас определилось, что в группировке очень часто имеются рыбы с разным числом нерестовых колец, хотя и сходные по другим признакам. Это показывает, что нередко вобла перегруппировывается после нереста, чем нарушается первоначальное биологическое единство группировок» (Чугунова, 1961).

На основании этого можно считать, что в элементарных популяциях воблы состав рыб не является пожизненным, так как после нереста нередко происходит перегруппировка рыб. Однако почему вобла перегруппировывается и в какой степени, автор не указывает. Интересно было бы иметь данные, которые хотя бы показывали в группировке процент встречаемости рыб с разным числом нерестовых колец.

Надежным признаком, указывающим на степень перегруппировки состава рыб в элементарных популяциях, является число годовых колец на чешуе. Если мы обратимся к возрастному составу рыб в элементарной популяции, который определен по годовым кольцам на чешуе, то и без нерестовых колец будет ясно, что существует перегруппировка состава рыб в элементарной популяции.

Мы уже приводили данные о возрастном составе рыб в элементарной популяции. Элементарная популяция воблы в районе Белинского банка не была разновозрастной (табл. 8), она включала рыб трех возрастов: четырех-, пяти- и шестилеток, однако 71—76% рыб были одного возраста (пятилетки). Поэтому можно сказать, что элементарная популяция, состоящая в основном из рыб пятилетнего возраста, изменила свой состав на 29—34%. Иными словами, в течение пяти лет в группировке воблы состав изменился на 34%.

В группировках кильки, наблюдавшихся А. К. Токаревым в районе п-ова Мангышлак, 90% рыб составляли двухлетки, остальные были трехлетки. В этом случае перегруппировка состава кильки в течение двух лет произошла только на 10%.

А. К. Токарев наблюдал и полностью разновозрастные стаи. Так, например, в группировке кильки, обнаруженной 4—5 июня 1948 г. (станции 23 и 24), все 100% рыб были двухлетками.

В табл. 17 мы приводили данные о возрастном составе каспийской кильки в элементарных популяциях в период нереста. В уловах резко преобладали двухлетки (от 70 до 84%).

В группировке «19,5» (табл. 28) перегруппировка рыб составила наибольший процент. Рыб одного возраста оказалось около 50%.

Таблица 28

Возрастной состав воблы в группировке «19,5» (по Д. дакову)

| Станции | Возраст, % | | | | Всего рыб в пробе, шт. |
|---------|------------|--------------|-----------|------------|------------------------|
| | трехлетки | четырёхлетки | пятилетки | шестилетки | |
| 282 | 0 | 31 | 57 | 12 | 100 |
| 151 | 2 | 34 | 51 | 13 | 100 |

Таким образом, совершенно очевидно, что состав рыб в элементарных популяциях меняется, и весьма вероятно, что он начинает меняться с момента первого нереста, по крайней мере у воблы. Однако несомненно и то, что в элементарной популяции всегда преобладают рыбы одного и того же возраста.

Теперь постараемся представить себе, почему изменяется состав рыб в группировке. Причина станет понятной, если мы вспомним, что рыбы в элементарных популяциях не абсолютно сходны.

Анализ признаков, характеризующих физиологическую однородность элементарной популяции, показывает, что все признаки количественно изменяющиеся, могут быть представлены вариационным рядом или вариационной кривой, в которых ясно выражено преобладание рыб какого-либо класса вариационного ряда. Это преобладание и отражает «лицо» элементарной популяции и является типичным ее свойством. Чем больше уклоняются отдельные рыбы по своим признакам от этого преобладающего среднего класса, тем слабее они связаны с данной элементарной популяцией. В зависимости от условий, в которые попадают рыбы, связь их с популяцией может то усиливаться, то ослабевать.

Предположим, что мы имеем две элементарные популяции хамсы в период нагула, которые находятся или по соседству, или даже на одном и том же месте, значительно смешавшись. Одна популяция раньше стала нагуливаться и коэффициент упитанности у рыб этой популяции выше, чем у рыб другой популяции, только что начавшей нагуливаться. Среди рыб первой популяции (так же как и второй) рыбы не все одинаково упитаны. Большинство имеет одинаковую упитанность (они представлены в середине

вариационного ряда), но какая-то часть рыб популяции упитана слабее всех (эти рыбы представляют в нашем вариационном ряду крайнюю левую вариацию). Если этим рыбам к тому же достанутся участки с малым количеством корма, то темп накопления жира у них будет отставать от темпа накопления у большинства других рыб своей популяции. Когда большинство рыб закончит период нагула и начнет уходить из Азовского моря на места зимовки в Черное море, то уклонившиеся от нормы рыбы будут продолжать нагул на местах кормежки и останутся с рыбами второй популяции, присоединившись к ней.

Именно так, возможно, и происходит обмен составом рыб между элементарными популяциями. Но обмен составом происходит не за счет основного ядра популяции, представленного действительно одинаковыми рыбами, а за счет крайних вариантов, конечно, в том случае, если рыбы, составляющие основное ядро популяции, будут находиться в одинаковых условиях. Такая перегруппировка чаще всего происходит в переломный период жизни рыб и, как правило, связана с периодом миграции.

Перегруппировка состава может происходить, вероятно, и за счет правых крайних уклонений. Если рыбы, по своим признакам уклонившиеся в правую (положительную) сторону от модального класса вариационного ряда, попадут в лучшие условия нагула и будут еще быстрее развиваться, то они еще более уклонятся в сторону от середины ряда и раньше перейдут в следующую стадию жизненного цикла и, несомненно, оторвутся от своей элементарной популяции.

Наше предположение о причине изменения состава рыб в элементарной популяции основано на следующих наблюдениях. В Азовском море наряду с крупными скоплениями хамсы наблюдались также и одиночные рыбы. Иногда эти одиночные, или, как мы их называли, блуждающие рыбы, попадались в качестве очень небольшой примеси в уловах рыб другого вида или же ловились отдельно, но эти уловы хамсы отличались двумя признаками: во-первых, уловы в таких случаях никогда не бывают большими и, во-вторых, состоят из хамсы различного биологического состояния. На участке моря, где мы встречали таких блуждающих рыб, нельзя было найти поблизости элементарной популяции или какого-либо скопления хамсы.

Блуждающие рыбы в период миграции чаще всего были слабо упитаны и заметно, по внешнему виду, отличались от тех, которые выходили в это время из Азовского моря. Наиболее часто блуждающие рыбы встречались глубокой осенью, когда миграция хамсы из Азовского моря в Черное море закончилась или была близка к окончанию.

Так, например, глубокой осенью 1939 г. в районе г. Бердянска обнаружена в траловых уловах (!) хамса вместе с бычками. Рыбы были очень истощены, чрезвычайно вялы, их половые продукты находились на VI стадии зрелости. Развитие этих рыб настолько запоздало, что они продолжали оставаться в Азовском море в то время, как остальная хамса ушла уже в Черное море.

Эти факты бесспорно свидетельствуют о том, что известная, вероятно, небольшая часть рыб, отстает по физиологическому развитию от своих собратьев по популяции и покидает ее. Блуждающие рыбы являлись большей частью хорошим показателем того, что поблизости не могло быть взято хороших уловов рыбы.

Итак, между элементарными популяциями, находящимися по соседству, может происходить обмен состава за счет крайних вариантов физиологического сходства. Когда Томпсон (D'Arcy Thompson, 1926) заметил, что в одном косяке однородных рыб находились рыбы разного возраста, то он усомнился в правильности определения возраста по чешуе, так как не мог понять, каким образом в одной стае могли оказаться рыбы разного возраста. В свете данных об элементарных популяциях ясно, что рыбы подбираются в конечном счете не столько по возрасту, сколько по физиологическому состоянию. Однако основной состав рыб в элементарной популяции имеет один и тот же возраст.

Заканчивая рассмотрение вопроса о длительности существования элементарной популяции, о ее целостности и динамике состава, мы приходим к заключению, что элементарная популяция в основном своем составе является группировкой, существующей долгое время и изменяющейся за счет крайних вариантов состава. Благодаря длительному существованию элементарной популяции в неизменном основном составе можно долго наблюдать за ней, и тем самым она может быть исходным объектом для эколого-ихтиологических исследований.

Очень важным является вопрос о перегруппировке элементарных популяций на местах размножения. К сожалению, до сих пор нам не удалось провести наблюдений, позволяющих достаточно определенно судить об этом. На основании работы Н. И. Чугуновой (1951) можно предположить, что происходит некоторая перегруппировка, например, в элементарных популяциях воблы на местах нереста.

Совершенно ясно, что те элементарные популяции, которые состоят преимущественно из самцов или из самок, должны смешиваться на местах размножения. Очевидно, отдельные элементарные популяции воблы, состоящие почти сплошь из самцов, должны задерживаться на местах размножения по крайней мере до тех пор, пока на эти места не подойдут другие элементарные популяции, которые состоят преимущественно из самок. Факты задержки самцов воблы на местах размножения известны и имеют биологически важное значение, как и другие особенности элементарных популяций. Вопрос о биологическом (приспособительном) значении элементарных популяций настолько важен, что мы рассмотрим его в специальной главе.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Фактический материал, приведенный в настоящей главе, прежде всего свидетельствует о том, что биологическая сущность элементарных популяций рыб в значительной мере определяется обладанием каждой из них своим сезонным ритмом жизнедеятельности.

В пределах популяции данного подвида или данного стада имеются элементарные популяции как с наиболее ранним сезонным ритмом жизнедеятельности, так и с наиболее поздним, а также элементарные популяции, обладающие всеми промежуточными сроками проявления того или иного сезонного ритма, будь то ритм миграции на зимовку, ритм размножения и др.

Именно различие в сезонных ритмах жизнедеятельности обособляет каждую элементарную популяцию, определяя ее биологическую индивидуальность. По развитию физиологических признаков можно отличить одну элементарную популяцию от другой.

В настоящей главе мы рассмотрели также фактический материал, доказывающий устойчивость элементарных популяций во времени и в пространстве. Особи одной и той же элементарной популяции существуют совместно годы. Длительные наблюдения за одними и теми же элементарными популяциями, одинаковая биологическая структура цеппы у рыб одной и той же элементарной популяции, длительное совместное существование рыб, установленное при вторичной поимке рыб через 2—3 года после их совместного мечения и т. д., — доказательства этого.

Было показано, что смешивание элементарных популяций не ведет к их слиянию.

Обладая различным суточным ритмом питания, элементарные популяции, смешавшиеся на местах нагула, не теряют своей индивидуальности и расходятся при наступлении переломных моментов жизнедеятельности.

Целостность элементарных популяций не является абсолютной. Элементарные популяции могут обмениваться своим составом за счет особей, являющихся крайними вариантами физиологического сходства. Поэтому элементарные популяции не являются одновозрастными.

ГЛАВА IV

БИОЛОГИЧЕСКОЕ (ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ) ЗНАЧЕНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНОЙ СЕЗОННОЙ РИТМИКИ У РАЗНЫХ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В пределах элементарной популяции все рыбы обладают одинаковым сезонным ритмом жизнедеятельности (размножения, миграции и пр.), тогда как у рыб других элементарных популяций сезонный ритм разный.

В чем же здесь усматривается приспособительное значение элементарных популяций?

Прежде всего в том, что благодаря элементарным популяциям возникает разнокачественность населения данного стада. Представьте себе, что, например, вобла в Северном Каспии или другая полупроходная или проходная рыба не имела бы такой разнокачественности, а, скажем, все рыбы созревали бы одновременно и поэтому все сразу устремлялись бы в дельту Волги на нерест. В этом случае произошло бы перенаселение на местах нереста и гибель производителей из-за недостатка кислорода. Но такого перенаселения нет и не может быть, так как в действительности ход на нерест достаточно растянут и рыбы могут поочередно использовать ограниченные места размножения, обеспечивая продолжение жизни данного подвида или стада.

Растяннутость нереста возникает благодаря тому, что рыбы живут и мигрируют элементарными популяциями, которые и определяют разнокачественность населения подвида или стада в отношении сезонной ритмики размножения. Это касается не только проходных и полупроходных рыб, но также и тех, которые мечут икру в море. Как известно, в море имеются определенные и часто строго ограниченные в пространстве ареалы размножения различных видов рыб. Они обусловлены присутствием определенных факторов (грунт, соленость, течение и пр.). У морских рыб, так же как и у проходных или полупроходных, наблюдается растянутость нереста, обусловленная неодновременным созреванием. Наличие ходовых косяков морских рыб подтверждает, что растянутость нереста связана с элементарными популяциями.

Таким образом, разноритмичность элементарных популяций и однообразная сезонная ритмика особей внутри элементарной популяции являются приспособлением, обеспечивающим популяции стада или расы наиболее «экономное» использование ограниченных в пространстве мест размножения. Виды рыб, имеющие большую численность и ограниченные места размножения, не могли бы существовать без элементарных популяций.

Необходимо заметить, что стада или экологические расы, на которые распадается подвид, часто имеют различные места размножения. У полупроходных и проходных рыб образуются еще так называемые сезонные расы и биологические группировки, имеющие аналогичное биологическое значение. Но в данном случае (у стада и рас) «очередность» размножения обеспечивается еще более тем, что она закреплена наследственно.

Сезонная разноритмичность элементарных популяций имеет еще и другое приспособительное значение. Она способствует лучшему выживанию популяции в целом в изменяющихся условиях внешней среды в период размножения.

Благодаря растянутости календарных сроков размножения различные элементарные популяции попадают в разные условия, которые из года в год сильно колеблются. Если из-за неблагоприятных условий размножения и развития гибнет потомство одних элементарных популяций, то потомство других избегает гибели, так как эти популяции попадают в иные условия.

О ПОИСКОВЫХ АМЕБООБРАЗНЫХ ДВИЖЕНИЯХ ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Многие виды промысловых рыб совершают более или менее отдаленные миграции, которые отличаются относительным постоянством во времени и пространстве. Миграции рыб давно привлекали внимание исследователей. Один из особенно интересных и загадочных вопросов — вопрос о том, как мигрирующие рыбы находят свой путь?

Если, например, у птиц зрение может играть определенную ориентирующую роль при миграциях, то роль телерецепторов, таких как зрение, у рыб ограничена. Ориентация в пространстве у одиночных рыб затруднена. В поисках жизненно важных мест они могут руководствоваться главным образом раздражителями, непосредственно соприкасающимися с телом или действующими на достаточно близком расстоянии. Тем не менее рыбы прекрасно ориентируются при передвижении на далекие расстояния.

В связи с вопросом о миграциях многие авторы изучали чувствительность рыб к внешним раздражениям. В результате этих исследований не установлена никакая-либо сверхчувствительность, которой можно было бы объяснить один из самых загадочных вопросов миграции — как рыбы, затерянные в необъятном просторе моря, с удивительной точностью попадают за сотни или тысячи миль в то место, которое является для них жизненно важным.

Очевидно, рыбы, кроме индивидуальной чувствительности, обладают еще другим приспособлением, с помощью которого обеспечивается ориентация в пространстве в период миграции на дальние расстояния. Не является ли таким приспособлением элементарная популяция?

Чтобы в этом разобраться, вернемся к рис. 5, на котором изображена элементарная популяция хамсы, вошедшая в Керченский пролив. Границы элементарной популяции четко очерчены. Нигде за пределами границ нет ни одного, даже маленького, косячка. В направленности отдельных косячков элементарной популяции и в их расположении нетрудно подметить взаимную связь в передвижении. Если отдельный косяк уклоняется в сторону от общего направления элементарной популяции, то вслед за ним направляются другие косячки. Нельзя заметить ни одного косячка, который бы двигался независимо от других или чтобы его движение не увлекало другие косячки.

На рис. 6 нет особенно крупных стай, элементарная популяция входит в пролив мелкими раздробленными косячками, но и в этом случае можно заметить взаимную ориентировку косячков. Ни один из косячков в голове популяции не ушел в сторону, все стаи движутся вслед за теми, которые вошли в пролив.

При наблюдениях с самолета за перемещением элементарных популяций в Керченском проливе мы неизменно замечали, что популяция хамсы **передвигается как одно целое**. В редких случаях можно было обнаружить оторвавшиеся от популяции стаи рыб.

Кроме биологической связи (одинаковое биологическое состояние и реакция на внешние раздражения), определяющей целостность популяции, существует и более непосредственная связь, возникающая на основе первой. Такой связью является контакт между рыбами в элементарной популяции. Какова природа этого контакта?

В результате экспериментальных исследований установлено, что контакт между рыбами в стае осуществляется как при помощи зрения, так и

путем тактильного и химического чувств (Breder, 1959; Parr, 1927, Bowen, 1932 и др.).

А. Г. Кагановский в ставных неводах неоднократно наблюдал, что дальневосточная сардина, перенесенная из ловушки на волю, «стремилась проникнуть сквозь стенку невода к оставшейся там массе рыб». То же, по его словам, отмечал и Казаев у терпуга.

Нам неоднократно удавалось наблюдать массовое направленное передвижение хамсы, атерины и кефали. В мае 1935 г. мы наблюдали ход хамсы через пролив. Судно «Академик Зернов» временно использовалось как база для экспериментальных работ с хамсой.

Весной 1936 г. судно стояло на якоре в проливе против поселка Капканы. 17 мая мы наблюдали за передвижением хамсы из Черного моря в Азовское. Рыба шла непрерывно одна за другой, в несколько слоев. Ширина популяции была такой, что не было видно границ. Рыба шла против течения со скоростью около 3 км/ч (скорость течения 18 см/сек). При взмахе сачком рыбы, проплывавшие около судна, быстро, все разом, отплывали в сторону. Движения их были равномерны, одна рыба от другой плыла примерно на расстоянии от 0,25 до 0,5 м. Мы наблюдали за передвижением рыбы больше часа, никаких отдельных стаяк не видели, движение шло сплошным потоком — проходил мощный косяк.

Примерно такая же картина наблюдалась в конце лета в Геническе. Утром мы увидели, как мимо судна из Сиваша в Азовское море выходил косяк атерины. Рыба двигалась в таком же порядке, как и хамса, и так же вела себя. Движение атерины мы наблюдали в течение часа, не дождаввшись, как и в случае с хамсой, конца.

В литературе описаны случаи массового захода хамсы в бухты. С. А. Зернов (1913) приводит случай массового захода хамсы в Балаклавскую бухту. Надо полагать, что передние косячки, попавшие в бухту, потянули за собой всю элементарную популяцию. Заполнив бухту, рыба начала гибнуть в массовом количестве.

Все эти наблюдения показывают, что как отдельные рыбы, так и отдельные косячки связаны во время миграции посредством зрительного контакта.

Роль зрения в поведении рыб в последние годы исследовалась В. Р. Протасовым и Ю. П. Алтуховым, которые показали, что стайные рыбы обладают в отличие от нестайных так называемой оптико-моторной реакцией¹ (Протасов и Алтухов, 1960). К таким рыбам относятся также и хамса. Авторы показали, что для того чтобы обусловить зрительно-двигательную реакцию, необходимо определенное число движущихся друг за другом предметов. У верховки, например, оптико-моторная реакция начинается только при восьми последовательно одна за другой движущихся полосках ширмы. Именно такая реакция связана со стайным поведением рыб. Не стайные рыбы, такие, как морской ерш, морской налим, ошибень и другие донные рыбы, не совершающие далеких миграций, не обладают оптико-моторной реакцией или она у них очень слабо выражена. Ю. П. Алтухов (1961) установил также, что рыбы различных размеров и физиологического состояния имеют различную оптико-моторную реакцию. Таким образом, совершенно ясно, что зрительный контакт имеет большое значение во взаимосвязи рыб одного косячка. Но кроме зрительного, весьма возможно предположить и другие формы контакта.

Известно, что многие рыбы живут в условиях слабого освещения или даже полного мрака, поэтому зрительная ориентация и контакт у них затруднены. Зрение рыб не входит ни в какое сравнение с остротой зрения и дальновзоркостью многих наземных животных. Между тем рыбы прекрасно ориентируются на глубине и в мутной воде, следовательно, кроме зрительного контакта и ориентации, у рыб имеются и другие формы контакта и ориентации в воде.

Наши наблюдения показали, что стаи хамсы, проходя от берега на расстоянии 200—300 м, движутся точно все время на одинаковом расстоянии,

¹ Правильней было бы сказать «оптико-моторной».

оглябая каждый мыс. Наблюдения с самолета свидетельствуют о строгой координации движения между отдельными стаями рыб, идущими на значительном расстоянии друг от друга (до 200 м). Позади идущие стаи точно следуют за передними. Такое поведение нельзя объяснить только контактом при помощи зрения или обоняния.

Мы провели следующий опыт. В большой аквариум помещали хамсу и тюльку, при этом рыбы подбирались близких размеров. В аквариуме рыбы тотчас же соединялись в стаи, причем хамса и тюлька держались в отдельных стайках, не смешиваясь. Когда в аквариум помещали ослепленную хамсу, где плавали отдельные стаи зрячих особей хамсы и тюльки, то через некоторое время ослепленная хамса присоединялась к стае хамсы. Этот опыт мы повторяли несколько раз. Если ослепленная рыба присоединялась к стае, то в большинстве случаев это была стая рыб своего вида. Из 12 случаев только в двух хамса не присоединилась ни к какой стае, а в двух присоединилась к стае тюлек.

На основании этих опытов и наблюдений за перемещением стай рыб можно предположить, что у рыб существует эхолокация. Наличием эхолокации объясняется точная координация движения сзади идущих косяков с передними. Этим, вероятно, объясняется и движение рыб вдоль линии берега на значительном от него расстоянии¹.

Эти данные говорят и о возможности целостного поведения рыб не только в стаях, но и между стаями и косяками одной и той же элементарной популяции. Целостность поведения рыб одной и той же элементарной популяции объясняется, кроме того, однородностью физиологического состояния рыб, что определяет одинаковую реакцию рыб на влияние внешних факторов. Она особенно ясно проявляется во время миграции рыб. Чрезвычайно интересно проследить поведение элементарной популяции хамсы во время хода ее из Азовского моря в Черное. Найдя Керченский пролив, хамса сможет до холода выйти из Азовского моря в Черное и там пережить зиму. Если пролив не будет найден, рыба неминуемо погибнет, застигнутая зимой в Азовском море.

Посмотрим, как хамса находит Керченский пролив?

На рис. 38 представлены карты, составленные по наблюдениям авиаразведки. В Тюмрюкском заливе авиаразведкой (рис. 38, а) обнаружена элементарная популяция хамсы. По ее расположению, а также по некоторым (трем) косякам в северо-западном углу популяции можно сказать, что популяция передвигалась или с севера на юг (как показывает стрелка) или наоборот. С направлением стрелки совпадает направление движения трех косяков, вытянутых с севера на юг.

Крупное скопление было непосредственно у берега. Оно вытянуто вдоль береговой линии. Местоположение (непосредственно у берега) скопления и его форма указывают на то, что элементарная популяция двигалась не с юга на север, а наоборот. Скопление хамсы у берега произошло вследствие остановки передних косяков и постепенного присоединения к ним сзади идущих.

То обстоятельство, что скопление вытянуто вдоль линии берега, указывает также, что хамса передвигалась с севера на юг не в линейку (косяк за косяком), а всей популяцией («колонией»). Ширина колонны должна соответствовать длине оси скопления. Передняя «шеренга» косяков остановилась и к ним постепенно примкнули задние. Это наблюдалось 8 ноября. Однако 9 ноября пятно распалось на отдельные косяки и начало расползаться во все стороны.

Это амeboобразное движение можно было заметить уже 8 ноября. Уже на рис. 38, а видно, что часть косяков потянулась на восток, а другая часть начала вытягиваться на запад, как бы нащупывая выход из тупика. 9 ноября часть популяции почти дошла до пролива, а восточная часть популяции

¹ Конечно, здесь возможны и другие формы контактов, например при помощи хеморецепции.

вплотную подошла к восточному берегу. К сожалению, туман закрыл остальную часть популяции. Но судя по основанию, «хвост» популяции распространялся и в северо-восточном направлении, может быть вплоть до Ачуева. 13 ноября часть популяции вошла в пролив, однако некоторая часть косяков прошла мимо пролива, что видно как по общему расположению косяков, так и по направлению движения некоторых крупных косяков. Один из них, дойдя до берега, повернул в сторону соседних косяков, которые двигались, как показывает их форма, с северо-востока на юго-запад.

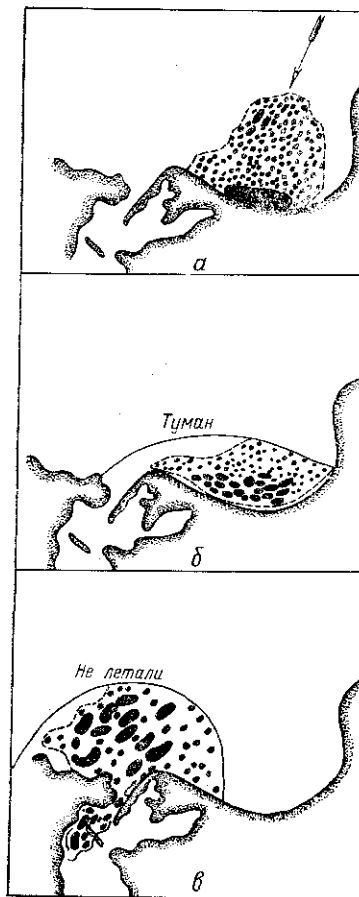


Рис. 38. Амeboобразное (поисковое) передвижение элементарной популяции хамсы в Азовском море по наблюдениям авиаразведки в ноябре 1940 г.: а — 8 ноября; б — 9 ноября; в — 13 ноября.

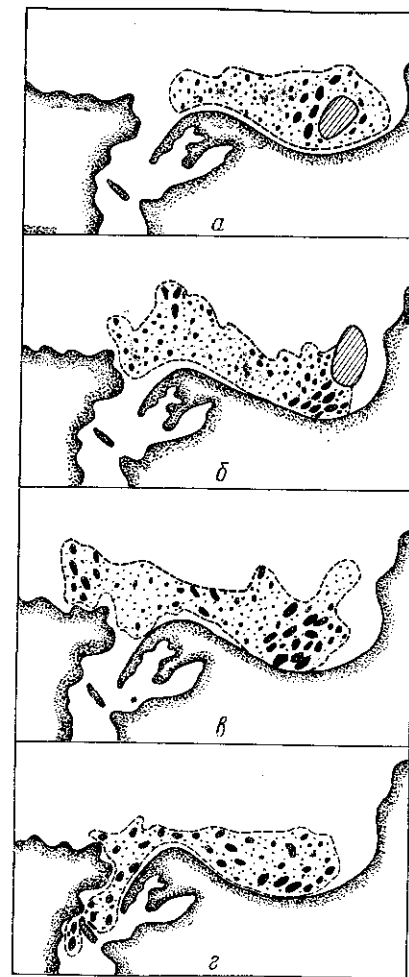


Рис. 39. Амeboобразное (поисковое) передвижение элементарной популяции хамсы в Азовском море по наблюдениям авиаразведки в ноябре 1940 г.: а — 17 ноября; б — 18 ноября; в — 19 ноября; г — 20 ноября.

Рассмотрим другую серию карт (рис. 39). Популяция, упершись в берег, расплывается в разные стороны как бы в поисках пролива (рис. 39, а). 18 ноября (рис. 39, б) часть популяции достигла предпроливного пространства, однако ни один косяк еще не попал непосредственно в пролив, многие косяки этой части популяции миновали пролив.

19 ноября (рис. 39, в) часть косяков еще более удалилась от пролива, двигаясь в северо-западном направлении, и только один маленький косяк попал непосредственно в пролив и вышел на черноморское течение. Этого было достаточно, чтобы на следующий день, 20 ноября (рис. 39, г), уже были втянуты в пролив все косяки, которые 19 ноября прошли мимо пролива на север. Теперь наметилось общее движение популяции в пролив.

Если бы рыбы, которые 19 ноября уклонились от пролива на север, не были связаны с элементарной популяцией, то в пролив они, вероятно, никогда бы не попали. Находясь в элементарной популяции, эти рыбы, естественно, пойдут, в конце концов, туда, куда пойдет вся популяция.

Действительно, в период миграции рыбы связаны между собой посредством зрительного, а может быть, и иного контакта. Поэтому, если какая-нибудь стая перестала блуждать, а начала двигаться ориентированно, попав в черноморское течение, то она будет уходить от соседней стаи, тем самым увлекая за собой и ее. Последняя, получив ориентированное движение, удалится от своей соседней стаи и также увлечет ее за собой и т. д. Так, рыба за рыбой, стая за стаей! получают ориентированное движение и пойдут в том же направлении, в каком пошла первая стая, попавшая в черноморское течение, что мы и наблюдали.

В случае, когда крайние стаи передвигаются в разных направлениях, причем часто меняют их, что происходит при отсутствии ориентирующего фактора, получается амебообразное поисковое движение элементарной популяции, которое влечет за собой рассеяние стай. При таком движении элементарная популяция растекается во всех направлениях и, захватывая большую площадь, всегда найдет нужный ей путь и попадет в область «знакомых сигналов», т. е. в область действия таких факторов, которые непосредственно связаны с миграционным безусловным рефлексом, являясь ориентирами миграционного пути¹.

Такое амебообразное поисковое движение элементарной популяции является тем приспособлением, благодаря которому рыбы легко и безошибочно находят свои миграционные пути, ведущие к жизненно необходимым местам. Без элементарной популяции не только одиночные рыбы, но и большие стаи хамсы, двигаясь обособленно, никогда не могли бы попасть в пролив.

Следовательно, чем больше элементарная популяция, тем легче ей найти миграционный путь. Может возникнуть вопрос, в чем же заключается биологическая целесообразность дробления стада рыб на элементарные популяции, ведь если бы двигалось все стадо целиком, то нахождение миграционных путей было бы еще более облегчено?

Разрастание элементарной популяции до размеров стада биологически не было бы полезным, так как кормовые площади и места нереста ограничены в пространстве. В период нагула или нереста рыбы не сосредотачиваются на одном каком-либо кормовом пятне или нерестовом участке, а распределяются более или менее равномерно по всему нагульному или нерестовому ареалу.

Если бы вся популяция вида или подвида, населяющая какой-либо водоем, представляла собой одно целое в отношении поведения и передвижения и вела себя так же, как и рыбы одной и той же элементарной популяции, то на местах питания и нереста образовались бы огромные скопления рыб. На такие ограниченные участки не хватило бы ни пищи, ни кислорода, что привело бы популяцию к гибели.

¹ В рассмотренном случае одним из таких ориентирующих факторов является черноморское течение из Керченского пролива.

Мы уже подробно останавливались на том, как благодаря элементарным популяциям поочередно используются рыбами ограниченные места размножения. Теперь перейдем к не менее важному вопросу о том, как достигается наблюдаемое в природе относительно равномерное распределение рыб внутри ареала подвида или стада на местах питания.

РОЛЬ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В РАВНОМЕРНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ВСЕГО НАСЕЛЕНИЯ СТАДА ИЛИ ПОДВИДА В ПРЕДЕЛАХ НАГУЛЬНОГО АРЕАЛА

Равномерное распределение всего населения подвида в пределах ареала имеет огромное значение для данной популяции любого вида животных и растений. И действительно, в экологии все более и более глубоко вскрываются законы «населения», о которых Ф. Энгельс писал: «...организмы в природе также имеют свои законы населения, еще почти совершенно не исследованные: установление их несомненно будет иметь решающее значение для теории развития видов»¹.

В экологии животных Н. П. Наумов, хорошо и достаточно полно показал, что виды животных имеют свою внутреннюю структуру. Особенно интересной представляется мне глава 13, в которой автор рассматривает образ жизни животных и потребность в территории. При одиночном и одиночно-семейном образе жизни имеются достаточно определенно очерченные охотничьи участки у птиц, соболей, волчьих выводков, полевых мышей, тушканчиков и других животных. К сожалению, автор почти не касается примеров распределения рыб, вероятно потому, что в ихтиологии эта проблема очень мало освещена.

Такое равномерное распределение нагульного ареала имеет большое приспособительное значение для процветания популяции вида в целом так как при наличии такой структуры исключено перенаселение и обеспечивается наиболее полное использование жизненных ресурсов для существования вида. Что было бы, если бы отсутствовала такая структура, а имело бы место беспорядочное распределение особей или группировок? При таком случайном характере распределения популяция вида не использовала бы имеющихся ресурсов и была бы обречена на вымирание.

Рыбы, конечно, не представляют исключения. Политипические виды рыб, как мы уже указывали, имеют свою структуру. В пределах ареала вида имеются обособленные ареалы подвигов, а в пределах ареала подвигов обитают рыбы, сгруппированные в отдельные биологически обособленные группировки — стада или экологические расы, каждая из которых использует свой район ареала подвида. Обыкновенно эти стада и называют по той части ареала подвида, который они используют. Если это подвид *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.), то в пределах его ареала (Каспийского моря) имеется несколько стад, а именно, северо-каспийское, туркменское, куринское. В пределах ареала стада рыбы распределяются также не беспорядочно. Закономерное распределение возрастных групп камбалы отметил В. Гарштанг (1909)² и т. д.

В течение июля и августа 1946 г. мы исследовали в Северном Каспии распределение возрастных групп воблы. Оказалось, что внутри ареала северо-каспийского стада воблы существует закономерное распределение возрастных групп. Установлено, что в 1946 г. в западной половине Северного Каспия, не считая сеголетков, находились только две из шести возрастных групп: вобла рождения 1945 г. (1+) и 1944 г. (2+).

На рис. 40 указаны границы распределения отдельных поколений воблы: две возрастные группы располагались в разных зонах западной половины Северного Каспия и пространственно были обособлены одна от другой в

¹ Ф. Энгельс. Анти-Дюринг. Госполитиздат, 1957, с. 66.

² По Н. П. Наумову, 1960.

большей части своих ареалов. Другие возрастные группы находились в восточной половине Северного Каспия. Их распределение мы подробно не исследовали, поэтому на карте оно указано ориентировочно.

Следует заметить, что сеголетки встречались по всему ареалу стада, это очень важно отметить для уяснения общей закономерности распределения рыб внутри ареала стада.

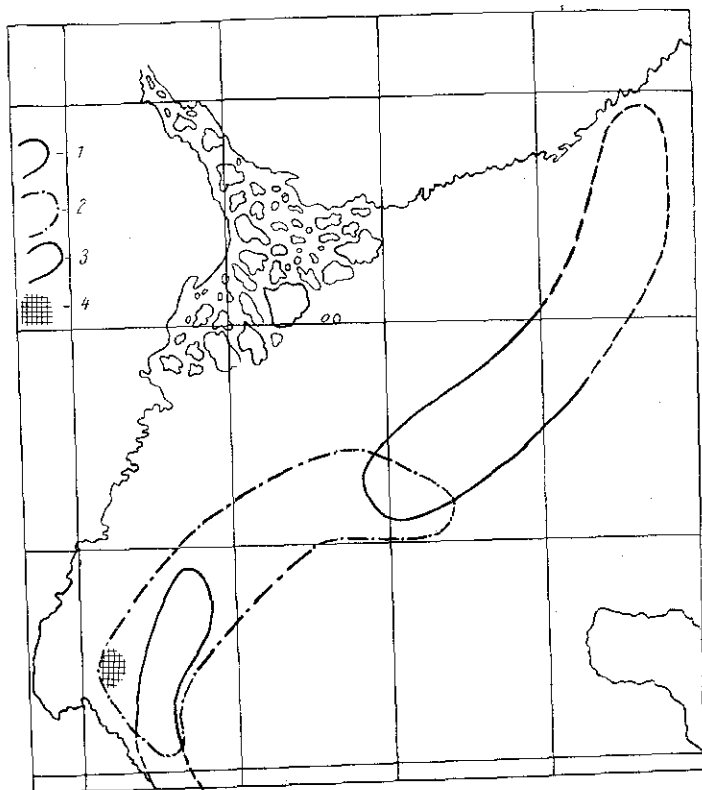


Рис. 40. Распределение поколений воблы в западной половине Северного Каспия:

1 — поколение 1945 г. (1+); 2 — поколение 1944 г. (2+); 3 — поколение 1943 г. (3+); 4 — рыбы разного возраста (старше трех лет).

Возрастная группа, особенно младших поколений, состоит из многочисленных особей, и нам теперь известно, что внутри ареала возрастной группы особи тоже не распределяются беспорядочно, а образуют элементарные популяции. Изучая распределение воблы в Северном Каспии в связи с возрастом, мы исследовали распределение рыб также и в пределах ареала возрастной группы и обнаружили определенную закономерность распределения элементарных популяций. В районе о-ва Тюлений и Чистой банки в пределах ареала трехлетков воблы выявлено до 10 элементарных популяций — полный набор элементарных популяций с модальными классами линейных размеров от 14,5 до 20,5 см.

Интересно отметить, что этот набор дублируется по районам. Так, в районе о-ва Тюлений — Главной банки имеются элементарные популяции воблы с модальными классами 15,5; 17,5; 18,5; 19,5 и 20,5. В районе Чистой банки этот набор почти повторился: 16,5; 17,5; 18,5 и 19,5. Однако в одноименных (по модальному классу) элементарных популяциях рыба была различна по упитанности, половой зрелости, половому составу и по структуре чешуи. Следует заметить, что говоря о возрастной группе, мы имеем дело все же не совсем с чистой возрастной группой. В любом улове примешиваются в том или ином количестве рыбы разных возрастов. Строго говоря, только о сеголетках можно сказать, что они являются чистой возрастной группой. Чем старше рыба, тем больше к ней примешивается рыб другого возраста. О причинах такой примеси уже говорилось. И несмотря на это, все же можно говорить о закономерном распределении рыб по возрастным группам, так как в том или ином участке ареала мы находим преимущественно рыб определенных возрастов. На рисунках 8, 9 и 10 мы отчасти показали распределение одного такого набора популяций в районе Белинского банка. В западной части Северного Каспия располагалась наиболее мощная возрастная группа, которая и была разбита не только на элементарные популяции, но и на «наборы» элементарных популяций.

Итак, исследования каспийской воблы, как впрочем и азовской хамсы, показали, что рыбы распределены не беспорядочно, а образуют «наборы» элементарных популяций с непрерывным рядом модальных классов линейных размеров, характеризующим состав рыб в элементарных популяциях. Сеголетки также распределяются в пределах своего ареала не беспорядочно, а образуют элементарные популяции.

Как же возникает такой удивительный порядок распределения рыб внутри ареала?

Прежде всего этот порядок достигается соподчинением различных внутривидовых популяций. Равномерное распределение особей подвида *R. rutilus caspicus* (Jak.) достигается тем, что этот подвид распадается на три стада, каждое из которых занимает свой ареал. Этим самым популяция подвида рассредоточивается по Каспийскому морю равномерно, используя все доступные для жизни воблы районы Каспия. Эти районы не перенаселяются, так как каждое стадо приспособлено к своему ареалу и не переходит в ареалы других стад.

Но и в пределах стада ареал заселяется равномерно благодаря наличию внутри стада биологических группировок в виде возрастных популяций, живущих относительно обособленно одна от другой. Возрастные популяции, вероятно, не имеют строго постоянных участков обитания. Из года в год они несколько меняются, однако взаимное расположение их, по крайней мере у воблы в Северном Каспии, остается постоянным. Младшие возрастные группы находятся дальше от берега, на более глубоких местах, а старшие располагаются ближе к берегу, что объясняется разными требованиями рыб, находящихся на разных стадиях развития, к окружающим условиям. Естественно, что если для возрастной группы существует такое относительно постоянное в распределении внутри ареала стада, то для особей, составляющих возрастную группу, распределение ежегодно меняется по мере перехода их из одной возрастной группы в другую. Следует заметить, что обособленность возрастных популяций в пространстве относится к периоду нагула рыб.

Таким образом, равномерное распределение многочисленных особей популяции стада достигается тем, что стадо состоит из возрастных популяций, которые не перемешаны в беспорядке, а обособлены на местах размножения и питания.

Подобная равномерность распределения не могла бы существовать, если бы возрастная популяция в свою очередь не распалась на еще меньшие биологические группы — элементарные популяции. Как же осуществляется равномерное распределение особей внутри ареала стада благодаря элементарным популяциям?

Элементарная популяция в силу экологического сходства особей ведет себя как одно целое, и особи, ее составляющие, живут и передвигаются вместе. Если элементарная популяция, передвигаясь, например, в поисках пищи, подойдет к другой элементарной популяции, которая не передвигается, то, вероятно, произойдет следующее: передние стаи подошедшей популяции остановятся, что вызовет остановку сзади идущих стай и последующих. Поэтому подошедшая элементарная популяция не проникнет целиком в первую, а расположится рядом. Именно так достигается равномерное распределение элементарных популяций всей возрастной группы. Элементарные популяции распределяются одна подле другой таким образом, что и в море сохраняется пространственная обособленность группировок и равномерное их распределение. Высказанное предположение основано на наблюдениях за распределением и поведением элементарных популяций молоди воблы и леща, сделанных А. Н. Паюсовой, а также и на том основании, что в многочисленных случаях наблюдаемых нами популяции в течение длительного времени, находясь рядом, сохраняют взаимное расположение, не смешиваясь и не проходя одна через другую.

А. Н. Паюсова (1965) специально исследовала этот вопрос и обнаружила, что в пределах элементарной популяции молоди леща и воблы процент зараженности особей метазеркариями различен в головной, средней и хвостовой части популяции. Такой же порядок зараженности сохранялся и после того, как элементарная популяция, находившаяся в авандельте Волги, была там обнаружена повторно во время передвижения ее с севера на юг. Следовательно, за время между наблюдениями внутри элементарной популяции не произошло существенных изменений в отношении распределения особей. Такие наблюдения велись несколько раз с интервалами в несколько дней. В авандельте Волги элементарные популяции молоди медленно передвигаются на юг, задерживаясь на богатых кормовых участках. Из дельты в это время выходят все новые и новые элементарные популяции, образовавшиеся из скатившейся молоди. А. Н. Паюсова показала, что если эти вышедшие из реки популяции встречают на своем пути другие популяции, то они не проходят мимо них или через них, а останавливаются, не смешиваясь с ними. Такие элементарные популяции, вновь пришедшие в авандельту, А. Н. Паюсова наблюдала часто и все они сохраняли свою индивидуальность.

Взаимное расположение элементарных популяций молоди всегда сохраняется. Правда, в том случае, когда вновь появившаяся элементарная популяция присоединяется к популяции с таким же составом рыб, то она образует с этой популяцией одно целое. Такие случаи А. Н. Паюсова отмечает, но они относятся к периоду образования элементарных популяций.

Все это говорит об обоснованности нашего предположения о том, как возникает порядок в распределении рыб в пределах ареала возрастной группы.

Таким образом, благодаря наличию элементарных популяций в период питания достигается наиболее полное использование населением подвиды или стада ареала и исключено перенаселение отдельных ограниченных участков моря в пределах ареала вида. Благодаря эластичности структуры самой элементарной популяции исключена также возможность перенаселения отдельных кормовых пятен в период нагула; в зависимости от условий элементарная популяция может образовать одну сплошную стаю, разбиться на отдельные многочисленные стайки или совсем не образовывать стай, а находиться в максимально возможном разреженном состоянии. Эта подвижность структуры дает возможность особям элементарной популяции равномерно распределяться в пределах отдельных кормовых пятен (Лебедев, 1950).

Благодаря элементарным популяциям образуется и структура стада. Элементарные популяции являются теми кирпичиками или клетками, из которых складывается структура популяции стада, а в конечном счете и вида. Это и было дополнительным основанием назвать биологическую группировку элементарной, так как она является элементом структуры вида, который

уже более не распадается на другие элементарные биологические группировки, это самая элементарная биологическая группировка.

Но можно ли считать, что элементарная популяция не распадается ни на какие биологические группы, если сама элементарная популяция может состоять из многочисленных стай и косяков рыб, и каково соотношение между явлениями стайности и элементарной популяцией? Этот вопрос мы рассмотрим в дальнейшем.

О РАСПРОСТРАНЕННОСТИ ЯВЛЕНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

В предыдущих разделах настоящей главы мы рассмотрели вопрос о биологическом (приспособительном) значении элементарных популяций рыб и показали, что эти биологические группировки имеют весьма разностороннее и глубокое биологическое значение. Виды, имеющие многочисленных особей и относительно ограниченные ареалы размножения и нагула, могут существовать только благодаря элементарным популяциям. Многие мигрирующие рыбы могут находить жизненно важные места благодаря элементарным популяциям и т. д. Так как элементарные популяции имеют такое большое приспособительное значение, они должны быть распространены среди большинства политипических видов рыб.

Прежде всего сошлемся на собственные исследования. Мы установили элементарные популяции у всех видов рыб, которые были изучены в этом отношении: у азовской хамсы, азовской тюльки, каспийской кильки, воблы Аральского моря, леща Аральского моря, белоглазки Аральского моря и др. (Лебедев, 1946). Д. В. Радаковым исследована в этом отношении вобла Северного Каспия, А. К. Токарским килька каспийская. Элементарные популяции рыб (вобла, лещ, красноперка, густера) использовались непосредственно для исследования различных процессов жизнедеятельности рыб (Новикова, 1951; Чугунова, 1951; Ионова, 1960; Паюсова, 1962). Обнаружены также и элементарные популяции морского окупи и трески Баренцева моря.

Таким образом, элементарные популяции обнаружены у самых различных политипических видов рыб и в самых различных водоемах. До сих пор существование этих группировок никем серьезно не оспаривалось. Ряд авторов подтверждает их наличие у неисследованных нами видов рыб. Так, например, П. А. Моисеев (1953) сообщает о наличии элементарных популяций у камбал дальневосточных морей.

Ю. Ю. Марти (1948), хотя и не называет обнаруженные им биологические группировки рыб в Баренцевом море элементарными популяциями и не рассматривает в связи с ними наши исследования, но ясно, что он имел дело с элементарными популяциями.

Болгарский ихтиолог Стефан А. Стоянов (1953), любезно приславший свою весьма интересную работу, сообщает в ней, что им разработан новый метод распознавания элементарных популяций черноморского шпрота. Он обратил внимание на то, что различные элементарные популяции этой рыбы отличаются по процентному содержанию в каждой пробе отдельных «мозговых типов». Некоторые морфологические изменения мозга у черноморского шпрота, как полагает автор, связаны с различными условиями, в которых возникли различные элементарные популяции. Автор, ссылаясь на нашу работу, счел возможным сохранить термин «элементарная популяция».

Во всех случаях, когда исследования вели по нашему методу, найдены элементарные популяции. Мы убеждены, что у всех политипических видов рыб, если применить наш метод исследования, описанный выше, обязательно будут обнаружены элементарные популяции.

Например, анализируя ежедневные уловы взрослой трески, Джонсон (Jonsson, 1953) и А. Ролио (1956) показали, что в случае длительного пребывания одних и тех же групп рыб в одном и том же районе, характер ва-

риационных кривых стойко повторяется во всех уловах, сделанных в течение 17—19 дней.

Совершенно очевидно, что авторы имели дело с элементарными популяциями трески. Сами авторы говорят о том, что они имели дело с одной и той же группировкой. Но что это были за группировки, они не пишут, не зная, очевидно, работ советских авторов, касающихся элементарных популяций.

Такое же явление однообразия состава рыб в ежедневных уловах трески наблюдали и другие авторы (Martin and Lucio, 1955; Ruivo and Quating, 1960; Rasmussen, 1954).

Закономерное распределение рыб по размерам было обнаружено у салаки Балтийского моря (Дементьева, 1954; Popiel, 1955), у камбалы (Iensen, 1962), у ряпушки озера Виннипег (Hewson, 1959), у наваги (Пробатов, 1936), у сардины (Оватори Фурия, 1953).

Несомненно, что авторы, которые описывали так называемые ходовые косяки рыб, также имели дело с элементарными популяциями (у кеты, тихоокеанской сельди, каспийских сельдей, у дунайской сельди, беломорской корюшки, обского муксуна, у осенней кеты, горбуши, голецов, атлантических сельдей, ставриды, пелагиды Черного моря). Жили (Gillis, 1949) отметил, что нерестовые косяки атлантической сельди отличаются по половой зрелости, жирности, наполнению желудков, а также количеству килевых чешуек, т. е. отличаются также, как и элементарные популяции. Косяки пелагиды, мигрирующие из Средиземного моря в Черное, по данным С. Г. Зуссер (1945), отличаются не только размерным составом рыб, но также и по упитанности рыб и половой зрелости, т. е. так же, как и элементарные популяции.

По данным Моллера и Олсена (Moller and Olsen, 1962), косяки мойвы, первыми появляющиеся у Норвежских берегов, отличаются по возрастному и половому составу, а также большей жирностью по сравнению с мойвой поздних подходов.

Все сомнительные стада, о которых мы говорили в главе I, как, например, «стада», отмеченные у анчоусовидной кильки Р. И. Маньяном, или популяции морского окуня, обнаруженные К. П. Януловым и др., возможно, также должны быть снижены до «ранга» элементарных популяций.

По данным В. М. Наумова (1958), на сравнительно небольшом участке нерестилища балтийской трески наблюдаются биологические неоднородные группировки, названные автором неопределенно «скоплениями косяков», которые отличаются по средним размерам рыб, соотношению полов, степени зрелости половых продуктов, интенсивности питания и численности рыб. В самих косяках все рыбы однородны по всем указанным признакам. На многосучной станции, сделанной на «нерестовом скоплении», можно наблюдать смену таких косяков трески. Описание этих косяков полностью соответствует элементарной популяции.

У сардины на участке шельфа в районе Такоради установлена дифференциация рыб по размерам: более мелкая рыба, размером 11—12 см, удерживается в западном секторе выступающего подводного плато, в то время как рыба длиной 12—14 см — в восточном секторе (Демидов, 1962).

Различие в размерном составе одновозрастных сельдей наблюдается даже на одной и той же глубине, но в разные часы суток: так, днем преобладает рыба длиной 31 см, а ночью — 33 см (Соловьев, 1960). В свете наших данных о разной суточной ритмике элементарных популяций ясно, что автор имел дело именно с такими популяциями. По данным И. В. Шутовой-Корж (1960), у сельди одного поколения наблюдаются разные типы роста и разновременность полового созревания.

Мы могли бы привести еще много данных, свидетельствующих о наличии биологических группировок, меньших чем раса, стадо или возрастная группа, которые по своим признакам представляют собой несомненно элементарные популяции.

Таким образом, вероятно, описанные нами биологические группировки

рыб — элементарные популяции — представляют собой явление, широко распространенное у политипических видов рыб¹.

Необходимо также заметить, что мы обнаружили у ряда видов бентических организмов биологические группировки однотипные с элементарными популяциями: у моллюсков различных видов (Лебедев, 1960; Вьюшкова, 1959) и ракообразных (Лебедев, 1961).

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

С рассмотрением вопроса о приспособительном значении элементарных популяций рыб мы закончили обсуждение биологической сущности элементарных популяций. Мы показали, что эти группировки имеют большое значение для жизни и процветания как отдельных особей, так и популяции вида и подвида в целом.

Главнейшие приспособительные стороны элементарных популяций заключаются в следующем:

1. Обладая собственным ритмом жизнедеятельности, каждая элементарная популяция использует ограниченные места размножения. Соблюдается как бы очередность в использовании этих мест и исключается их перенаселение.

2. Сезонная разноритмичность размножения различных элементарных популяций обеспечивает растянутость сроков размножения, благодаря чему молодежь, родившаяся от различных элементарных популяций, попадает в разные условия развития, которые из года в год сильно колеблются. Попадая в различные условия, молодежь в определенной своей части избегает гибели, даже в самые неблагоприятные годы.

3. Целостность поведения особей элементарных популяций объясняется одинаковым их физиологическим состоянием и является важным приспособлением, обеспечивающим безошибочное нахождение в океанах и морях жизненно важных мест в период миграции. Благодаря амебообразному поисковому движению рыбы легко находят эти места.

Амебообразное поисковое движение элементарной популяции — это приспособление, без которого отдельные рыбы или даже отдельные стаи не могли бы совершать дальние миграции, ведущие к жизненно необходимым местам.

Это приспособление объясняет нам одну из таинственных сторон явления миграции рыб.

4. Благодаря элементарным популяциям обеспечивается не только наиболее экономное использование ареала размножения, но и равномерное распределение рыб в пределах ареала нагула. Элементарные популяции исключают возможность перенаселения на местах нагула.

5. Широкая распространенность явления элементарных популяций среди рыб говорит о его большом биологическом (приспособительном) значении.

Чтобы иметь полное представление об элементарных популяциях рыб, нужно рассмотреть еще вопрос о том, как зарождаются и образуются эти внутривидовые группировки рыб.

¹ Насколько это явление распространено среди наземных животных, сказать трудно, так как исследования в этом отношении еще не проводились, и только Ю. А. Исаков (1949) отметил наличие элементарных популяций у птиц. Что касается более высокоорганизованных животных, то там внутривидовые отношения принимают, по всей вероятности, иную форму. Биологические группировки осетровых (Гербицкий, 1950, 1953, 1957) автор не относит к элементарным популяциям. Очевидно, это группировки «рангом» выше, чем элементарные популяции.

ПРОЦЕСС ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

ПРИЧИНА РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ЛИЧИНОК И МОЛОДИ РЫБ НА МЕС-ТАХ РОЖДЕНИЯ

Еще в 1946 г. было высказано предположение о том, как образуются элементарные популяции рыб (Лебедев, 1946). В этом предположении я исходил из наличия на местах рождения разнокачественных личинок и молоди рыб и объяснял эту разнокачественность неодновременным вылуплением личинок из икры, отложенной даже одной самкой, так как даже в одном помете икра различна и наблюдается всегда растянутость выклева. Разнокачественность личинок и молоди, которая наблюдается даже в одном покое при развитии личинок и молоди воблы, усугубляется еще и порционностью икротетания. В то время мы не могли более определенно ответить на вопрос о причинах разнокачественности личинок и молоди рыб, которая выражалась прежде всего в том, что в одном и том же покое наблюдается молодь различных этапов развития по В. В. Васнецову (Васнецов, 1946). Подобная разнокачественность была описана и другими авторами. А. В. Морозов (1951) наблюдал различный рост у вуалехвостов, происходящих от одной самки и воспитывающихся в одних и тех же условиях (в одном аквариуме). У молоди этих рыб автор наблюдал значительные расхождения в росте. Б. С. Матвеев (1951) исследовал развитие и рост молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения и установил замечательное индивидуальное различие темпа роста и дифференцировки молоди этих рыб в близких условиях. Имеются и другие данные, говорящие о том, что молодь даже одной пары производителей в условиях одной и той же экологической среды имеет разную массу (вес), длину и различные приросты, которые могут отличаться за вегетационный период в 10 раз [например, масса (вес) карпа по В. А. Мовчану (1948)].

Чем же объясняется причина такой разнокачественности?

Первым указал правильный путь в решении подобных вопросов Ч. Дарвин (1952). Он писал: «Нередко даже резко выраженные отличия проявляются у животных одного помета или у растений, выращенных из семян, полученных из одной и той же коробочки...» и объяснил причину этого явления следующим образом: «...даже семена, вскормленные в общей семенной коробочке, находятся в условиях не безусловно однообразных, так как они извлекают питание из различных пунктов... такого различия иногда бывает достаточно для того, чтобы повлиять на характер будущего растения...».

Подобная гипотеза в отношении рыб была высказана впервые В. А. Мейсеном (1940), который считал, что разнообразие в отношении темпов роста и развития потомства от одной самки объясняются разным количеством желтка в икринках, а потому и неодинаковыми условиями питания эмбрионов. Из более крупных икринок получаются более крупные и жизнестойкие мальки, обладающие более быстрым ростом. Такое предположение было высказано также и А. В. Морозовым (1951). Однако в подтверждение этой гипотезы не было проведено экспериментальных исследований, которые могли бы дать непосредственные доказательства того, что действительно из крупной икры, богатой желтком, вылупляются крупные и жизнеспособные личинки, а из мелкой — мелкие.

В нашей лаборатории исследованиями У Си-цзай (1957) было непосредственно доказано, что из икры, богатой желтком, у карпа, леща и воблы вылупляются личинки более крупные и быстрее развивающиеся, чем из мелкой. Исследования, выполненные У Си-цзай, проводились в рыбхозе «Осенки» Московской области в вегетационный период 1955 и 1956 гг., а в 1957 г. в Астраханском государственном заповеднике. Подробно эти исследования описаны в специальной статье (Лебедев, 1959в). Остановимся на некоторых изложенных в этих работах данных.

На рис. 41 видно, что линейные размеры личинок и мальков карпа из одного гнезда варьируют так же, как и размеры икры. Чем моложе мальки, тем точнее совпадают кривые вариации.

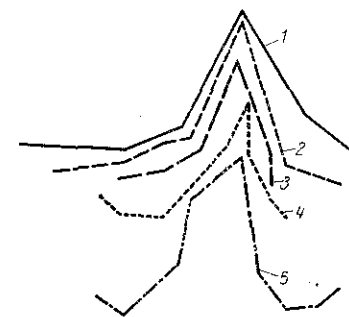


Рис. 41. Вариационные кривые размеров икринок и мальков карпа из одного гнезда: 1 — икра; 2 — 4-дневные личинки; 3 — 15-дневные; 4 — 28-дневные; 5 — 39-дневные мальки.

У Си-цзай проследил в одном и том же пруду за ростом массы самых крупных и самых мелких карпов с 5 июля по 8 сентября и с 19 июня по 21 августа. В обоих случаях получалось расхождение в росте массы. Так, если 19 июня различия между массой молоди не превышали двух раз, то 21 августа самая мелкая рыба имела массу всего 20 г, тогда как крупная — 130 г, т. е. превышала массу мелких более чем в шесть раз. В течение длительного времени (с 13 июня по 16 июля) мы наблюдали за развитием и ростом личинок и молоди карпа из разных икринок, мелких, крупных и средних. Данные этих наблюдений приводятся в табл. 29.

Таблица 29

Сравнение роста и развития мальков карпа (по У Си-цзай)

| Дата наблюдения | Температура воды, °C | Возраст, дни | Число мальков каждой группы | Средняя длина тела мальков, мм | | Этапы развития мальков | |
|-----------------|----------------------|--------------|-----------------------------|--------------------------------|--------|------------------------|--------|
| | | | | крупные | мелкие | крупные | мелкие |

Мальки, развивающиеся в аквариумах

| | | | | | | | |
|---------|----|----|----|-----|-----|----------------|---|
| 13 июня | 19 | 1 | 15 | 5,6 | 5,0 | A | A |
| 15 » | 20 | 3 | 15 | 6,1 | 5,4 | A | A |
| 17 » | 22 | 5 | 15 | 6,6 | 6,0 | B | A |
| 19 » | 24 | 7 | 15 | 7,1 | 6,2 | C ₁ | B |
| 21 » | 25 | 9 | 15 | 7,4 | 6,3 | C ₁ | B |
| 23 » | 25 | 11 | 12 | 7,6 | 6,4 | C ₁ | B |

Мальки, развивающиеся в садках

| | | | | | | | |
|---------|----|----|----|------|------|----------------|----------------|
| 28 июня | 22 | 16 | 10 | 7,9 | 6,8 | C ₂ | C ₁ |
| 4 июля | 20 | 22 | 10 | 13,6 | 11,6 | E | D ₂ |
| 10 » | 19 | 28 | 10 | 16,9 | 13,7 | — | E |
| 16 » | 17 | 34 | 10 | 22,2 | 17,3 | — | — |

Таким образом, впервые было экспериментально установлено, что из икры, богатой желтком, развивается быстрорастущая молодь и наоборот. Важно заметить, что молодь, вылупившаяся из мелкой икры, отстает не только в росте, но и в развитии по крайней мере на один этап.

Сходные результаты были получены у воблы и леща. После работ У Си-цзя и другого аспиранта Чжэн Чжэн-дуня появилось уже несколько работ, подтверждающих эту же закономерность. Обсуждая вопрос о дальнейшем росте молоди, вылупившейся из крупной и мелкой икры, некоторые авторы указывают, что при помещении молоди, вылупившейся из крупной икры, в худшие условия питания по сравнению с мелкой, последняя сравнительно быстро догоняет первую в росте. Такие эксперименты не опровергают данных У Си-цзя, который наблюдал за ростом и развитием мальков из разной икры в одинаковых условиях. Совершенно очевидно, что при разных условиях питания эффект будет иной. Если же быстрорастущую молодь не кормить, то она не только не будет обгонять медленно растущую молодь, но вообще погибнет. Итак, причиной разнокачественности личинок и мальков, наблюдающейся на местах рождения, прежде всего является разнокачественность самой икры, отложенной рыбой. Вопрос о том, сохраняется ли эта разнокачественность в темпе роста дальше или нивелируется, в литературе не получил достаточно ясного освещения. Наши данные по наблюдению за ростом молоди карпа из одного помета не говорят о нивелировке роста, о чем пишет Ф. Г. Мартышев (1954), а наоборот, об увеличении первоначального различия.

Если условия нагула молоди одинаковые, то различие в росте если не будет увеличиваться, то во всяком случае будет сохраняться. Если же быстрорастущих рыб поместить в худшие условия, а медленно растущих — в лучшие, тогда, конечно, произойдет нивелирование или даже медленно растущие рыбы перегонят ранее быстрорастущих.

ПРИЧИНЫ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ИКРЫ

Многие авторы отмечают значительные колебания в размерах икринок одной и той же самки. Так, например, по данным, приводимым А. В. Морозовым, у сазана диаметр икринок варьирует от 0,9 до 1,2 мм, у наваги от 1,40 до 2,08 мм, у трески от 1,13 до 1,65 мм и т. д.

Впервые дал этому объяснение В. А. Мейер (1940), полагая, что вариации диаметра икринок зависят от содержащегося в них желтка и объясняются тем, что овоциты находились в яичниках рыбы в разных условиях роста и развития. Те из них, которые лежали ближе к главному кровеносному сосуду, имели лучшие условия питания и поэтому росли быстрее. Это же объяснение дает также и А. В. Морозов (1951). Но это объяснение не имело еще достаточной фактической основы и могло оспариваться. Не было достаточных доказательств, что рост овоцитов и их размеры зависят от расположения овоцитов по отношению к главному кровеносному сосуду, обеспечивающему овоциты пластическими веществами.

Однако можно было принять в виде исходной гипотезы, что разнокачественность икры в отношении количества желтка у рыб, так же как и семян в одной коробочке, зависит от условий развития или, точнее, от условий питания развивающейся половой клетки.

Для доказательства этого положения необходимо было установить связь между условиями питания овоцитов и их ростом и развитием. Если действительно такая связь существует, тогда в различных отделах яичника рыбы должно наблюдаться и разное количество (в %) крупной икры. Эти работы были выполнены под руководством Н. В. Лебедева Чжэн Чжэн-дунем. Были исследованы яичники IV стадии зрелости вьюнов и карпов. Для измерения брали по 100 икринок из головного, среднего и хвостового отделов яичника. Крупной икры с диаметром желтка 1,3—1,5 мм оказалось в головном отделе яичника вьюна 10,2%, в среднем — 10,7% и в хвостовом — 5,1%. Мелкая икра с диаметром желтка 0,7—1,1 мм, в головном отделе со-

ставляла 20,8%, в среднем 21,8% и в хвостовом отделе 22,0%. У карпа соответственно крупная икра (диаметр желтка 1,4—1,6 мм) составила 15,49; 17,0 и 9,58%, мелкая икра (диаметр желтка 0,7—1,2 мм) — 17,12; 15,70 и 24,62%.

Для более детального рассмотрения связи между кровоснабжением яичника и распределением икры разного размера исследовали яичники карпа после инъекции кровеносных сосудов (на 200 мл туши добавляли 8 частей желатина, оставляли набухать на ночь, затем в термостате желатин растворяли в туши с прибавлением кристаллов тимола). Через спинную аорту инъецируемую массу вводили карпам в кровеносную систему. Инъецированные яичники фиксировали 5%-ным формалином. Это давало возможность рассмотреть кровеносные сосуды яичников вплоть до капилляров, облегающих каждую икринку.



Рис. 42. Яичники карпа. Стрелками обозначено место входа A. genitalis.



Рис. 43. Отдельные участки яичника карпа на IV стадии половой зрелости.

На рис. 42 показаны яичники карпа, кровеносные сосуды которого инъецированы тушью. Стрелкой показано место входа A. genitalis. На участке входа этого сосуда было отмечено наибольшее количество крупной икры.

На рис. 43 представлены отдельные участки яичника карпа IV стадии половой зрелости при их увеличении. Видна сеть кровеносных сосудов. Крупный сосуд распадается на два более тонких и далее продолжает ветвиться и каждую икринку обволакивает сеть капилляров. Хорошо видно, что

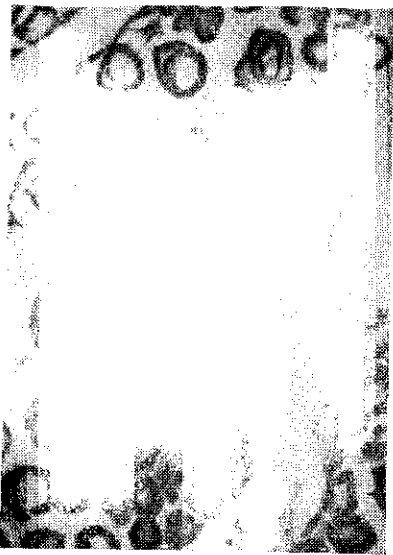


Рис. 44. Срез яичника карпа II стадии половой зрелости.



Рис. 45. Участок среза (рис. 44) с крупными овоцитами. Видны включения метионина.



Рис. 46. Срез яичника четырехлетнего карпа IV стадии половой зрелости. В крупных овоцитах метионина мало, мелкие — переполнены метионином.

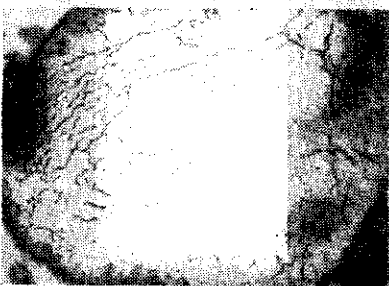
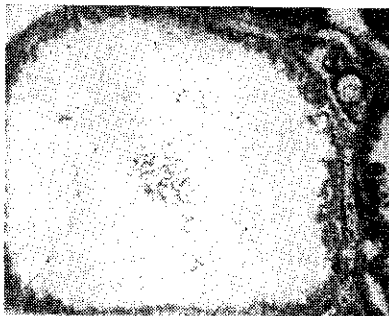


Рис. 47. Крупные овоциты. Внедрение метионина почти прекратилось.



Рис. 48. Мелкий овоцит того же среза (рис. 46). Видно много включений метионина.

у крупных сосудов сосредоточиваются крупные икринки, а на периферии — мелкие.

Морфологический анализ еще не дает прямого ответа на то, действительно ли в крупные овоциты, лежащие у крупных кровеносных сосудов, поступает больше питательных веществ, чем в мелкие. Чтобы получить прямой ответ, мы применили методику гистоавторадиографии.

Радиоактивный индикатор метионин S^{35} вводили рыбе под кожу шприцем (на 1 г живой массы рыбы 0,09 мкюри метионина S^{35}). 18 подопытных карпов имели разную массу, поэтому и количество вводимого метионина было различным. Точно ввести шприцем небольшое количество метионина очень трудно. Поэтому рыбам вводили по 1 см³ физиологического раствора, содержащего в нем соответствующий метионин S^{35} . Через 24 ч после инъекции рыб умерщвляли и яичники их фиксировали раствором Карнуа.

На рис. 44 показан срез яичника карпа II стадии половой зрелости. Главную массу половых элементов составляют овоциты фазы тропоплазматического роста. На срезе видны редкие черные точки. Это отметки радиоактивного изотопа метионина S^{35} . Они показывают, что на данной стадии овоциты очень мало или совсем не поглощают метионин S^{35} . На рис. 45 показан участок того же среза яичника с крупными овоцитами (один виден целиком и два других в правом нижнем углу) при большем увеличении. Здесь ясно видны включения метионина S^{35} по черным точкам внутри этих овоцитов.

На рис. 46 показан препарат яичника карпа, находящегося на IV стадии зрелости, когда главную массу яичника составляют, по А. Н. Кузьмину, овоциты дефинитивных размеров, завершившие период тропоплазматического роста. В поле зрения большинство овоцитов находится на IV стадии развития и только отдельные, более мелкие овоциты еще не созрели. В крупных овоцитах очень мало включений метионина S^{35} , а в мелких очень много и они выглядят почти черными.

На рис. 47 показаны наиболее крупные овоциты этого же яичника. Внедрение метионина S^{35} почти прекратилось; он продолжает внедряться только в ядра овоцитов в небольшом количестве, тогда как в мелких овоцитах того же яичника (рис. 48) метионин интенсивно внедряется. Для сравнения на рис. 49 показаны два овоцита из двух разных мест одного и того же препарата. Сравниваются крупный овоцит и средний, мы видим различную интенсивность внедрения метионина и в эти два овоцита.

Таким образом, наши исследования подтвердили гипотезу о том, что причиной разнокачественности икры являются условия роста и развития овоцитов. В начале III стадии зрелости в местах, где проходят крупные кровеносные сосуды, имеются и крупные овоциты, в которых начинает образовываться желток. В это время только они и воспринимают метионин S^{35} . На IV стадии половой зрелости крупные икринки, закончившие тропоплазматический рост, очень мало поглощают метионина S^{35} .

Выяснив причины разнокачественности икры мы тем самым вскрыли причины того, почему популяция одного поколения или даже одного помета

оказывается расщепленной на различные группы, отличающиеся темпом роста и развития. Эта первоначальная дифференциация популяции внутри вида обязана тому, что сами икринки оказываются уже дифференцированными в яичнике рыбы. Растянутасть нереста у рыб не причина, а следствие расчленения популяции. Такая дифференциация определяется не случайными условиями, а обеспечивается самой структурой яичника рыбы. Очевидно, качественное разнообразие икры, а затем и потомства являются очень важным биологическим приспособлением.

Следует заметить, что описанная разнокачественность икры, личинок и молоди рыб далеко не является единственной.

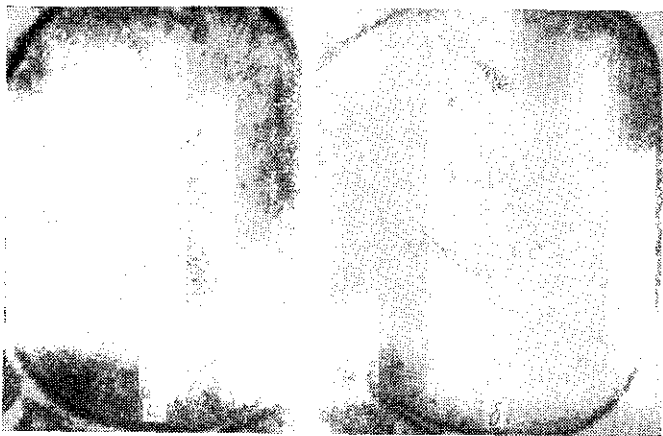


Рис. 49. Два овоцита из разных мест того же среза (рис. 46):
средний (а) и крупный (б).

Не так давно В. И. Владимиров (1964), выявляя критические стадии развития и смертность личинок рыб, показал, что их смертность зависит не столько от недостатка пищи, сколько от качества икры, в конечном счете, от качества производителей.

В. И. Владимиров установил в своих изящных опытах, что скорее всего гибнут личинки, отставшие в росте. В свете наших данных более вероятно, что отставание в росте личинок, наряду с другими причинами, объясняется также качеством икринки, из которых эти личинки вылупились. Как показали наши опыты, при неблагоприятных температурных условиях прежде всего гибнут икринки с минимальным количеством желтка. Хотя работа В. И. Владимирова не имеет прямого отношения к образованию элементарных популяций, она оригинальна и очень важна для познания динамики численности популяций рыб. Он обратил внимание именно на самые уязвимые для численности популяции периоды жизни рыб. В. И. Владимиров подошел к анализу этого явления глубже, чем кто-либо до него.

Несомненный интерес представляет и другая работа, касающаяся разнокачественности молоди рыб. Это работа Г. Д. Полякова (1961), в которой более детально показана разнокачественность молоди рыб в отношении темпа весового и линейного роста. Автор стремился показать взаимосвязь массы (веса) с условиями питания сеголетков рыб. При резком ухудшении условий питания изменчивость их массы заметно усиливается. По мнению автора, это имеет приспособительное значение, так как рыбы разной массы

или размера отличаются характером питания и благодаря этому наиболее полно используют естественные пищевые ресурсы пруда.

К сожалению, автор выбрал косвенный биологический признак — коэффициент упитанности. Материалов, подтверждающих, что рыбы разного размера питаются разной пищей, он не приводит. Правда, на основании работ В. В. Васнецова и др. доказано, что рыбы разных размеров, находясь на разных этапах развития, до определенной величины действительно питаются разной пищей. Но Г. Д. Поляков имел дело и с более крупной молодью, в отношении которой нет данных о зависимости ее питания от размеров, а следовательно, нет и непосредственных данных о том, что разнокачественность молоди в отношении темпа роста — приспособление к плохим условиям питания.

Тем не менее нельзя отрицать правдоподобности такой точки зрения. Работа Г. Д. Полякова также не имеет прямого отношения к вопросу образования элементарных популяций у рыб. В свете наших данных о роли желтка в темпе роста личинок и молоди рыб отмеченная Г. Д. Поляковым разнокачественность понятна. Конечно, не один желток влияет на темп роста потомства, здесь большое значение также имеют и условия питания, что показал в своей работе Г. Д. Поляков. Однако, если бы не было первоначальных различий в темпе роста личинок и молоди рыб, вызванных разнокачественностью икры, то не известно, как бы шла изменчивость молоди по темпу роста в плохих условиях. Для выяснения этого вопроса надо было поставить эксперимент не с гетерогенным в отношении природного темпа роста материалом, а с гомогенным, т. е. подобрать личинку, вылупившуюся из икры одинакового качества, и тогда в плохих и хороших условиях они росли бы гораздо более равномерно, чем в популяции с гетерогенным исходным материалом. Влияние плохих или хороших условий будет сказываться на амплитуде изменчивости.

ПЕРВОНАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ЗАРОЖДЕНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Чтобы выяснить вопрос об образовании элементарных популяций, необходимо было исследовать икру, отложенную рыбами в одном и том же ильмене. Прежде всего следовало убедиться в том, действительно ли икра разнокачественна, а также в том, что из этой икры вылупляются столь же различные личинки?

Вопрос этот был выявлен исследованиями А. Н. Паюсовой, которые проводились в Астраханском государственном заповеднике на Дамчикском участке в мае 1958 и 1959 гг., в ильмене Гранушном, а также в прилегающих протоках по рекам, а затем в районе «вытечек» протоков в авандельту.

В эксперименте с живой икрой, собранной в разных участках ильмена Гранушного, было выяснено, что при инкубации икры в чашках Петри при температуре 15—17°C выклев личинок растянулся до шести дней, что согласуется с наблюдениями других авторов (Алексеева, 1950; Кузнецова, 1947 и др.). Было установлено, что длина личинок ранних выклевов всегда больше длины личинок поздних выклевов.

Были проведены специальные наблюдения за выклевом личинок в условиях ильмена, где заранее измерили диаметр желтка в пробах икры. Результаты измерения икры, отложенной в разных участках ильмена Гранушного и личинок, развившихся в этих же участках ильмена, приведены на рис. 50.

На рис. 50 видно, что икра, собранная в разные сроки и в разных участках ильмена, отличается по диаметру желтка. Так, диаметр желтка живой икры воблы, собранной 10 мая 1958 г. в ерике Гранушном (у самого входа в ильмень), был равен в среднем 0,97 мм, а в другом месте ильмена — 1,11 мм, а икра, отложенная 13 мая в другом участке ерика Гранушного, значительно отличалась от икры первых двух сборов. Диаметр ее был равен только 0,88 мм. Измерение икры, собранной из разных участков ильмена

14—15 мая, показало различие в размере желтка как у воблы, так и у леща. Икра в различных участках отличалась не только по средним размерам желтка, но и по характеру вариационных кривых.

Кривая распределения длины личинок хорошо повторяет характер распределения диаметра желтка икры. Такое совпадение наблюдалось до этапа развития C_2 . При этом на всех исследованных этапах развития: A_1 , B , C_1 и C_2 — одновершинным кривым распределения диаметра желтка соответствовали одновершинные кривые длины личинок, а кривые, имеющие плато, — такие же кривые длины личинок.

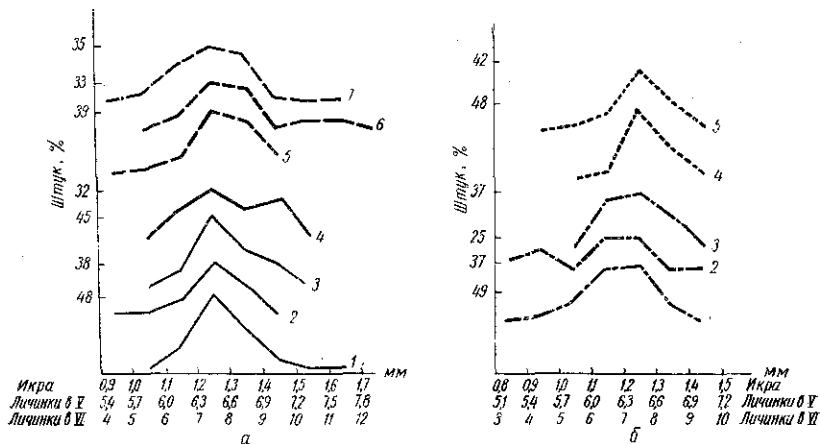


Рис. 50. Вариационные кривые длины личинок и размеров диаметра желтка икры из разных мест ильменя Гранушного:

a — леща: 1 — икра 15 мая; 2 — личинки 28 мая; 3 — личинки 5 июня; 4 — личинки 5 июня; 5 — икра 14 мая; 6 — личинки 26 мая; 7 — личинки 28 мая; 8 — воблы: 1 — икра 15 мая; 2 — личинки 24 мая; 3 — личинки 5 июня; 4 — икра 14 мая; 5 — личинки 24 мая.

Из икры с более крупным желтком выклевались и более крупные личинки, чем из икры с мелким желтком. Размеры более крупных личинок увеличивались с возрастом в большей степени, чем размеры мелких личинок. Так, 28 мая длина личинок леща, выклюнувшихся из крупной икры, достигала 6,4 мм, в то время как из более мелкой икры — 6,38 мм, через 8 дней размеры той и другой группы личинок составляли соответственно 8,77 и 8,04 мм. По мере роста личинок размеры их становятся все разнообразнее. Таким образом, и внутри каждой группы личинок, выклюнувшихся из икры, отложенной одновременно и на одном и том же месте, происходит дальнейшая дифференциация и расхождение в росте.

Эти наблюдения за икрой и выклюнувшимися из нее личинками говорят о том, что первоначальная дифференциация молодежи в отношении темпа роста обязана разнокачественности икры, отложенной даже в одном месте, т. е. эти наблюдения в природе подтверждают наше предположение о причине дифференциации молодежи, которое было основано на экспериментальных работах, рассмотренных выше. Наблюдения А. Н. Паюсовой полностью совпадают с наблюдениями У Си-дзай (Лебедев 1959в) о расхождении в темпе роста мальков карпа из одного гнезда по причине разнокачественности икры. Такая дифференциация в темпе роста и развития личинок и является первым этапом зарождения элементарной популяции у рыб. Причиной же дифференциации является разнокачественность икры, объясняющаяся неодинаковым расположением овоцитов в яйцнике самки по отношению к крупным кровеносным сосудам.

Чтобы выяснить дальнейший путь дифференциации и обособления личинок, изучали распределение личинок путем последовательных съемок ильменя Гранушного. Съемки производили через каждые 2—3 дня и при этом покрывали всю акваторию ильменя частой сеткой станций, повторяемой в последующие съемки. Всего было сделано 7 съемок (табл. 30).

Таблица 30

Характеристика группировок личинок воблы в ильмене Гранушном в мае — июне 1958 г.

| Номер группировок | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Количество рыб, находящихся на разных этапах развития, по Васнецову, % | | | | | | | | Число исследованных особей |
|-------------------|--------------------|-------------------|--|----|----------------|----------------|----------------|----------------|----|----------------|----------------------------|
| | | | A | B | C ₁ | C ₂ | D ₁ | D ₂ | E | F ₁ | |
| Съемка 20 мая | | | | | | | | | | | |
| 1 | 6,23 ± 0,034 | 0,95 | 28 | 57 | 15 | — | — | — | — | — | 300 |
| 2 | 7,08 ± 0,038 | 1,50 | 1 | 11 | 82 | 6 | — | — | — | — | 493 |
| 3 | 7,38 ± 0,044 | 1,77 | 1 | 7 | 72 | 20 | — | — | — | — | 301 |
| 4 | 7,87 ± 0,032 | 2,19 | 0 | 1 | 68 | 31 | — | — | — | — | 636 |
| Съемка 22 мая | | | | | | | | | | | |
| 1 | 6,44 ± 0,043 | 1,13 | 2 | 54 | 38 | 6 | — | — | — | — | 300 |
| 2 | 7,21 ± 0,039 | 1,55 | — | 3 | 52 | 34 | 1 | — | — | — | 645 |
| 3 | 7,77 ± 0,049 | 2,28 | 3 | 6 | 39 | 50 | 2 | — | — | — | 500 |
| 4 | 8,82 ± 0,108 | 3,22 | — | — | — | 85 | 15 | — | — | — | 40 |
| 5 | 6,18 ± 0,035 | 0,93 | 9 | 75 | 16 | — | — | — | — | — | 200 |
| Съемка 25 мая | | | | | | | | | | | |
| 1 | 7,05 ± 0,037 | 1,47 | — | 7 | 83 | 10 | — | — | — | — | 515 |
| 2 | 7,52 ± 0,072 | 1,99 | — | 8 | 64 | 26 | 2 | — | — | — | 322 |
| 3 | 8,47 ± 0,064 | 3,56 | — | — | 41 | 33 | 25 | 1 | — | — | 400 |
| 4 | 9,45 ± 0,030 | 5,07 | — | — | 10 | 38 | 52 | — | — | — | 300 |
| 5 | 6,73 ± 0,054 | 1,11 | 1 | 36 | 56 | 7 | — | — | — | — | 200 |
| 6 | 6,26 ± 0,071 | 0,97 | 23 | 60 | 15 | 2 | — | — | — | — | 100 |
| Съемка 29 мая | | | | | | | | | | | |
| 1 | 7,87 ± 0,073 | 3,04 | — | 5 | 54 | 27 | 12 | 2 | — | — | 246 |
| 2 | 9,31 ± 0,094 | 5,33 | — | — | 27 | 25 | 25 | 23 | — | — | 200 |
| 3 | 9,73 ± 0,103 | 6,66 | — | — | 14 | 20 | 22 | 44 | — | — | 230 |
| 4 | 10,44 ± 0,067 | 8,88 | — | — | — | 2 | 8 | 27 | 63 | — | 200 |
| 5 | 7,08 ± 0,317 | 1,37 | — | — | 38 | 62 | — | — | — | — | 8 |
| 6 | 6,74 ± 0,347 | 1,09 | — | — | 27 | 55 | 9 | 9 | — | — | 11 |

Продолжение табл. 30

| Номер группировок | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Количество рыб, находящихся на разных этапах развития, по Васнецову, % | | | | | | | | Число исследованных особей |
|-------------------|--------------------|-------------------|--|---|----------------|----------------|----------------|----------------|----|----------------|----------------------------|
| | | | A | B | C ₁ | C ₂ | D ₁ | D ₂ | E | F ₁ | |
| Съемка 1 июня | | | | | | | | | | | |
| 1 | 9,13 ± 0,068 | 4,07 | — | — | 16 | 52 | 23 | 9 | — | — | 270 |
| 2 | 9,60 ± 0,058 | 5,54 | — | — | 15 | 40 | 28 | 17 | — | — | 426 |
| 3 | 9,97 ± 0,074 | 7,70 | — | — | 1 | 19 | 32 | 48 | — | — | 200 |
| 4 | 10,78 ± 0,072 | 11,73 | — | — | 1 | 12 | 14 | 73 | — | — | 300 |
| 5 | 7,59 ± 0,217 | 1,68 | — | 7 | 53 | 35 | — | 5 | — | — | 43 |
| Съемка 4 июня | | | | | | | | | | | |
| 1 | 9,35 ± 0,104 | 4,44 | — | — | 20 | 48 | 25 | 7 | — | — | 130 |
| 2 | 10,05 ± 0,082 | 5,99 | — | — | 4 | 35 | 42 | 19 | — | — | 200 |
| 3 | 11,49 ± 0,070 | 12,56 | — | — | — | 2 | 31 | 55 | 12 | — | 410 |
| 6 | 8,67 ± 0,381 | 1,73 | — | — | 45 | 45 | 7 | 3 | — | — | 29 |

Первая съемка 20 мая показала, что личинки воблы распределены в ильмене не беспорядочно, а отдельными группами, состоящими из личинок сходного этапа развития, иногда одинакового у абсолютного большинства особей (как во 2, 3 и 4-й группировках), а также сходной длины, массы и характера вариационной кривой линейных размеров рыб. Различие средних размеров в таких группах статистически оправдано.

Важно отметить, что в пределах описанных групп находятся личинки на разных этапах развития, например (см. табл. 31), согласно теории этапности развития В. В. Васнецова (1953д) эти личинки различаются по морфолого-экологическим особенностям, питанию и месту обитания (занимают разные экологические ниши). Поэтому следует признать, что обнаруженные группы еще не являются биологически однородными популяциями, а отражают лишь разнокачественность личинок, связанную с разнокачественностью отложенной икры. Относительная однородность личинок в пределах таких групп, по-видимому, указывает на одновременность откладки икры производителями, а так как сама икра далеко не однородна, то в одной такой группе встречаются особи на разных этапах развития.

В районе расположения 1-й и 4-й группировок новый выклев был незначительным и вновь родившихся личинок примешивалось мало. Поэтому у этих группировок наблюдается закономерное изменение вариационных кривых средних размеров и массы, связанных с ростом личинок. В 1-й группе значительная часть личинок ко второй съемке достигла этапов B и C₁ (54 и 58% против 28 и 57% во время 1-й съемки), а в 4-й группе — этапа C (85 против 31%). В остальных группах произошло смешивание личинок разных генераций (вариационные кривые двухвершинны). Особенно интенсивный выклев происходил в северной части ильменя, где отмечена новая группа личинок (№ 5).

Во время 3-й съемки найдены все ранее описанные группы личинок, причем выклев новых генераций все еще продолжался.

Если построить вариационные кривые распределения личинок по этапам развития, то у всех группировок в 1-й и 2-й съемках они имели ясно выраженные вершины и затем пологий спуск. Но с 25 мая наблюдается резкий обрыв вариационной кривой на этапе D₁ в группировке 4.

Такой же обрыв на этапе D₂ был 29 мая и 1 июня у группы 3 и 4. Это явление, по-видимому, связано с обособлением личинок, достигших этапов развития D₂, E, F, от личинок более ранних этапов развития. На этапах D₂, E, F личинки переходят в другую экологическую нишу и обычно находятся в более глубоких слоях воды и шире расселяются по ильмену (Васнецов, 1953). Наши орудия лова часто не захватывают личинок на поздних этапах развития и картина распределения в пределах установленных групп резко меняется. Однако это объясняется не селективностью орудий лова, а тем, что молодь из более глубоких слоев воды недоступна нашим орудиям лова.

Обособление молоди на этапе D₂ можно считать следующим (вторым) моментом дифференциации молоди. Причина такой дифференциации — разновременный переход личинок одного и того же помета на этап D₂. Это первое **пространственное обособление** молоди от личинок, отставших по темпу роста и развития.

Чтобы получить непосредственные данные об обособлении личинок на этапах D₂ и E, мы провели визуальное наблюдение за отдельными стайками молоди воблы, активно плававшими в ильмене Гранушном и ерике Мокром, примыкающем к этому ильмену.

Специально приспособленным сачком иногда удавалось обловить отдельные стайки молоди без примеси других рыб.

В табл. 31 приводятся данные, характеризующие эти уловы.

Для сравнения в таблице приводятся данные уловов личинок рыб в скоплениях и в стайках.

Таблица 31

Состав скоплений и стайк воблы в ильмене Гранушном и ерике Мокром в июне — июле 1956 г. и 18 июня 1959 г.

| Дата | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Количество рыб, находящихся на разных этапах развития, по Васнецову, % | | | | | | | Число рыб | |
|---------------------|--------------------|-------------------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|-----|----|-----------|-----|
| | | | B | C ₁ | C ₂ | D ₁ | D ₂ | E | F | | G |
| Скопления в ильмене | | | | | | | | | | | |
| 4 июня | 8,2 ± 0,11 | 2,7 | — | 62 | 34 | 2 | 2 | — | — | — | 100 |
| 4 » | 10,7 ± 0,06 | 7,8 | — | — | 17 | 53 | 30 | — | — | — | 100 |
| 8 » | 8,5 ± 0,13 | 2,6 | — | 11 | 64 | 16 | 9 | — | — | — | 74 |
| 9 » | 9,6 ± 0,17 | 5,1 | 1 | — | 34 | 44 | 12 | 9 | — | — | 90 |
| Стайки в ильмене | | | | | | | | | | | |
| 14 июня | 11,4 ± 0,14 | 16,9 | — | — | — | — | 95 | 5 | — | — | 21 |
| 18 » | 13,0 ± 0,46 | 33,4 | — | — | — | — | 17 | 66 | 17 | — | 12 |
| 1 » | 17,1 ± 0,41 | 83,1 | — | — | — | — | — | 12 | 67 | 21 | 42 |
| Стайки в ерике | | | | | | | | | | | |
| 8 июня | 12,0 ± 0,25 | 17,0 | — | — | 10 | 9 | 48 | 33 | — | — | 67 |
| 14 » | 13,7 ± 0,20 | 38,0 | — | — | — | — | 5 | 83 | 12 | — | 109 |
| 18 » | 16,4 ± 0,14 | 70,0 | — | — | — | — | — | 100 | — | — | 100 |
| 1 июля | 17,1 ± 0,21 | 201,0 | — | — | — | — | — | — | — | 100 | 100 |

Скопления обычно находятся в поверхностном слое воды и состоят из личинок ранних этапов развития (B, C_1, C_2, D_1), которые нередко относятся даже к разным видам (лещ, вобла, красноперка, густера и др.). Рыбки в таких скоплениях не отличаются единством поведения. На вопугивание они совсем не реагируют или рассыпаются в разные стороны. Подобная реакция рыб, по определению Э. Шау (Schaw, 1960, 1961, 1962), свидетельствует об отсутствии стайного поведения и контакта между рыбами.

Стайки ясно отличаются от скоплений единством поведения. Они способны преодолевать течение и одновременно реагировать на внешний раздражитель. При испуге все особи такой стайки одновременно бросаются в сторону, при отсутствии опасности снова возвращаются на прежнее место. В самом ильмене такие стайки очень трудно поймать, поскольку они к этому времени сильно зарастают, а стайки становятся крайне подвижными и держатся в глубоких слоях воды; их легче ловить в ериках.

Обращаясь к табл. 31, мы видим, что в скоплениях состав личинок разнообразней, в большинстве случаев имеются представители четырех этапов без резкого преобладания какого-либо этапа. В стайках преобладают личинки одного этапа развития. Это говорит о том, что уже в стайках рыбки подбираются не только по размерам, но и по этапам развития. Вероятнее всего, что подбор начинается при переходе на этап D_2 и оформляется на том этапе, когда возникает чувство стайности.

Существует многочисленная литература, посвященная стайному поведению рыб, где основное внимание уделяется выяснению механизма явления стайности (Breder, 1959; Parr, 1927; Spooner, 1931; Дислер, 1953; Keenleyside, 1953; Аронов, 1960; Алексеева, 1964 и др.). Ряд работ посвящен вопросу о возникновении стайного поведения в процессе индивидуального развития (Дислер, 1953; Fukui, 1954; Шоу, 1960, 1961, 1962). А. Н. Паюсова (1965) проводила специальные исследования о возникновении чувства стайности у личинок леща и воблы, выловленных в ильмене Гранушном. Она использовала методику Т. Фукуи (Fukui) и методику «составления» с зеркальным изображением по Спунеру (Spooner). Обе методики основаны на зрительных контактах рыб. В результате экспериментов было выяснено, что у личинок на ранних этапах развития (до этапа D_2) ни в опытах с зеркалом, ни в кольцевом аквариуме положительной реакции на стаю не возникало.

Лишь на более поздних этапах развития у личинок начинает преобладать положительная реакция, которая достигает 72, а иногда и 84%. Наиболее четкая положительная реакция на стаю возникает у личинок, достигших этапа развития E , с этого времени большую часть времени подопытные личинки проводили около стаи или зеркала со своим изображением. Положительная реакция у воблы на этом этапе достигала 80%, у леща 80—95%. На этапе развития F личинки воблы и леща в 98—100% случаев проявляют положительную реакцию на стаю или свое собственное изображение в зеркале. Эти данные согласуются с непосредственными наблюдениями в ильмене, где начиная с этапа D_2 и особенно F_1 уже образуются стайки воблы и леща.

Итак, можно выделить три последовательных момента дифференциации молоди или три этапа зарождения элементарных популяций рыб.

Первым моментом является разнокачественность икры, определяемая неодинаковыми условиями развития и роста овоцитов в личинке самки, усугубляемая растянутостью иереста и порционностью икротетания. Разнокачественность икры создает ту базу, на основе которой возможна дальнейшая дифференциация молоди и возникновение отдельных группировок на местах рождения.

Вторым существенным моментом дифференциации молоди и зарождения элементарных популяций является этапность развития молоди, описанная В. В. Васнецовым (1946, 1948а, 1953а,б) и его сотрудниками (Васнецов, Еремеева, Ланге, 1953; Васнецов, Еремеева, Ланге и Брагинокая, 1957; Дмитриева, 1957; Еремеева, 1960а,б, 1961, Ланге, 1960; Саблина, 1960 и др.). Им установлено, что постэмбриональный период рыб разбивается на ряд этапов, характеризующихся определенными морфо-физиологическими особенностями

и своеобразными экологическими отношениями, проявляющимися в питании, поведении, распределении и пр., причем при переходе с этапа на этап эти особенности существенно меняются. Установлено, что по мере развития рыб дифференциация молоди усиливается, особенно при переходе на внешнее питание, когда на рост и развитие личинок начинают влиять качественный и количественный состав корма. При этом «отставшие в росте личинки едва ли могут компенсировать свое отставание даже в самых лучших условиях развития в течение одного этапа. К переходу на каждый следующий этап сохраняется разнокачественность молоди предыдущего этапа и прибавляется еще новая разнокачественность среди молоди, до сих пор бывшей примерно одинаковой по стадии и размерам» (Еремеева, 1960а). И действительно, «разница в возрасте личинок даже в 5—6 суток при условии, что на ранних этапах развития строение и поведение личинок изменяется с каждым часом, приводит к значительным различиям в их размерах и поведении» (Кузнецова, 1949).

Теория этапности развития молоди объясняет причину того, почему уже в ильмене происходит территориальное обособление различных групп молоди. Оно связано с особенностями питания и поведения рыб разных этапов развития.

Скопления молоди, в которых преобладают особи ранних этапов развития (A_1, B_1, C_1, C_2, D_1), обычно обитают в поверхностных слоях воды мелководной части ильмена под прикрытием зарослей тростника и рогаза, в местах, где была отложена икра. Но молодь, раньше всех перешедшая на этапы D_2, E, F , переходит на питание более крупными и подвижными организмами и в поисках пищи расселяется по ильмену, заходя в более глубокие слои воды. Экологические ниши разноэтапных личинок оказываются разобщенными. Питание более крупным кормом способствует усиленному росту молоди, которая таким образом еще больше обгоняет в росте тех личинок, которые еще не перешли на активное питание (Nilsson, 1955; Nakamura, Kasahara, 1955; Еремеева, 1960б), что не согласуется с представлением Ф. Г. Мартышева (1958).

Экологическое обособление личинок на этапе D_2 и характеризует второй момент зарождения элементарной популяции.

Первоначальные, хотя и обособленные территориально, группы молоди разных этапов развития (D_1, D_2) не являются еще достаточно целостными и оформленными. С появлением чувства стайности на этапах E, F возникают уже достаточно целостные, но еще мелкие группировки в виде стоек. Это и есть **третий момент дифференциации молоди, или третий этап зарождения элементарных популяций рыб.**

Итак, мы выяснили, как происходит первоначальное обособление личинок, а затем и подрастающей молоди на местах рождения. Теперь необходимо выяснить, как ведут себя в дальнейшем те мелкие стайки, которые образовались на этапе F , объединяются ли мелкие стайки в более крупные группы.

На это можно ответить аргументно, коль скоро у молоди леща и воблы обнаружены элементарные популяции.

ДАЛЬНЕЙШИЕ ЭТАПЫ ОБРАЗОВАНИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Для выяснения этого вопроса были проведены наблюдения за скатом молоди воблы и леща с мест рождения (ильменей) в реке и затем в авандельту. Большое количество работ посвящено описанию ската молоди этих рыб, но ни один из авторов даже не задавался вопросом о том, образуются ли в период ската биологические группировки и как именно. В этих работах нельзя обнаружить данные о размерном составе молоди во время выхода из ильменя и о том, в какой степени однородна или разнородна молодь, выходящая из логов. Указывались только этапы, на которых молодь покидает логов (Танасийчук, 1950; Кузнецова, 1949 и др.).

Характеристика популяций молоди воблы во время ската из ильменя Гранушного в июле 1958 г.

| Дата | Место наблюдения | Популяция | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Упитанность по Фульгону | Зараженность метациркариями, % | Число рыб |
|------------|------------------|----------------|--------------------|------------------|-------------------------|--------------------------------|-----------|
| 14—15 июля | Ерик Мокрый | а | 29,4±0,26 | 426 | 1,62 | 15,2 (1—6)* | 315 |
| 14—15 июля | Южный рукав | а ₁ | 29,3±0,58 | 414 | 1,60 | 27,5 (1—7) | 75 |
| 21—22 июля | Ерик Гранушный | б | 24,6±0,37 | 234 | 1,56 | 8,7 (1) | 92 |
| 21—22 июля | Ерик Гранушный | в | 27,8±0,64 | 311 | 1,50 | 5,8 (1) | 17 |

* В скобках указана интенсивность заражения.

Критерий достоверности разности длины рыб

| Популяции | а | а ₁ | б |
|----------------|------|----------------|-----|
| в | 2,3 | 1,7 | 4,3 |
| б | 10,6 | 6,8 | |
| а ₁ | 0,1 | | |

из дневных уловов (в 13 ч) была обнаружена вобла, которую нельзя отнести к популяции б, поскольку она отличалась от нее характером вариационной кривой (кривая одновершинная), а также размером и массой и напоминает по этим признакам воблу из группировок а. В 1959 г. также проводили наблюдения за скатом молоди воблы. Всего сделано 5 суточных наблюдений.

Первые два проведены 20—21 июня одновременно на ериках Мокром и Гранушном (рис. 52), по которым молодь мигрирует из ильменя Гранушного в реки Дубную и Быструю. Другие три наблюдения проведены одновременно 24—25 июня на тех же ериках и ерике Первом Нижнем Гранушном, соединяющем ильмень того же названия с рекой Дубной. Суточные наблюдения проводились во время спада паводковых вод.

В светлое время суток (с 11 до 19 ч) в ерике Мокром ловили сравнительно мелкую воблу на этапе развития F (82%). В семи уловах, сделанных за это время, попадалась одинаковая вобла одной и той же популяции (табл. 33). В ночные часы (с 20 до 10 ч утра) мигрировала более крупная вобла также на этапе развития F, но с небольшой примесью этапа G. В семи уловах, сделанных в течение 14 ч миграции этой группировки (№ 2), наблюдали однородную по составу воблу. Она отличалась от популяции № 1 наличием большого количества особей на этапе G, упитанностью и отсутствием рыб размерного класса 10—15, что определило также достоверные различия средних $M_{инт}=5,1$.

Одновременно с популяцией № 2 (с 19 ч до 4 ч утра) по ерику Мокрому мигрировала популяция № 3, все особи которой находились на этапе развития G. Вобла этой популяции оказалась на 10 мм длиннее и почти в 4 раза тяжелее воблы популяции № 2, более упитана и значительно менее заражена метациркариями (в 4 раза). В пяти уловах, сделанных в период миграции этой популяции, наблюдалось устойчивое однообразие ее состава.

Наблюдения за скатом молоди воблы были проведены А. Н. Паюсовой (1963, 1965) первоначально в прибрежном мелководном участке ерика Мокрого, выходящего из ильменя Гранушного. В этом ерике с 8 июня 1956 г. ловили молодь мальковой волокушей. Эти уловы показали, что молодь воблы мигрирует не беспорядочно, а образует какие-то группы. Для более детального изучения этих групп необходимы были длительные наблюдения в одном и том же месте в течение суток и более.

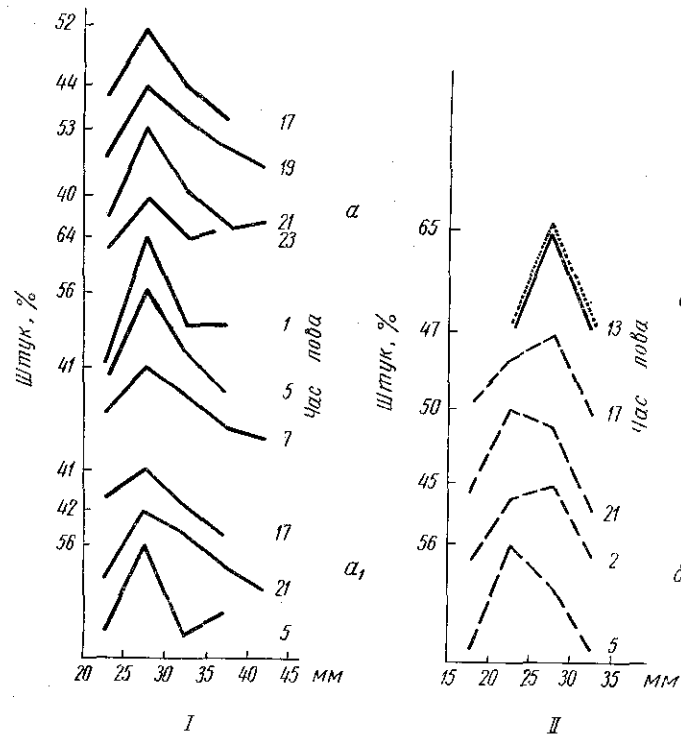


Рис. 51. Вариационные кривые длины мальков воблы, мигрировавших из ильменя Гранушного 14—15 июля 1958 г.

Такие наблюдения были проведены в 1958 г. в ночь с 14 на 15 июля и с 21 на 22 июля с двухчасовыми перерывами между уловами. По данным В. С. Тапасийчук (1941), в темное время суток молодь скатывается интенсивнее, чем днем.

Наблюдение, продолжавшееся 14 ч, показало, что вобла мигрировала из ильменя Гранушного с 17 до 7 ч утра и вариационные кривые длины рыб во всех уловах, сделанных за это время, были одинаковы (рис. 51, табл. 32). Эта же группировка была отмечена также и в южном рукаве ерика Мокрого (популяция а).

Во время второго наблюдения 21—22 июля в течение 13 ч (с 17 ч до 5 ч утра) по ерику Гранушному, связывающему ильмень Гранушный с рекой Быстрой (рис. 51), мигрировала другая группировка молоди воблы (б). Во всех уловах вариационные кривые длины рыб имели пологое плато. В одном

Таблица 33

Характеристика популяций воблы во время суточных наблюдений за скатом молоди из ильменей Гранушного у Первого Нижнего Гранушного в июне 1959 г.

| Номер популяции | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Угнетенность по фьюлгону | Зараженность, % | Интенсивность ската, ин/ч | Число рыб | Этапы развития | | |
|--|--------------------|------------------|--------------------------|-----------------|---------------------------|-----------|----------------|----|-----|
| | | | | | | | Е | Г | С |
| 20—21 июня, ерик Мокрый | | | | | | | | | |
| 1 | 16,2±0,08 | 64 | 1,48 | 89 (1—27) | 4400 | 700 | 9 | 82 | 9 |
| 2 | 17,7±0,08 | 83 | 1,50 | 90 (1—28) | 5100 | 578 | — | 72 | 28 |
| 3 | 26,2±0,21 | 308 | 1,68 | 21 (1—12) | 690 | 228 | — | — | 100 |
| 4 | 22,7±0,19 | 190 | 1,62 | 86 (1—21) | 400 | 478 | — | 1 | 99 |
| 20—21 июня, ерик Гранушный | | | | | | | | | |
| 5 | 28,6±0,26 | 395 | 1,69 | 7 (1—4) | 430 | 177 | — | — | 100 |
| 3а | 26,2±0,91 | 292 | 1,63 | 7 (1) | 200 | 14 | — | — | 100 |
| 24—25 июня, ерик Первый Нижний Гранушный | | | | | | | | | |
| 6 | 17,1±0,06 | 69 | 1,38 | 79 (1—24) | 5200 | 900 | 5 | 68 | 27 |
| 7 | 18,7±0,14 | 107 | 1,63 | 81 (1—21) | 2900 | 300 | — | 59 | 41 |
| 24—25 июня, ерик Мокрый | | | | | | | | | |
| 7а | 18,8±0,10 | 117 | 1,76 | 93 (1—18) | 2700 | 500 | — | 43 | 57 |
| 7а—8 | 20,3±0,16 | 145 | 1,73 | 84 (1—18) | 2600 | 300 | — | 20 | 80 |
| 8 | 21,5±0,03 | 169 | 1,70 | 84 (1—24) | 2700 | 566 | — | 10 | 90 |
| 9* | 30,3±0,58 | 464 | 1,66 | 25 (1—11) | 400 | 28 | — | — | 100 |
| 10* | 28,1±0,77 | 360 | 1,73 | 17 (1—7) | 300 | 19 | — | — | 100 |
| 24—25 июня, ерик Гранушный | | | | | | | | | |
| 11 | 27,7±0,09 | 350 | 1,64 | 7 (1—23) | 2400 | 902 | — | — | 100 |
| 10а* | 28,7±0,40 | 404 | 1,79 | 14 (1—16) | 600 | 197 | — | — | 100 |
| 11+8а | 25,2±0,26 | 277 | 1,74 | 15 (1—13) | 1600 | 100 | — | — | 100 |

* Популяция характеризовалась по одному улову.

В 6 ч утра популяцию № 2 сменила 4-я, рыбы которой также находились на этапе Г. Характер вариационной кривой, средний размер, масса и зараженность у этой популяции были иными, чем у популяции № 2. Все популяции достоверно отличались по длине рыб (рис. 53).

В ерике Гранушном, где были проведены одновременные наблюдения, мигрировала в то же время другая популяция (№ 5), состоявшая из наиболее крупной рыбы, находившейся на этапе развития Г. Она отличалась от ранее рассмотренных популяций не только размером и массой, но и вариационной кривой, более низкой зараженностью и, кроме того, очень низкими уловами, вследствие чего вариационные кривые удалось получить только для двух уловов (из шести).

После ската популяций № 5 и 1 появилась вобла (в 6 ч ночи) подобная популяции № 3, но отличающаяся от нее зараженностью метадеркариями. Мы ее обозначили № 3а.

Таким образом, в течение суток 20—21 июня из ильменя Гранушного по обоим ерикам скатилось шесть популяций воблы, из которых только две оказались сходными (№ 3 и 3а).

Полное время миграции группировок удалось установить для двух популяций: для 3-й оно оказалось равным 10 ч, для 5-й — 12 ч.

Была вычислена интенсивность ската по величине среднего улова на одно притонение. Интенсивность ската — это количество рыб той или иной популяции, проходящее через определенный пункт ерика в течение 1 ч.

Популяции отличаются и по интенсивности ската (см. табл. 33). По интенсивности ската и по времени миграции можно определить численность рыб в группировке. По ерику Гранушному мигрировала только крупная рыба, а по ерику Мокрому и крупная и более мелкая. Такое распределение молоди по ерикам связано с местами ее концентрации в ильмене. Если популяция крупной молоди перед скатом концентрируется у ерика Гранушного, то по этому ерику она и мигрирует.

Следовательно, и до выхода из ильменя молодь воблы уже образовала группировки, находившиеся в разных участках ильменя. Об этом же свидетельствует одинаковая зараженность рыб в разных уловах одной и той же группировки и различная зараженность в разных группировках. Так, например, в группировке № 1 89% рыб были заражены эктопаразитами, а в 5-й только 7%, хотя эти группировки выходили из ильменя в один и тот же день. 24—25 июня были проведены наблюдения и за скатом молоди леща. Они подробно описаны в работе А. Н. Паюсовой (1965). В принципе эти данные ничем не отличаются от данных по наблюдениям за скатом молоди воблы. Молодь леща скатывалась из ильменей в реку не беспорядочно и не мелкими незави-

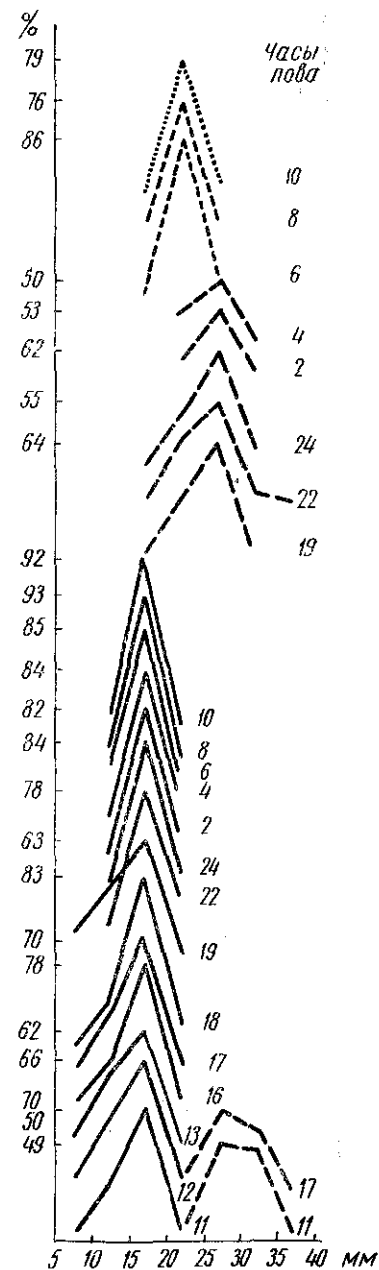


Рис. 52. Вариационные кривые длины мальков воблы из уловов 20—21 июня в ериках Мокром и Гранушном.

симыми стайками, а довольно крупными группировками, состоящими из особей, сходных между собой по всем исследованным признакам. В то же время группировки леща отличались хорошо одна от другой. Например, на рис. 54 видно, что с 9 до 11 ч утра 24 июня 1959 г. мигрировал мелкий лещ, а с

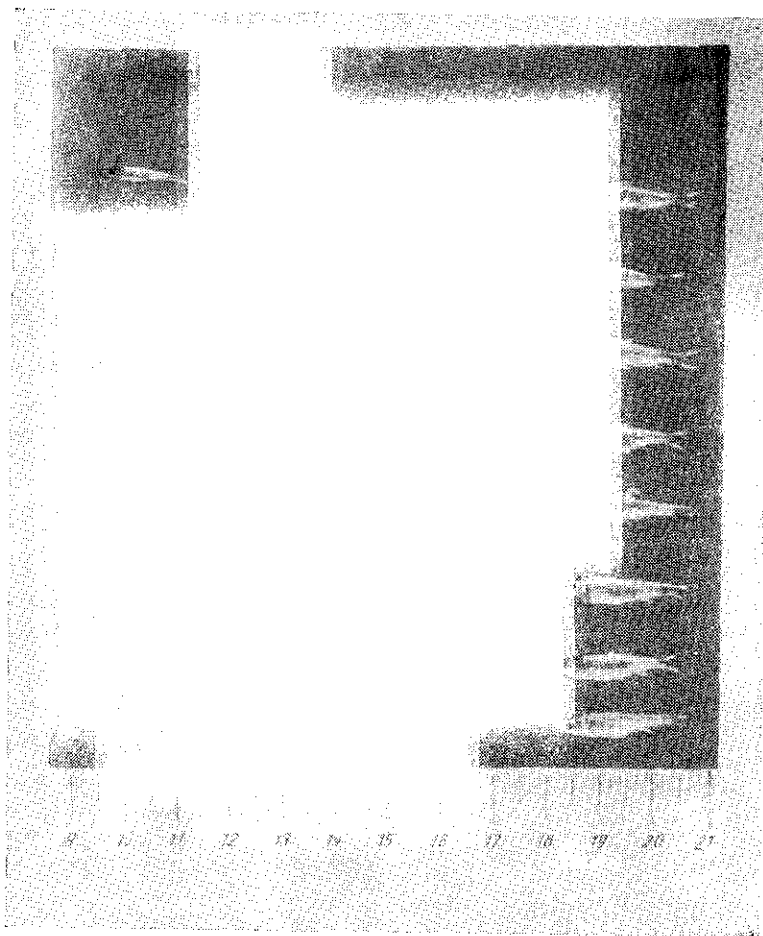


Рис. 53. Мальки воблы из разных уловов во время ската.

13 до 19 ч гораздо крупнее, с 21 ч 24 июня до 19 ч 25 июня мигрировала 3-я группировка, хорошо отличавшаяся как от первой, так и от второй. Те же группировки выявляются независимо от того, какой классовой промежуток мы выбираем для построения вариационной кривой.

Таким образом, представленный здесь материал свидетельствует о том, что молодь воблы и леща скатывается из ильменей в ерики и протоки дельты Волги в виде обособленных биологических группировок, состоящих из

рыб, сходных по линейным размерам, массе, упитанности, зараженности, достигших в развитии в основном этапов *F* и *G*, хотя наблюдаются группировки, состоящие из молоди, достигшей лишь этапа *E* и еще реже *D*₂.

Образование элементарных популяций протекает в следующем виде: стайки, состоящие из одноэтапной молоди, перед началом миграции с мест рождения скапливаются у ериков и протоков, где и образуют единую биологическую группировку большого размера, состоящую из рыб сходного физиологического состояния. Такие биологические группировки — зарождающиеся элементарные популяции — хорошо прослеживаются во время миграции молоди из ильменей в ерики и протоки дельты Волги, как это было показано выше. Элементарные популяции, мигрирующие с нерестилищ, отличаются одна от другой составом рыб, их размером, массой, упитанностью, этапом развития, зараженностью, а также интенсивностью ската. В течение суток из одного и того же ильменя может мигрировать от одной до четырех таких популяций. Из ильменей элементарные популяции, как правило, мигрируют последовательно одна за другой.

Дальнейшие наблюдения за судьбой элементарных популяций были проведены и описаны А. Н. Паюсовой. Мы лишь укажем, что по мере продвижения их по реке, авандельте Волги и в Северном Каспии процесс их формирования продолжается. В реке элементарные популяции встречаются с подобными себе по составу рыбами и, сливаясь с ними, образуют популяции большего размера. Если по выходе из ильменя популяция насчитывает несколько десятков тысяч особей, то в авандельте наблюдаются элементарные популяции, занимающие 8—10 км в длину и состоящие из нескольких миллионов особей. В Северном Каспии молодь воблы и леща образует элементарные популяции еще большего размера.

Итак, в полевых условиях прослежены пути дифференциации молоди по признакам физиологического сходства. Обладая различным физиологическим состоянием, элементарные популяции тем самым отличаются одна от другой экологически.

Расхождения в росте у элементарных популяций не только не нивелируются, а сохраняются, и даже усиливаются.

Так, например, в одном и том же районе авандельты в период с 10 по 20 августа рост молоди воблы размером 21—24 мм колебался в различных группировках от 0,86% до 1,5% за день. В Северном Каспии, где молодь воблы в августе достигла длины 51—56 мм, ее приросты в длину в отдельных элементарных популяциях колебались от 0,49 до 1,20%, а у леща таких же размеров от 2,08%, т. е. более чем в 2 раза.

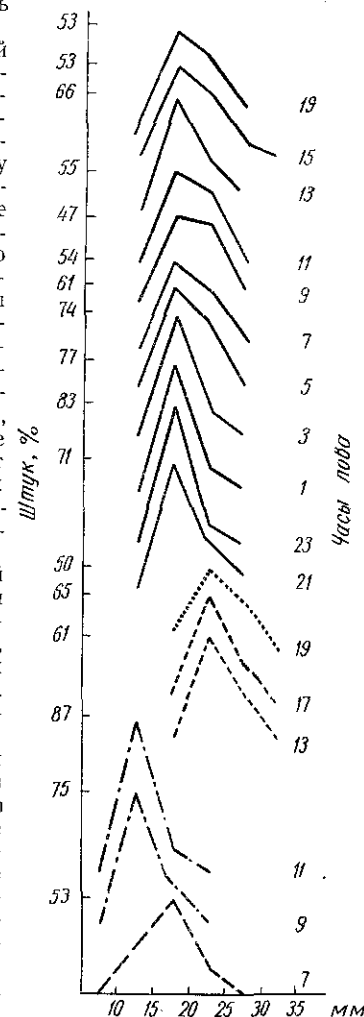


Рис. 54. Вариационные кривые размеров леща 24—25 июня 1959 г.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В результате предпринятых исследований как непосредственно в природной обстановке, так и в эксперименте можно считать установленным, что зарождение элементарных популяций обязано прежде всего разнокачественности икры. Причина разнокачественности икры была исследована в лаборатории.

Было также экспериментально установлено, что из икры богатой желтком вылупляются быстрорастущие личинки и что это различие в росте в дальнейшем не нивелируется, если молодь растет в одинаковых условиях. Наблюдения за развитием и поведением меченых личинок и молоди воблы и леща на местах их рождения, а затем и во время их ската в реку, авандельту и море выявили картину зарождения и образования элементарных популяций, которая представляется следующим образом.

Первый этап зарождения элементарной популяции — дифференциация в темпе роста и развития личинок, связанная с разнокачественностью икры, которая зависит от расположения овоцитов в яичнике самки по отношению к крупным кровеносным сосудам.

Второй этап зарождения элементарных популяций — обособление молоди на этапе D_2 от молоди, отставшей в развитии, и переход ее в другую экологическую нишу.

Третий этап зарождения элементарных популяций — появление чувства стаинности, связанное с переходом рыб на этап развития E и F . Появляются уже достаточно целостные, но еще мелкие пространственно четко обособленные группировки в виде мелких стаяк рыб.

Первым этапом образования элементарных популяций рыб является слияние еще на местах рождения мелких обособившихся стаяк одинакового этапа развития и темпа роста в одну группировку уже значительных размеров. Такими группировками со всеми признаками настоящей элементарной популяции в миниатюре молодь покидает места рождения, уходя в реку, а затем скатываясь в авандельту и в море.

Во время передвижения в реке сходные по физиологическому состоянию группировки сливаются в одну более крупную. Такое слияние, по-видимому, происходит и в авандельте, поэтому размеры отдельных элементарных популяций становятся все большими.

ГЛАВА VI

ГИПОТЕЗА О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ У РЫБ НА ОСНОВЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В настоящей главе будет рассмотрен один из примеров того, как на основе теории элементарных популяций можно подойти к решению некоторых спорных вопросов, имеющих большое теоретическое значение как для общей биологии, так и для ихтиологии в частности.

Одна из коренных проблем общей биологии — это проблема вида и видообразования. Эта проблема получила свое развитие благодаря учению Дарвина и в настоящее время решается на уровне современных знаний. Рассмотрение именно этой проблемы представляется интересным не только потому, что с ней тесно связана теория элементарных популяций, от решения этой проблемы зависит разработка теории акклиматизации рыб, имеющая непосредственное значение для рыбного хозяйства.

Одним из спорных вопросов рассматриваемой проблемы является вопрос о симпатрическом видообразовании. Надо заметить, что при акклиматизации рыб часто возникают новые формы, резко отличающиеся от исходных. Это пример возникновения новых форм по пути симпатрического видообразования.

Остановимся в кратких чертах на самом понятии о симпатрических и аллопатрических видах.

Если две формы встречаются вместе таким образом, что ареалы распространения перекрывают друг друга или совпадают, то такие формы называются симпатрическими (sympatric). В противоположность этому два вида (или две формы) называются аллопатрическими (allopatric), если они не встречаются вместе, т. е. географически исключают друг друга (Э. Майр, 1947).

Аллопатрические формы имеют постепенные и относительные разрывы в отличие от симпатрических форм, и возникновение этих форм может быть объяснено географическим видообразованием, хотя такое объяснение в настоящее время также далеко не всеми принимается.

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ

Представление о географическом видообразовании наиболее распространено. Суть его сводится к тому, что эволюция происходит постепенно и непрерывно и для образования видов (разрывов постепенности) необходима географическая изоляция, которая и является основной причиной видообразования. Мы сталкиваемся здесь с концепцией, предполагающей, что в процессе самой эволюции происходит постепенная и непрерывная изменчивость или, как говорит Э. Майр, «развитие разнообразия». Для того чтобы возникли виды, необходима посторонняя для эволюции причина — изоляция. «Термин «видообразование» включает два процесса, — пишет Э. Майр (1947), — развитие разнообразия и установление прерывистости между дивергирующими формами... одна лишь изменчивость и мутации не обязательно приводят к образованию новых видов. В конце концов, вполне вероятно, что такая из-

менчивость может привести только к образованию единого, скрещивающегося, безгранично изменчивого сообщества особей...». И далее Майр курсивом выделяет то положение, в котором и излагается причина видообразования. «Новый вид образуется в том случае, если какая-либо популяция географически изолировалась от своего родительского вида и приобрела в течение этого периода изоляции признаки, которые способствуют физиологической изоляции или гарантируют ее, когда внешние преграды разрушаются...» (Майр, 1947, с. 244—245).

Таким образом, для видообразования нужно, чтобы в пределах ареала непрерывно изменяющейся популяции возникла внешняя преграда, изолирующая две части популяции. Примером такой изоляции может служить миграция части популяции на острова и т. п. Э. Майр подробно рассматривает различные примеры географического видообразования и излагает оригинальную схему этого процесса. Мы не оспариваем значение географической изоляции в видообразовании, но считаем, что виды возникают в процессе эволюции как перерывы постепенности, вызванной качественными изменениями, ведущими к физиологической изоляции. Иначе невозможно представить существование огромного количества экологических рас, симпатрических видов и особенно видов-двойников. Да и сами географические расы — это в то же время и экологические расы. Не развивая критику подобной концепции, она дана в ряде работ, в том числе и в нашей (Лебедев, 1962), укажем только, что многие биологи и особенно экологи выступают против концепции географического видообразования. Следует заметить, что эта концепция развивалась еще задолго до Майра. Ее основоположником считается Вагнер с его «законом миграции организмов» и разработанной позже «теорией изоляции» (Wagner, 1889), хотя еще до Вагнера представление о географическом видообразовании высказывалось многими. Вагнер решительно протестовал против возможности симпатрического видообразования, так как признаки постепенной эволюции исключает представление о симпатрическом видообразовании. В настоящее время, когда известны многие симпатрические виды и даже виды-двойники, трудно основываться только на географическом видообразовании. Вот почему среди биологов становится все больше сторонников симпатрического видообразования. Однако многие биологи продолжают скептически относиться к возможности последнего.

О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ

Прежде всего остановимся на рассмотрении представлений Майра о симпатрическом видообразовании. Хотя в книге этого автора и выделен раздел «Процесс симпатрического видообразования», но в действительности он его либо отрицает, либо сводит к географическому видообразованию, либо рассматривает как внезапное видообразование и собственно не столько вида, сколько особи. Он пишет: «Вопрос о том, встречается ли процесс симпатрического видообразования среди животных и в какой степени он развит, — одна из наиболее сложных проблем процесса видообразования. К сожалению, большая часть соображений по этому поводу весьма спекулятивна, и, при попытке собрать хорошо обоснованные данные, мы с удивлением обнаруживаем, насколько малы наши конкретные знания в этой области». Автор заранее предупреждает об односторонности рассмотрения этой проблемы или скорее об обзорном характере рассмотрения, чем о разработке конкретных гипотез. «Всестороннее исследование следует отложить, — пишет автор, — до того времени, когда мы будем иметь больше фактического материала, и мы надеемся, что наше обсуждение стимулирует сбор такого материала».

Рассматривая факты существования симпатрических видов, автор пытается объяснить их происхождение все той же изоляцией. Он считает, что большинство случаев, «приведенных ранее в качестве доказательства процесса симпатрического видообразования, интерпретировалось ошибочно» (с. 297). По мнению автора, упускалось из виду, что биологические или экологиче-

ские расы могут «продолжать свое существование в качестве отдельных симпатрических консpezifических единиц только в том случае, если они могут развивать изолирующие механизмы, препятствующие их растворению...».

В природе существуют экологические расы, не изолированные одна от другой географически. На такие примеры ссылается и Майр, имея в виду случаи, которые приводит для рыб Уорthingтон (Worthington, 1940), и для птиц — Г. П. Дементьев (1938). Эти факты явно указывают на то, что происходит дивергенция популяций за счет экологических, а не географических причин. Но Майр, не приводя подробных соображений, утверждает, что примеры Г. П. Дементьева и Уорthingтона не могут служить доводами в пользу симпатрического экологического видообразования, так как экологическому предпочтению предшествовала географическая изоляция. При этом автор не рассматривает конкретные примеры, которые приводят Г. П. Дементьев и Уорthingтон, а ссылается на рассмотренный им пример с *Regomyscus*. Обсуждая примеры наличия симпатрических видов в озерах, где не могло быть географической изоляции, автор пытался объяснить это различными гипотезами, исключая симпатрическое видообразование. Например, наличие в озерах Восточной Африки двух форм нильского окуня, что, по утверждению Уорthingтона, является примером симпатрического формообразования, Майр объясняет тем, что озера колонизировались окунем дважды: один раз мелким окунем, а другой раз крупным, т. е. сначала образовались географические расы, а потом путем миграций стали экологическими. «Если даже станет очевидным, что процесс симпатрического видообразования путем экологической специализации представляет собой в значительной мере несуществующий процесс, то мы не должны смущаться...» (с. 331). Таким образом, Майр весьма скептически, вопреки фактам, относится к возможности симпатрического видообразования. Однако многие ученые и особенно ихтиологи не только не отрицают этой возможности, но пытаются представить себе пути такого видообразования. Большинство авторов считает, что симпатрическое видообразование происходит на базе экологических рас (Уорthingтон, 1937; Herge, 1933; Woltereck, 1921 и др.).

Ряд ихтиологов выступает против географической изоляции как основной причины видообразования и развивает представление о симпатрическом видообразовании у рыб. При этом авторы задаются главным вопросом — о причинах первоначального расщепления единой популяции. Специально этому вопросу посвятил статью Б. М. Медников (1963). В кратком литературном обзоре автор показал, что многие ихтиологи пытались найти ответ именно на этот вопрос. Майр считает, что причиной такого расщепления является пищевая специализация. Фрайер, Уорthingтон и Нюмман (по Майру) считают, что причиной первоначальной дифференциации, приведшей к возникновению экологических рас, а затем и видов, является поведение рыб во время нереста, откладывание икры на разном субстрате и в разные сроки. Сам Б. М. Медников обращает внимание на то, что исследователями замечена способность рыб образовывать живущие совместно экологические расы, которые наиболее четко отличаются между собой по темпу роста. В пределах многих видов образуются группировки быстро и медленно растущих особей. Автор приводит много примеров, иллюстрирующих эту способность. Правда, иногда он ссылается на работы, из которых не ясно, с какими группировками имел дело исследователь, с расами или элементарными популяциями, также отличающимися по темпу роста. Так, например, автор ссылается на работу Л. С. Иванова (1960), который показал, что барабулька (*Mullus barbatus L.*), обитающая по болгарскому побережью, образует группировки, состоящие из крупных и мелких рыб и отличающиеся также по половому составу. Судя по всему, эти группировки не являются расами, а представляют собой элементарные популяции.

Б. М. Медников предлагает гипотезу симпатрического видообразования с момента икротетания. Автор полагает, что причина распада первоначально однородной популяции на совместно живущие экологические расы заключается в растянутости нереста. Так как нерест растянут, то молодь, выхо-

дыщая из икринок, попадает в резко различные условия, что способствует неравномерности роста. Образуются тугорослые рыбы, которые и после наступления половозрелости сохраняют ювенильный характер питания. У быстрорастущих рыб меняется состав пищи, так как крупные особи способны поедать более крупных животных вплоть до молоди своего вида. Таким образом, неодинаковые условия развития молоди вследствие растянутости нереста и различное питание приводят к распаду популяции на две расы, а затем и на два вида быстро и медленно растущих форм.

В этой схеме есть правдоподобные положения, например, можно согласиться с тем, что уже у молоди происходит расхождение в темпе роста. Автор, правда, не приводит никаких конкретных данных о наличии расхождения в росте у молоди рыб. Он ссылается на данные, говорящие о таком расхождении на уровне экологических рас. Что же касается причины первоначального расхождения, то предположение о том, что различный рост молоди определяется различными условиями, в которые попадает молодь раннего и позднего нереста, совершенно не обосновано фактически и скорее противоречит фактам, чем подкрепляется ими. Кто и когда доказал, что молодь рыб, развившаяся из икры раннего нереста, растет иначе, чем позднего нереста? В природе наблюдается другое, что в одном и том же водоеме мальки, развившиеся из икры одного и того же производителя, имеют совершенно различный рост в одинаковых условиях.

Причины такого расхождения в росте личинок, развившихся из икры одной кладки, нами были рассмотрены. Второе положение автора, не подкрепленное никакими фактами, заключается в том, что молодь, развившаяся в условиях, вызвавших ее тугорослость, продолжает всю жизнь оставаться тугорослой независимо от того, в какие условия она попадает.

Такое утверждение противоречит элементарным знаниям того, что рост рыбы определяется прежде всего условиями питания: при благоприятных условиях питания отстающая в росте молодь быстро догоняет ту, которая опережала ее в росте.

Мало обосновано и то положение автора, что в конечном счете дивергенция популяции на тугорослые и быстрорастущие формы объясняется характером питания. Не обязательно крупные объекты питания определяют хороший рост, а мелкие плохой. Известно, что самое крупное животное — кит питается планктоном. Среди рыб планктоноядные формы не уступают в росте хищникам (своего рода), а даже обгоняют их. Достаточно сравнить темп роста бражниковой сельди (долгинки) с волжской сельдью, или большеглазого пузанка с каспийским пузанком, чтобы убедиться в необоснованности этого положения Б. М. Медникова (Бражниковская сельдь питается рыбой и значительно уступает в росте волжской сельди, которая питается преимущественно планктоном). Но известны случаи, когда при одинаковом питании близкие виды имеют различный темп роста, например вобла и кутум, питание которых почти тождественно (моллюскоеды).

Таким образом, и в схеме Б. М. Медникова, как и других авторов, остается невыясненной первоначальная причина, вызывающая расщепление единой популяции на какие-то группировки, в том числе и на группировки, отличающиеся темпом роста. Без выяснения этих причин и приведения конкретных данных все эти схемы повисают в воздухе. Они могут только скомпрометировать представление о симпатрическом видообразовании и подкрепить противоположные суждения, подобные тем, которые были высказаны Майром. Следует признать, что вывод Майра о том, что большая часть соображений по поводу симпатрического видообразования «весьма спекулятивна» и что при попытке собрать хорошо обоснованные данные мы с удивлением обнаруживаем насколько малы наши конкретные знания в этой области, представляется мне правильным.

До сих пор ограничивались разработкой мало обоснованных схем и не ставили специальных исследований, вскрывающих причины хотя бы первоначального расщепления популяции на какие-то биологические группы. Приходится с сожалением отметить, что при обсуждении подобных вопросов совер-

шенно игнорируются элементарные популяции, свидетельствующие о том, что уже на ранних стадиях жизни рыбы оказываются расчлененными на различные биологические группировки и это расчленение также связано с различным темпом роста.

На наш взгляд, именно элементарные популяции, эти первичные биологические группировки, с которых и начинается расщепление популяции вида, помогут разобраться в этом трудном вопросе о возникновении симпатрических видов.

ГИПОТЕЗА О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ У РЫБ НА ОСНОВЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Б. М. Медников справедливо отметил, что симпатрическое видообразование у рыб может протекать на основе расхождения особей в темпе роста. И действительно, во многих случаях наблюдается расхождение внутривидовых популяций по темпу роста. Б. М. Медников привел достаточно примеров, подтверждающих такое расхождение. Но такая дивергенция происходит не только внутри вида, она выходит за пределы вида, и мы знаем немало примеров такой дивергенции в пределах одного рода, например у каспийских сельдей.

В свете образования элементарных популяций, вопрос о первоначальной причине расхождения в темпе роста у рыб, не решенный Б. М. Медниковым, теперь не представляет затруднений. Этой причиной, как мы видели, является разнокачественность икры, а затем и молоди рыб, приводящая через несколько этапов к образованию элементарных популяций рыб. Теперь вопрос заключается в том, чтобы понять, каким образом элементарные популяции могут привести к экологической специализации внутри вида, а затем и выходящей за рамки старого вида.

В III главе мы рассмотрели одну из главных биологических черт элементарных популяций — сезонную ритмику жизнедеятельности — и пришли к выводу, что элементарные популяции рыб представляют собой биологические группировки, состоящие из рыб с одинаковым сезонным ритмом жизнедеятельности. Растянутость сроков размножения зависит от количества элементарных популяций. Чем больше различных элементарных популяций, тем более растянуты сроки нереста. На нерест идут сначала крупные рыбы, потом все более мелкие или реже наоборот. Крайнее положение в сезонной ритмике занимают группировки, отличающиеся максимальным и минимальным темпом роста.

Беспрерывность хода рыбы на нерест или на зимовку говорит о том, что существует полный набор элементарных популяций — от самых крупных рыб до самых мелких, от быстро созревающих до медленно созревающих. И в этом беспрерывном ходе элементарных популяций есть крайние, наиболее разошедшие друг от друга по сезонным ритмам жизнедеятельности, первая и последняя элементарные популяции. Если сравнить условия размножения крайних популяций, то они окажутся различными. Так, например, первая элементарная популяция воблы Северного Каспия, состоящая из наиболее крупных рыб, идет на нерест при температуре 9—10°С, а последняя — при 17—18°С.

Совершенно ясно, что крайние разошедшие элементарные популяции представляют собой в экологическом отношении разные группировки. Одна по своему составу особей приурочена к самым ранним срокам размножения, другая к самым поздним. Таким образом, уже на уровне элементарных популяций происходит экологическая специализация внутри вида. Необходимо заметить, что С. Г. Крыжановский (1950) одним из основных моментов видообразования считал выход организмов в новую среду. Его точка зрения в принципе совершенно правильна. Выход в новую среду ставит организм в новые отношения со средой, возникает новая форма. Наше положение об экологической специализации созвучно с взглядом С. Г. Крыжановского.

Экологическая специализация и есть, собственно говоря, выход организмов в новую среду и он начинается, с нашей точки зрения, на уровне элементарных популяций.

Это, безусловно, первоначальный этап экологической дивергенции; ведущим признаком этого расщепления является темп роста, от которого зависит и темп полового созревания. Все соображения, до сих пор высказанные, не являются спекулятивными. Они основаны на многочисленных точных фактах, изложенных нами выше. Теперь доподлинно известно, каким путем формируются группировки, состоящие из быстрорастущих особей и из все более и более медленно растущих особей. Нам известна и причина, приведшая первоначально к такому роду дивергенции.

В свете всех этих фактов уже очевидно, каким путем у рыб может идти экологическая специализация. А экологическая специализация и есть тот путь, который приводит к симпатрическому видообразованию, так как симпатрические виды — это прежде всего виды, экологически отличающиеся, а у рыб — это виды, отличающиеся, кроме того, и темпом роста.

Как же происходит дальнейший процесс экологической специализации? Для дальнейших рассуждений об экологической специализации возьмем какие-либо конкретные симпатрические виды одного рода. В этом отношении представляет интерес род *Rutilus*, имеющий в Каспии три симпатрические формы: *Rutilus rutilus caspicus* (Jac.) — вобла каспийская; *R. frisii kutum* — кутум; *R. atropatenus* — азербайджанская плотва.

В табл. 34 дается сравнение некоторых показателей, присущих этим формам.

Таблица 34

Сравнение трех видов рода *Rutilus*, обитающих в Каспийском море

| Вид | Максимальные размеры, см | Начало нерестового хода | Сроки нереста | Состав пищи |
|--|--------------------------|-------------------------|---------------|--------------------------------|
| <i>R. frisii kutum</i> (кутум) | 60 | Февраль | Март — апрель | Моллюски |
| <i>R. rutilus caspicus</i> (Jac.) (вобла) | 30 | Конец марта | Апрель — май | » |
| <i>R. atropatenus</i> (азербайджанская плотва) | 10 | — | Май | Личинки насекомых и детрит (?) |

Таким образом, между представителями трех видов рода *Rutilus* имеются вполне закономерные отличия, по которым вобла занимает промежуточное положение. Вид, обладающий наибольшим темпом роста и достигающий в два раза больших размеров по сравнению с воблой и в шесть раз — по сравнению с азербайджанской плотвой, в то же время нерестится в самые ранние сроки. Не правда ли, это совпадает с признаками элементарных популяций воблы? Элементарные популяции, состоящие из наиболее крупных рыб, идут на нерест раньше всех, а из мелких — позже всех. В данном случае в принципе имеются такие же экологические расхождения, но уже не на уровне элементарных популяций, а на уровне видов.

Итак, мы предполагаем, что видообразование у рыб может идти в результате попадания элементарных популяций, занимающих крайнее положение, в необычные для данного вида температурные условия размножения. В природных условиях переход в новые, необычные для вида температурные условия может осуществляться благодаря элементарным популяциям, занимающим крайнее положение в непрерывном ряду этих популяций.

Как же могла появиться форма, состоящая из быстрорастущих особей и размножающихся в ранние сроки? Представим себе, что элементарная популяция, наиболее уклонившаяся в сторону ранних сроков размножения, попала в наиболее благоприятные условия нагула. Это способствовало бы тому, что сроки полового созревания еще более сократились и элементарная популяция пошла бы на нерест еще в более ранние сроки, скажем вместо конца марта, в начале марта. Условия размножения оказались бы необычными для популяции данного вида. Конечно, потомство первой элементарной

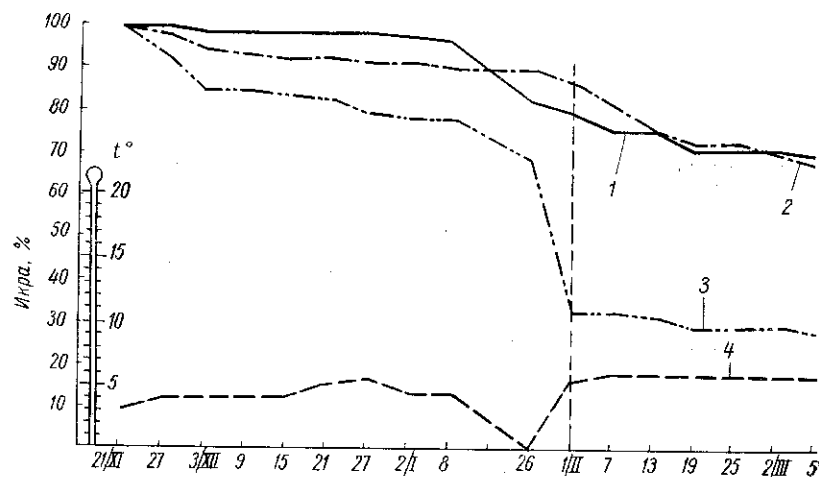


Рис. 55. Выживаемость икры сига лудоги при нормальном содержании кислорода в воде и колебаниях температуры воды от 0 до 6° С:

1 — крупная икра; 2 — средняя икра; 3 — мелкая икра; 4 — температура.

популяции будет в массе своей гибнуть на первых стадиях развития, попав в условия, выходящие за пределы адаптации данного вида. Но некоторые особи могут выжить в этих условиях и впоследствии дать уже измененное потомство, приспособленное в процессе отбора к новым экологическим условиям.

Наши исследования показали, что крупная икра и личинки, развившиеся из крупной икры, являются в необычных условиях наиболее стойкими, тогда как мелкая и средняя икра начисто погибает в неблагоприятных условиях. Следовательно, в такой ситуации могли сохраниться только те личинки, которые вылупились из икры, наиболее богатой желтком, все остальные должны были погибнуть. На рис. 55 видна различная степень выживаемости икры сига лудоги в неблагоприятных условиях в зависимости от количества желтка в икринках. Личинки, вылупившиеся из мелкой икры, погибают при неблагоприятных условиях развития, тогда как в меньшей степени погибают личинки, вылупившиеся из средней и особенно из крупной икры.

Все, кто исследовал этот вопрос, подтверждают, что икра, содержащая максимальное количество желтка, и вылупившиеся из нее личинки гораздо жизнеспособнее, чем икра с минимальным количеством желтка.

Итак, происходит отбор и оставшиеся личинки, которые развились из крупной икры, будут обладать также более быстрым темпом роста по сравнению с прежней популяцией, состоящей из рыб наиболее быстрорастущих. Так, в конечном счете могла образоваться форма, приспособленная к ранним условиям нереста и обладающая быстрым темпом роста по сравнению с ис-

ходной. Наше предположение хорошо подтверждается на примере воблы и кутума.

В противоположном направлении пойдет экологическая специализация у элементарных популяций с наиболее отстающим темпом полового созревания, т. е. занимающих другое крайнее положение в непрерывном ряду группировок. Предположим, что сложившиеся неблагоприятные условия нагула еще более задержали половое созревание у этой популяции. Тогда она придет на места размножения в необычно поздние сроки. Как показали наши исследования, перезрелая икра погибает при неблагоприятных условиях в первую очередь, а перезрелая это прежде всего крупная икра. Таким образом, в этом случае селекция будет идти в сторону мелкой икры. И если в первом случае могла образоваться крупная форма подобная кутуму, то в этом случае мы можем предположить происхождение противоположной формы — подобной азербайджанской плотве с медленным темпом роста.

Из этого примера ясно, что пищевая специализация в данном случае не играла, видимо, никакой роли, поскольку характер питания трех видов и особенно кутума и воблы является сходным. Кутум остался моллюскоедом и быстрый темп роста приобрел не потому, что начал вести хищный образ жизни, как это вытекает из гипотезы Б. М. Медникова, а возможно по причине, рассмотренной нами выше.

Свои соображения мы основывали на экологическом расхождении элементарных популяций. Это расхождение становится все больше и больше. Оно связано и с условиями питания. Например, элементарная популяция воблы, состоящая из наиболее крупных особей, придя первой на места нереста, возвратится на места нагула также первой. Сами производители элементарной популяции оказываются каждый раз в наиболее выгодных условиях питания, поскольку они первыми начинают использовать кормовые площади после нереста, а молодь после ската. Поэтому темп роста их будет оставаться прежним, более быстрым по сравнению с другими популяциями.

Элементарная популяция, состоящая из медленно растущих рыб, каждый раз приходит последней на места нереста, а потом и на места нагула и оказывается по сравнению с первой в гораздо худших условиях. Поэтому расхождение крайних элементарных популяций из года в год в онтогенезе сохраняется или даже усиливается.

Эти крайние популяции, находящиеся на грани приспособлений вида, будут подготовлены к переходу к новым условиям гораздо больше, чем промежуточные элементарные популяции. В конце концов наступает дивергенция, выводящая крайние популяции за грань видовой адаптации, и могут возникнуть новые формы по пути, который мы выше рассмотрели.

Конечно, вобла, кутум и азербайджанская плотва не единственный пример, таким примером могла бы служить каспийская сельдь. У различных подвидов анчоусов, хотя они и считаются географическими расами, по-видимому, дивергенция шла по тому же типу. Ведь различные подвиды анчоусов отличаются по темпу роста и по срокам размножения, хотя питаются одинаково.

Б. М. Медников в своей статье привел и некоторые другие примеры. Если анчоусы, вобла, кутум и плотва разошлись независимо от характера питания, то возможно, что в некоторых случаях симпатрическое видообразование идет по пути, который предполагал Б. М. Медников.

Непременным условием всякой научной гипотезы является возможность ее научной проверки. Предложенная нами гипотеза симпатрического видообразования у рыб, конечно, не может иметь прямых доказательств, так как человеческая жизнь и даже история малы по сравнению с теми сроками, которые требуются для видообразования в природных условиях. Ч. Дарвин, создавая свою теорию естественного отбора, прежде всего искал если не прямые, то приближающиеся к ним доказательства, обратившись к искусственному отбору и особенно к так называемому бессознательному отбору,

где человек выступает в качестве пассивного фактора отбора, не ставившего перед собой никакой цели создания породы или сорта.

В нашем случае таким непосредственным примером образования новой формы в природных условиях является акклиматизация и происходящие при этом изменения формы.

Примером возникновения новой формы является форель-гигант, образовавшаяся в Иссык-Куле в результате акклиматизации в этом водоеме севанской форели гегаркуни. Более тридцати лет назад в Иссык-Куль была перевезена икра севанской форели. В течение шести лет после перевозки первой партии икры никаких признаков севанской форели в Иссык-Куле не было обнаружено. Через шесть лет в Иссык-Куль выпустили не икру, а мальков, выращенных в специальных рыбободных аппаратах. Мальки были выпущены в устье р. Тон на юге Иссык-Куля. И только в 1941 г. один из рыбаков поймал в Иссык-Куле невиданную рыбу. После тщательного изучения было установлено, что неизвестная рыба является форелью гегаркуни, завезенной в свое время из Армении. Однако внешний вид и размеры ее очень сильно изменились, по существу это был новый вид.

Масса севанской форели — исходной формы — составляет в среднем 700—800 г и редко достигает 4 кг, а масса пойманной рыбы была 1! кг и имела несколько более темную окраску. Вскоре были пойманы десятки форелей-гигантов. Масса отдельных экземпляров была более 12 кг. Форель утратила инстинкт захода на нерест в родную реку и мечет икру в различных реках Иссык-Куля.

Самцы тяжелее исходной формы в 4,5 раза, а самки в 7 раз. Плодовитость ее увеличилась в 5—6 раз, уменьшилась длительность инкубации икринок. Линейный рост у иссык-кульской гегаркуни в 1,5 раза быстрее, чем у севанской. Словом, все признаки говорили за то, что возникла новая форель, отличающаяся от исходной прежде всего необычайно быстрым темпом роста.

Возникновение этой формы в Иссык-Куле иллюстрирует правдоподобность нашего предположения о том, что здесь отбор шел по пути выживания крупной икры, дающей быстрорастущих особей. Очевидно, мелкая икра погибала.

Проверка нашей гипотезы о симпатрическом видообразовании у рыб представляется следующим образом.

Прежде всего необходимо точно установить, действительно ли крайние элементарные популяции приобретают новые наследственные качества по сравнению с промежуточными. Для этого важно провести иммунологические исследования. Они покажут, в какой степени крайние элементарные популяции выбранных симпатрических видов одного рода отличаются иммунологически. Затем необходимо сравнить близкие виды цитофизиологически. Цитофизиологический метод позволит выявить степень теплоустойчивости тканей и клеток (Ушаков, 1959) и различие между видами по этому признаку. Если, например, исследовать теплоустойчивость тканей воблы, кутума и азербайджанской плотвы, то сразу же будет проверена вероятность нашей гипотезы. Если гипотеза верна, то клетки кутума будут отличаться от клеток воблы большей холодостойкостью, а от клеток азербайджанской плотвы — большей теплолюбивостью, по сравнению с воблой. Метод определения теплоустойчивости тканей, разработанный Б. А. Ушаковым, обеспечивает надежный путь в решении вопросов подобных нашему.

Чтобы понять, какие качественные изменения произошли у рассмотренных нами видов, необходимо сравнить и состав белков.

Кроме этого необходимо повторить исследования на уровне элементарных популяций у других подвидов и видов одного рода, например у каспийских сельдей или анчоусов и т. д.

Все эти данные покажут, насколько наша гипотеза подтверждается. Возможно, что некоторые из высказанных нами положений окажутся неверными. Но такой путь для исследования симпатрического видообразования кажется нам правильным.

ЯВЛЕНИЕ СТАЙНОСТИ РЫБ В СВЕТЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

ЯВЛЕНИЕ СТАЙНОСТИ РЫБ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В РЫБОЛОВСТВЕ

Явление стайности рыб широко известно и не раз красочно описывалось различными авторами. Оно известно прежде всего своей грандиозностью. Например, сельдь иногда подходит к берегам исключительно огромными стаями, рыба идет сплошной массой, распространяющейся на многие километры в ширину и в длину. «...Сельди идут вплотную друг к другу, причем нижние слои, напирая на верхние, выталкивают массу сельдей вверх, где они делаются легкой добычей огромных стай чаек и других крылатых хищников, следующих за сельдями». Так описывает явление стайности у сельдей А. Э. Брэм¹. Подобное описание явления стайности у рыб встречается и у других авторов.

Казалось бы, явление стайности — явление ясное, между тем это далеко не так. В руководствах по ихтиологии подчас нет четкого ответа, какой вид рыб ведет стайный образ жизни. Так, например, в руководстве по частной ихтиологии Г. В. Никольского (1950), в котором с достаточной полнотой и определенностью рассматриваются многие вопросы биологии и систематики рыб, во многих случаях нет ясного ответа, принадлежит ли данный вид рыб к стайным рыбам. И только по отношению к сельди, анчоусу, сардине, скумбрии и некоторым другим рыбам есть ясное указание автора, что они являются стайными или что они ведут стайный образ жизни.

Мы узнаем, что сардина держится большими косяками, что пелагида «движется отдельными косяками...», что в озерах «лягушка держится стаями» и что она «стаями входит в Неву», что «огромные массы сайки подходят к берегам...» и пр., но в отношении кефали, трески, дальневосточных лососевых и ряда других рыб нет и таких указаний. Нет также указаний на то, какие рыбы ведут одиночный образ жизни. Правда, более подробно этот вопрос автор рассматривает в другой своей книге, где он делит рыб на стайных и нестайных, ведущих одиночный образ жизни, и периодически стайных (Никольский, 1944).

Подобная классификация встречается в книге В. И. Мейснера (1933), где автор делит рыб на стайных, нестайных и временно стайных. Но и в этой классификации нет достаточной определенности. Если к стайным или временно стайным относить таких рыб, которые образуют стайки, то вряд ли мы сможем назвать рыб, которые бы не обладали чувством контакта и в какой-либо период своей жизни не образовывали бы стайки.

Но, с другой стороны, вряд ли можно найти таких рыб, которые не могли бы жить в одиночку, не образуя стай. Даже такие рыбы, как сельдь или анчоус, относящиеся к типично стайным рыбам, ведут себя в различные сезоны далеко не одинаково. Во время миграции они образуют большие стаи, а во время нагула держатся разреженно и часто ловятся поодиночке.

¹ «Жизнь животных» по ред. проф. Солдатова. Т. III, 1939.

Автору этих строк часто приходилось встречать такие уловы, в которых сельдь и хамса попадались штучно и даже по одному, по два экземпляра в лампару (в Азовском море). Штучные уловы сельди приходилось наблюдать и в Каспийском море.

Таким образом, явление стайности оказывается не таким уж ясным. Можно сказать, что в природе не существует таких рыб, которые бы всегда жили в стаях. Следовательно, не существует рыб стайных, а все рыбы являются временно стайными, и разделение рыб на стайных и нестайных и временно стайных теряет как будто бы свой биологический смысл. Но тем не менее всеми признано, что в природе объективно существует явление стайности и что оно присуще далеко не всем рыбам.

Как же определить явление стайности и каких рыб следует называть стайными в отличие от нестайных?

Нам представляется, что эти вопросы еще недостаточно решены и требуют обсуждения. От их решения зависит правильный подход к пониманию других вопросов, имеющих уже непосредственное значение для рыболовства. Здесь мы рассмотрим вопросы, касающиеся стайности, в дискуссионном порядке. Без дискуссий не рождается истина.

Наиболее важный для рыболовства вопрос — вопрос о причинах скопления и рассейвания рыб. Часто этот вопрос решается независимо от явления стайности и от стайного поведения рыб. И этим в основном можно объяснить то, что до сих пор нет достаточно ясного решения вопроса о причинах концентрации рыб. В этом отношении сделаны известные успехи, но все же до сих пор мы сталкиваемся часто с неожиданными скоплениями рыб или с непредвиденным исчезновением скоплений.

Для решения вопроса об устойчивости скоплений и краткосрочных, а тем более долгосрочных прогнозов распределения концентраций рыб недостаточно только констатировать наличие тех или иных скоплений, обнаруженных эхолотом или другим способом, а необходимо узнать причины появления этих концентраций. Они могут быть успешно решены только в случае пристального изучения явления стайности и стайного поведения рыб.

Существует довольно обширная литература по вопросу стайного поведения рыб. В последние годы отечественные авторы уделяют внимание приспособительному значению стайного поведения (Асланова, 1949; Мантейфель, 1955; Павлов, 1964; Протасов, 1960; Радаков, 1958, 1961, 1965; Токарев, 1955 и др.). Но эти исследования все же еще не вскрывают сущности самого грандиозного явления стайности. Для решения его необходимо прежде всего разобраться в явлении стайности. К сожалению, нет установленного мнения, и мы, как и многие исследователи, исходим из того, что в природе существует явление стайности, но что оно присуще только некоторым видам рыб.

Явление стайности замечательно тем, что в известное время жизни рыбы образуют большие скопления, которые совершают далекие передвижения. В этих стаях, иногда достигающих огромных размеров, рыбы подобраны по размерам и движимые внутренним стремлением, благодаря определенному физиологическому состоянию, они устремляются все в определенном направлении в поисках жизненно важных мест.

Конечно, такое поведение ясно отличается от поведения, например, морских собачек или зеленушек, которые, обладая чувством контакта, могут образовывать небольшого размера стайки. В этих стайках рыбы легче находят корм, менее уязвимы при нападении хищника и пр. Биологическая роль таких стаяк, конечно, иная, чем стай во время миграции. Поэтому следует разграничивать стайное или скорее групповое поведение таких собачек и зеленушек от явления стайности, наблюдаемого во время миграции сельди, скумбрии, сардины, трески, анчоуса и других стайных рыб.

Можно поставить такой вопрос: сколько рыб должно быть в стас, чтобы поведение ее можно было отнести к явлению стайности? Но дело, конечно, не в количестве особей в стас, а в качестве поведения стай. Стайка может состоять в данный момент из небольшого числа особей, но если она нахо-

дятся в скопления многочисленных стай и все это скопление ведет себя как одно целое, то поведение каждой стайки, составляющей хотя бы незначительную часть этого скопления, подчинено поведению скопления в целом и зависит от него. В этом случае мы вправе сказать, что поведение рыб в любой стайке характеризует явление стайности. Поведение любой такой стайки целостного скопления биологически иное, чем поведение единичной стайки, не находящейся в скоплении и ведущей себя независимо от других стаяк, плавающих неподалеку. Поведение стай в скоплениях описано А. Г. Кагановским, А. В. Кротовым и другими исследователями.

Таким образом, явление стайности характеризуется единством поведения многих стай и стаяк в едином скоплении и обусловлено не только чувством контакта но и инстинктом стайности, возникающим в известные сезоны, когда рыбы, движимые этим инстинктом, собираются в обширные стаи и предпринимая далекие путешествия к местам размножения, зимовки или нагула. Такого инстинкта нет у нестайных рыб, хотя они безусловно имеют чувство контакта, реагируют друг на друга и могут собираться в стайки.

Мы полагаем, что на основе нашего суждения о биологическом различии между поведением стайных рыб и рыб нестайных, термин «временно стайные», или «периодически стайные», излишний.

ТЕОРИЯ И. И. МЕСЯЦЕВА О СТРОЕНИИ КОСЯКОВ СТАЙНЫХ РЫБ

Наше суждение о явлении стайности лишь уточняет распространенное представление о поведении рыб, которое наблюдается во время миграций, по сравнению с поведением рыб, не совершающих далеких миграций. Иначе говоря, наше суждение исходит из наличия в природе явления стайности рыб.

В конце 30-х годов появилась теория, которая принципиально по-другому рассматривала явление стайности, по существу его отрицая. Это теория И. И. Мясцева о строении косяков стайных рыб (Мясцев, 1937, с. 307). В ней утверждается, что рыбы не совершают и не могут совершать передвижения крупными косяками, а тем более скоплениями косяков. На основании анализа уловов рыбы И. И. Мясцев приходит к выводу, что «скопления рыбы, которые служат объектом промысла, крайне неоднородны и изменчивы по видовому и размерному составу рыб. Можно ли назвать подобные скопления косяком, понимая под последним нечто организованное, однородное и постоянное? — Конечно, нет. Совершенно ясно, что подобные промысловые скопления рыб являются случайным их сборищем, — не больше... Совершенно ясно, что такие скопления не могут совершать далеких направленных миграций. При движении такое скопление неминуемо распадется».

«Распространено мнение, — пишет далее И. И. Мясцев, — что лов рыбы происходит на миграционных путях во время ее хода. На самом деле, это далеко не верно».

И. И. Мясцев полагает, что «обычные наши промысловые стадные рыбы живут и совершают миграции мелкими косячками, стайками». Какое же количество рыб в таких стайках? Об этом И. И. Мясцев пишет следующее: «Стайки хамсы, по моим наблюдениям насчитывают до 1000—1500 экземпляров, стайки кефали мелкой — до 100—150 экземпляров и крупной — до 50—70 экземпляров».

Если в скоплениях, превышающих указанное количество, рыбы самых различных размеров и даже видов, то в стайках, как указывает И. И. Мясцев, «рыбы тщательно подобраны по размерам». Еще задолго до И. И. Мясцева ряд авторов отмечали, что в косяке рыбы подобраны по размерам, но в отличие от И. И. Мясцева они говорили о таком подборе не у отдельных мелких стаяк, а у крупных косяков. И. И. Мясцев считает такое мнение неправильным, так как, по его данным, тщательный подбор рыб по размерам имеет место только в небольших стайках. Какие же факты и доводы приводит И. И. Мясцев в подтверждение своей теории?

Прежде всего он основывается на анализе уловов различными орудиями лова разных видов рыб в различных водоемах и при этом обращает внимание исключительно на размерный и видовой состав рыб в этих уловах.

Данные этого анализа автор приводит в виде вариационных кривых линейных размеров рыб по отдельным тоням, тралениям, уловам сетных порядков, а также по уловам за день и за пятидневку и приходит к выводу, что все эти данные «свидетельствуют о крайней неоднородности и изменчивости этих скоплений рыбы».

Мы рассмотрели приведенные в работе И. И. Мясцева (1937) графики и увидели совсем иное. Например, на фиг. 3 представлены размеры волжской сельди, выловленной 12 мая пятью стоявшими рядом порядками сетей (правая часть рисунка). Первая сверху кривая и третья почти не отличаются одна от другой, обе они имеют одну острую вершину, соответствующую моде 31—33 см, и статистически достоверно не отличаются (M_{diff} < 3). Близки между собой вторая и пятая кривые. Хотя вершины у них несколько сдвинуты, но статистически вариационные ряды также достоверно не отличаются и только одна кривая (четвертая сверху) отражает смешанный по размерам состав рыб.

И в другой серии кривых, относящихся к воле (фиг. 7, ст. 752), почти во всех случаях в левой части графика (ст. Золотая) каждое притонение характеризуется однородным составом рыб, хотя уловы достигают 2500 экз. По расчетам И. И. Мясцева в таком улове должно быть не менее 25 косячков или стаяк, а оказывается, что это была одна стая. Там, где поймано больше всего рыбы (2510 шт.), она гораздо более однородна, чем, например, на тоне Нов. Золотая, где было поймано всего 73 шт. Но если сравнить кривые по суткам и даже по пятидневкам, то они также мало отличаются между собой и различия их статистически не достоверны. На правой части графика кривые, хотя и многовершинны, но также в большинстве случаев сходны, например, по пятидневкам. Многовершинность кривых объясняется тем, что неверно взят классовый промежуток.

Не видим мы калейдоскопичности, о которой пишет И. И. Мясцев и в случае с сигом из Ладожского озера (фиг. 1). Здесь почти во всех случаях кривые трехвершинные с совпадающими модами. В данном случае состав рыб более смешанный, чем в уловах сельди и воibly. Все эти материалы не противоречат нашим данным об элементарных популяциях, они их подтверждают.

Фактический материал автора скорее противоречит его теории, чем подтверждает ее. Еще более показательным в этом отношении является рис. 56, приведенный И. И. Мясцевым в другой работе (Мясцев, 1939).

Здесь приводятся данные о составе уловов трески по размерам на ст. 725—729 (рис. 56). Мы видим, что не только на отдельной станции улов трески по размерному составу оказался однородным (ст. 726), но на всех трех станциях ловилась треска сходных размеров (ст. 727, 728). И. И. Мясцев не указывает, какое было расстояние между станциями, но ссылается на рис. 10, где изображено пятно В, на котором делали станции. Это пятно простирается на 15 миль. Отсюда ясно, что на всем пространстве, простирающемся на 15 миль, ловилась треска сходных размеров, о чем говорят также и средние размеры рыб, вычисленные мною. M_{diff} вариационных рядов на трех соседних станциях меньше 3.

Таким образом, не только на одной станции, но и на всех трех станциях И. И. Мясцев встретил не «сборище» или «сброд» рыб разных размеров, а одну и ту же элементарную популяцию.

На ст. 729 треска была также однородной по размерам, но с небольшой примесью крупной трески. Здесь также кривая с одной острой вершиной, но с модой 35 см. И только на ст. 725 имеется смешанный состав трески. Но и в этом случае смешивание не беспорядочное, а состоит из стай всего двух элементарных популяций, одна выявлена на ст. 726, 727 и 728 и другая — на ст. 729.

Мы даже можем сказать, что в этой смеси преобладает треска 726-й станции.

Таким образом, примеры, приведенные И. И. Месяцевым в пользу разпородности рыб, его теорию не подтверждают. Что касается данных И. И. Месяцева о смешанном составе отдельных уловов рыб, то они не противоречат теории элементарных популяций.

В предыдущих главах мы привели большое количество данных, говорящих о том, что и при длительном лове на одном месте, и прилове в разных местах на большой акватории рыбы были тщательно подобраны не только по размерам, но и по многим другим признакам, никакого отношения не имеющим к гидродинамике. Такие элементарные популяции насчитывают миллионы особей.

Таким образом, основное положение теории И. И. Месяцева о том, что только в маленьких стайках рыбы тщательно подобраны по размерам, а все остальные более крупные группировки, насчитывающие более 150 (у крупных рыб) и более 1500 (у мелких рыб) особей, представляют собой «сброд» и «сборище», оказалось необоснованным и противоречащим его же собственным данным.

Заметим, что говоря о тщательном подборе рыб в стайке по размерам, автор нигде не приводит фактических количественных данных, подтверждающих это, кроме ссылки на визуальные подводные наблюдения В. Савилова и надводные собственные наблюдения (Месяцев, 1939). Но при визуальных наблюдениях нельзя получить вариационный ряд размеров рыб в стайке, а следовательно, и нельзя иметь статистические данные, подтверждающие одно из главных утверждений автора. Таким образом, и это положение теории И. И. Месяцева остается малообоснованным.

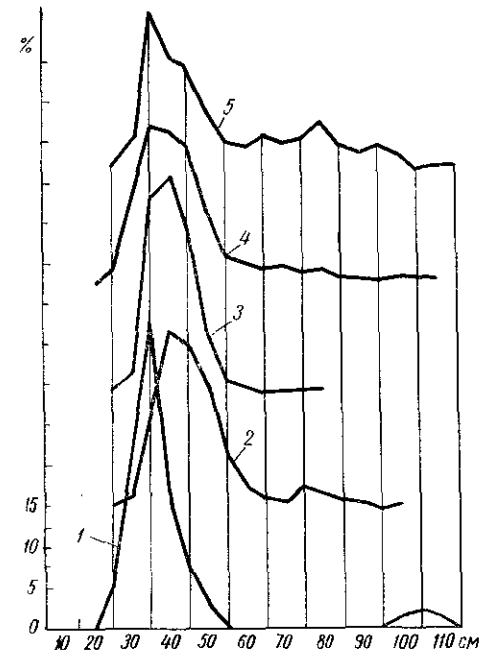


Рис. 56. Вариационные кривые линейных размеров трески в Баренцевом море (по И. И. Месяцеву): 1 — ст. 729, $n = 141$, $M = 35,2$; 2 — ст. 728, $n = 425$, $M = 45,4$; 3 — ст. 727, $n = 850$, $M = 43,5$; 4 — ст. 726, $n = 784$, $M = 43,8$; 5 — ст. 725, $n = 465$, $M = 48,6$.

По существу теория И. И. Месяцева отрицает явление стайности, так как если бы рыбы действительно жили только мелкими стайками, то никто бы не обратил внимания на такие стайки и явление стадности рыб или стайности не было бы открыто.

В настоящее время, когда появилась возможность наблюдения за поведением стай рыб с самолетов и вертолетов, а также при помощи точной регистрации стай эхолотом, имеются бесспорные факты, говорящие о том, что рыбы перемещаются не только стайками, но и большими скоплениями, что И. И. Месяцев категорически отвергал.

Выше мы уже приводили ряд примеров передвижения рыб (хамсы и атерины) сплошным потоком, движение которого наблюдалось в течение часа. За это время мимо нас прошли многие сотни тысяч рыб.

Мы приводили также пример наблюдения с самолета за входом хамсы в Керченский пролив, когда весь пролив был заполнен косяками хамсы, устремленными с севера на юг в Черное море.

А. К. Токарев в работе по стайному поведению сельди, наблюдавшемуся по записям эхолота (Токарев, 1955), пишет следующее: «Широкое применение эхолотов для обнаружения сельди позволило установить две важных особенности:

- 1) сельдь в период нагула образует отдельные небольшие стаи;
- 2) стаи сельди, в свою очередь, часто объединяются в скопления стай и такими скоплениями сельдь передвигается».

А. К. Токарев отмечает, что в скоплениях наблюдаются наряду с мелкими и крупными стаи. Так, например, наблюдая распределение рыбы в нижней части одного скопления, он установил, что «многочисленные стаи как бы сливаются одна с другой и образуют узкий и плотный слой рыбы».

Чтобы представить себе величину скопления сельди, А. К. Токарев приводит следующие данные: скопление сельди, обнаруженное 2—3 сентября 1953 г., имело в поперечнике 56 миль. Судно над скоплением шло непрерывно в течение 9,5 ч.

В июне—сентябре 1953 г. А. К. Токаревым было обнаружено 25 скоплений сельди протяженностью 10—25 км, 9 скоплений — 24—50 км и 3 скопления — более 50 км.

Сплошные скопления встречались в разное время суток (сплошными скоплениями он назвал такие, которые на ленте эхолота записываются в виде узкой сплошной или местами прерывистой полосы).

Такие сплошные скопления дают, по данным А. К. Токарева, за дрейф в среднем 131 кг рыбы на сеть. Даже при наличии одиночных стай сельдей уловы были в среднем 18 кг на сетку за дрейф.

Все это говорит бесспорно о том, что сельдь живет и передвигается не мелкими стайками, состоящими из десятков рыб, а стаями и крупными скоплениями, протяженность которых достигает 50 км.

На основании большого фактического материала А. К. Токарев делает важный вывод. Он пишет: «Одиночные стаи часто образуют скопления стай. Эти скопления наиболее благоприятные для промысла. Такими скоплениями стай сельдь передвигается...». И далее он замечает: «Очевидно, скопления стай океанической сельди совершенно отличны как по своему составу, так и по поведению от «скопления», «сборища» рыб, установленных И. И. Месяцевым». Хотя А. К. Токарев и пишет о том, что его данные о стаях и скоплениях океанической сельди позволяют уточнить и развить дальше теорию И. И. Месяцева о структуре косяков стадных рыб, но в действительности это не столько «развитие» данной теории, сколько ее опровержение на основе «большого фактического материала».

Действительно, как после этого можно утверждать, что «стадные рыбы живут и совершают миграцию небольшими косячками, вернее даже стайками? Во всяком случае сельдь и хамса, являющиеся типичными стадными рыбами, могут мигрировать огромными скоплениями. Однако не подлежит сомнению то, что не всегда на миграционных путях рыба образует большие скопления. Это видно и по материалам А. К. Токарева, который пишет, что попытка оконтурить вторично одно из сплошных скоплений сельди на путях ее миграции не дала результатов вследствие довольно быстрого изменения его и перехода в частые и редкие скопления стай. Но подобные факты не говорят о том, что стайные рыбы не могут передвигаться сплошными скоплениями. Они указывают на лабильность поведения мигрирующих рыб, то образующих на своем пути сплошные скопления, то рассеивающихся, чтобы потом вновь сконцентрироваться. Чем объясняется такая лабильность, мы выясним, рассматривая явление стайности рыб в свете теории элементарных популяций.

Рассматривая критически теорию И. И. Месяцева о строении косяков стадных рыб и высказывая прямо противоположную точку зрения на этот счет, мы несколько не умаляем значения И. И. Месяцева как исследователя в области ихтиологии. Заслуги его в науке велики, и смелое выдвижение рассмотренной здесь теории, в известной части своей совершенно верной, в свое время было немаловажным событием, заставившим пристально изучать

те вопросы, на которые в то время мало обращали внимания, хотя они были крайне важными и для науки и для практики рыболовства. Благодаря И. И. Мясцеву в нашей стране начались непосредственные исследования стайного поведения рыб. По его инициативе были начаты подводные наблюдения за поведением рыб. Можно было бы привести длинный список его несомненных заслуг как ученого, борющегося с рутинной и застоём в науке.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ КАК ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ЯВЛЕНИЯ СТАЙНОСТИ

Сущность явления стайности далеко еще не познана, так как существуют совершенно противоположные точки зрения о том, что такое косяк, стая, скопление рыб.

Хотя теория И. И. Мясцева была изложена автором в 30-е годы, но и в настоящее время имеются последователи, принимающие ее без какой-либо критики.

Все согласны с тем, что в стаях рыбы тщательно подобраны по размерам. Господствует представление о том, что состав рыб в стаях объясняется подбором рыб по мышечной силе, который происходит во время миграции рыб, особенно против течения.

Отрицая гидродинамическую теорию состава рыб в стаях и образования самих стай, мы тем не менее не можем не признать того, что однородный состав рыб в стаях в некоторой степени способствует лучшему преодолению рыбами течений и вообще миграционных путей. Но нам представляется слишком упрощенным и даже абиологическим само объяснение образования стай с однородным по размерам составом рыб.

В действительности все гораздо сложнее. Д. В. Радаков (1965) показал, что главное приспособительное значение стай заключается в биологических связях. Что же касается гидродинамических закономерностей, то их значение в стайном поведении рыб слишком преувеличено. Ведь рыбы в стаях не являются строго одинаковыми, их размеры всегда представлены вариационным рядом, где крайние варианты могут отличаться в два раза и более.

Мною еще в работе 1936 г. было экспериментально показано, что хамса размером 4,5 и 9,0 см в продолжение 10 ч одинаково преодолевала течение со скоростью 43 см/сек.

Теория постоянства или даже пожизненности состава рыб в стаях, развращая И. И. Мясцевым и другими, не согласуется с современными наблюдениями о крайней изменчивости стай. Д. В. Радаков (1965) пишет, что «даже само существование стай может быть очень кратковременным». Такая лабильность стай имеет большое приспособительное значение. В свете этих данных о кратковременном существовании стай становится еще более непонятным состав в них рыб. Если стай возникают не на местах рождения, а могут быстро возникать заново и так же быстро распадаться, то спрашивается, как при таком быстром возникновении заново обеспечивается такой удивительный подбор рыб по линейным размерам. Этот вопрос даже и не обсуждается. Не обсуждается также вопрос и о приспособительном значении однородности рыб в стаях для самого стайного поведения, так как наивно предполагать, что эта однородность связана только с передвижением рыб против течения.

Таким образом, остается невыясненным один из существенных вопросов явления стайности рыб, вопрос о происхождении состава рыб в стаях и о приспособительном значении этого состава для стайного поведения рыб. Не ясен также вопрос и о том, как возникает и само явление стайности. Эти вопросы касаются сущности самого явления стайности.

В свете теории элементарных популяций очевидно, что состав рыб в стаях обязан именно элементарным популяциям. Мы говорили выше, что не только в одной стаях, но и в разных стаях одной и той же элементарной

популяции, которая вошла в пролив (см. рис. 5, 6), рыбы были одинаковыми, но в то же время хорошо отличались от состава рыб в стаях других элементарных популяций.

Можно ли сказать, что те виды рыб, которые образуют элементарные популяции, могут вести стайный образ жизни, т. е. образовывать мощные стай и косяки? Конечно, здесь не имеются в виду такие рыбки, как зеленушка или пескарь, которые могут образовывать небольшие стайки, но такие рыбы, как сельдь, треска, хамса, скумбрия, безусловно, являются стайными рыбами. В известное время они собираются огромными стаями и совершают миграции. И в этом случае мы имеем дело с настоящим явлением стайности.

В свете теории элементарных популяций нам теперь ясен вопрос о происхождении состава рыб в стаях. Гидродинамическая теория должна быть, конечно, отброшена, тем более что она никак не может объяснить сходства рыб в стаях, как и в элементарной популяции, не только по размерам, но и по всем физиологическим признакам.

Какое же приспособительное значение в стайном поведении имеет это физиологическое сходство рыб в стаях? Огромное, так как без этого сходства вряд ли могло вообще существовать явление стайности. Это явление ведь замечательно целостностью поведения рыб в стаях. Все рыбы одной стай моментально реагируют одинаково и четко на определенный раздражитель. Конечно, большую роль играет непосредственный контакт между рыбами и рефлекс подражания, т. е. чувство контакта, но оно проявляется в значительной мере условнорефлекторным путем, а условнорефлекторная реакция подстилается определенным состоянием рыбы и связанным с ним безусловным рефлексом.

Нерестовая стая ведет себя иначе, чем мигрирующая на зимовку или нагуливающаяся стая. Поведение таких стай может резко отличаться во многих отношениях. Нельзя себе представить однообразия в поведении стай, если она будет наполовину состоять из голодных рыб, а наполовину из сытых; рыб с текучими половыми продуктами и с давно выметанными или с еще незрелыми гонадами. Такая стая неминуемо распалась бы. Стайное поведение возможно только в том случае, если рыбы, составляющие стай, будут физиологически сходными и обладать одинаковым сезонным и суточным ритмом жизнедеятельности. В этом и заключается приспособительное для стайного образа жизни значение состава рыб в стаях.

Явление стайности не может осуществиться, если у рыб на данной акватории будет разный физиологический ритм, например, если одни рыбы будут более подготовлены к миграции, скажем на зимовку, чем другие.

Чтобы собраться вместе в крупные стай, рыбы обязательно должны иметь одинаковое физиологическое состояние, которое обуславливает миграционный стимул, а следовательно, и явление стайности. Чем большее количество рыб на данной акватории будет иметь одинаковое физиологическое состояние, тем стай и скопления стай будут более мощными.

Мы уже рассматривали азовскую хамсу, у которой на больших пространствах наблюдалась одинаковая подготовленность к зимовальной миграции (см. рис. 1) и это характеризовало элементарную популяцию. Именно это и объясняет нам существование во время миграции обширных стай и мощных скоплений стай, которые ведут себя как одно целое. Явление стайности тем и замечательно, что рыбы, образуя обширные стай, устремляются все вместе в определенное время года и в определенном направлении к местам размножения, нагула или зимовки. Явление стайности выражается именно в этом инстинкте собираться в обширные стай и мигрировать на далекие расстояния в поисках пищи, мест размножения или зимовки. Здесь недостаточно одного чувства контакта, которым обладают все рыбы независимо от того стайные они или нестайные. Явление стайности, характеризующееся массовым одновременным совместным перемещением рыб в определенном направлении, требует, прежде всего, чтобы этот инстинкт проявлялся сразу у большой массы рыб.

Было бы чудом, если бы рыбы, ранее не жившие вместе, пришли на какой-либо участок моря, чтобы образовать единую физиологическую однородную популяцию. Такого чуда и не происходит. Совместное существование физиологически сходных рыб имеет место, как мы видели в элементарной популяции, задолго до того, как рыба начинает собираться в обширные стаи. Помимо элементарных популяций явление стайности возникнуть не может.

В свете теории элементарных популяций просто объясняется и подбор рыб по линейным размерам в отдельных стаях и в стаях всего скопления. Такой подбор уже существует в элементарных популяциях, а коль скоро стаи возникают из рыб, составляющих элементарную популяцию, то и они будут состоять всегда из рыб одинакового размера. Внезапное исчезновение стаи и столь же внезапное ее возникновение не мешают однородности состава рыб в стаях, так как при возникновении заново, сколько бы раз оно не происходило, стаи всегда будут состояться из рыб одной и той же элементарной популяции и именно поэтому состав рыб в стае будет всегда одинаковым, соответствующим материнской элементарной популяции. Итак, при возникновении стаи каждый раз заново будет обеспечиваться физиологически одинаковый состав рыб в этих стаях, так как такое возникновение всегда будет происходить в пределах ареала материнской элементарной популяции.

Даже при смешивании различных элементарных популяций стаи, принадлежащие к различным популяциям, не теряют свою индивидуальность и не смешиваются со стаями другой популяции.

Мы уже отмечали, что еще А. К. Токарев наблюдал у кильки при лове ее на свет, что стаи различных смешавшихся в зоне света элементарных популяций продолжают держаться обособленно. Так как смешивались популяции молодых кильки и элементарная популяция взрослых кильки, то их стаи хорошо различались по величине рыб и были хорошо видны в зоне освещения.

Таким образом, сущность явления стайности заключается в физиологическом сходстве рыб, составляющих стаю, а в конечном счете определяется элементарными популяциями, но не сводится к ним. Эти явления разного порядка. Элементарная популяция — биологическая группировка, устойчивая во времени и в пространстве, представляющая единицу популяционной структуры вида; стайность — это явление, связанное с поведением рыб, а не с популяционной структурой вида, сама стая может быть очень неустойчива.

Изучение стайного поведения рыб мы отнюдь не противопоставляем исследованиям элементарных популяций. Для дальнейшего развития представлений об элементарных популяциях рыб огромное значение имеет изучение стайного поведения рыб. Например, нами было замечено, что благодаря элементарным популяциям азовская хамса легко находит Керченский пролив во время миграции из Азовского в Черное море. На рис. 39 было показано, как происходит амeboобразное передвижение элементарной популяции в поисках Керченского пролива, как отдельные косяки этой популяции передвигаются в разные стороны в поисках пролива и элементарная популяция как гигантская амеба, выпуская свои псевдоподии в разные стороны, в конце концов находит пролив. Какой-то косяк, случайно попав на ориентир, указывающий путь к проливу, устремился в пролив и повлек за собой сразу идущие стаи.

Каким же образом осуществляется контакт между стаями одной и той же элементарной популяции? Этот вопрос относится уже к проблеме стайного поведения рыб, но, как видите, тесно связан с вопросом об элементарных популяциях.

В настоящее время перед ихтиологами ставится задача управления поведением стай рыб, но мне кажется, что это задача все же частного порядка, хотя и очень важная. Сейчас уже должна быть поставлена более широкая задача, решение которой действительно может повысить эффективность промышленного рыболовства. Я имею в виду задачу управления поведением

элементарной популяции в целом, состоящей из тысячи косяков и стай, но проявляющей, как мы видели, единство в своем поведении. Это дало бы возможность действительно направлять миграционные пути целых элементарных популяций. В природе миграции рыб осуществляются не отдельными стаями, а элементарными популяциями. Рыбы, будучи в отдельной, обособленной от элементарной популяции стае, никогда не смогли бы найти жизненно необходимые им места при передвижении на большие расстояния¹. Следовательно, говоря об управлении поведением стай рыб, пора уже ставить вопрос об управлении поведением всей элементарной популяции. К сожалению, до сих пор существование в природе элементарных популяций рыб недооценивается.

Я привел пример того, какое значение имеет изучение стайного поведения рыб для развития теории элементарных популяций, но несомненно также, что и теория элементарных популяций поможет полнее и глубже представить себе само явление стайности.

Следует заметить, что развитие исследований стайного поведения рыб идет несколько односторонне. Почти не обращается внимания на то, у каких рыб изучается стайное поведение, у стайных или нестайных. Мне представляется, что это далеко не безразлично. Стайные рыбы, особенно в период миграции, ведут себя совершенно по другому, чем рыбы нестайные. Такое отличие в их поведении наблюдается и в тот период, когда эти рыбы больших стай не образуют, например в период нагула.

ПРИЧИНЫ КОНЦЕНТРАЦИИ И РАССЕИВАНИЯ РЫБ В СВЕТЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Типично стайные рыбы образуют промысловые концентрации. Вопрос о причинах концентраций рыб и их устойчивости имеет огромное значение для промысла рыб. Между тем этот вопрос является далеко не выясненным. Еще И. И. Месяцев справедливо отмечал нашу неосведомленность в этом вопросе и пытался по-новому подойти к решению его. Если и известны места, где можно встретить промысловые скопления рыб, то причину этих скоплений узнать часто не удается.

Скопления во многих случаях не являются устойчивыми. Они могут неожиданно возникнуть и также неожиданно исчезать. Лабильность таких промысловых скоплений была отмечена А. К. Токаревым у сельди по записям эхолота. Если причины концентраций рыб нами еще мало изучены, то еще меньше известно о причинах их рассеивания. Основная причина слабой изученности вопроса о возникновении промысловых скоплений рыб и их рассеивания заключается, как мы полагаем, в игнорировании группового поведения рыб, в игнорировании, в конечном счете, того факта, что рыбы, могущие образовать промысловые концентрации, живут и передвигаются не в одиночку, а элементарными популяциями.

Обратимся, например, к работам, в которых рассматривается вопрос о причинах концентраций рыб на местах нагула. Период нагула занимает наиболее продолжительное время годового жизненного цикла рыб, и поэтому очень часто промысел облавливает рыб на местах их питания.

Еще в 20-е годы нашего столетия исследователи пытались найти причины концентрации рыб на местах питания. При этом исходили из того, что наибольшие концентрации рыбы бывают там, где больше корма. Так, например, Savag (1922) пытался установить прямую связь между количеством планктона и величиной уловов сельди. Он сконструировал так называемый планктонный индикатор, чтобы по количеству калынусов на диске этого индикатора судить о возможной величине улова сельди. Такие же попытки делали и другие исследователи.

¹ Ошибочно полагать, что приспособительное значение отдельной стаи заключается в поисках необходимых мест.

По существу главный вопрос о том, где искать рыбу в период ее нагула, решался правильно. Ее надо искать там, где имеется ее корм. Именно такое решение вопроса помогало промыслу найти места скопления рыбы (Воробьев, 1947; Лебедев, 1936 и др.). Однако поиски непосредственной связи между количеством корма и величиной концентрации рыб не привели к положительным результатам и были оставлены.

Если бы рыбы вели себя независимо одна от другой и нагуливались бы в одиночку, а не в элементарной популяции, тогда еще можно было бы представить, что чем больше организмов на кормовом пятне, тем больше рыб оно привлечет. Но при наличии группового, стайного поведения рыб на местах питания этого представить никак нельзя.

Для наглядности приведем такой пример: никто никогда не скажет, что количество коров на лугу зависит от количества травы. Число коров будет для данного стада постоянным, но число коров на определенную площадь луга будет зависеть не от количества травы, а от размеров площади луга в целом: чем меньше эта площадь, тем будет большая плотность коров на единицу площади, т. е. концентрация особей данного стада на кормовом пятне будет зависеть не от количества корма, а от размеров самого кормового пятна и от количества особей в самом стаде. Это же рассуждение применимо и к рыбам. У рыб имеются элементарные популяции, которые и определяют групповое или стайное поведение. Количество рыб в элементарной популяции не зависит от количества корма на данном кормовом пятне, однако величина промысловой концентрации находится в обратной зависимости от размеров площади кормового пятна и в прямой — от количества рыб в элементарной популяции. Чем больше площадь, тем меньше промысловая концентрация и наоборот, конечно до известного предела. На слишком большом по площади кормовом пятне элементарная популяция займет наибольшую для себя площадь, но такую, чтобы не нарушался контакт между особями одной и той же элементарной популяции, и, наоборот, на слишком маленьком по площади кормовом пятне не может уместиться вся элементарная популяция.

Следует заметить, что сама величина элементарной популяции, вероятно, зависит от того, в каком водоеме она обитает. В океане, где кормовые пятна могут быть больших размеров, численность рыб в элементарных популяциях соответственно больше, чем в морях, а тем более озерах или реках. Вероятно поэтому элементарные популяции сельди или морского окуня в океане достигают больших размеров и не могут быть сравнимы с размерами элементарных популяций азовской хамсы или каспийской воблы, кормовые площади и площади размножения которых несравненно меньше, чем в океанах. Поэтому явление стайности в океанах гораздо грандиознее, чем в небольших водоемах. Таким образом, мы предполагаем, что существует обратная связь между величиной концентрации рыб и размерами кормового пятна.

Количество корма играет определенную роль в устойчивости промыслового скопления рыб на данном кормовом пятне. Чем больше корма, тем дольше будут находиться здесь рыбы и наоборот. Такая связь совершенно очевидна. Все эти рассуждения основываются на наблюдениях за элементарными популяциями воблы во время нагула (Лебедев, 1930).

Остановимся еще на вопросе о причинах промысловых скоплений рыб в период их миграций. К решению этого вопроса также необходимо подойти с точки зрения группового поведения рыб, принимая что рыбы передвигаются не отдельными мелкими стайками, а элементарными популяциями, могущими включать многочисленные стаи различной величины. Если принять именно такое групповое поведение больших масс рыб, то не представит труда понять некоторые причины концентраций и расселения рыб.

На рис. 38 была приведена карта распределения передвигающейся элементарной популяции азовской хамсы в период ее миграции на зимовку.

Передвигаясь с севера на юг, как это видно по расположению некоторых косяков и по конфигурации самой элементарной популяции, передние стаи

этой группировки достигли берега. Сзади расположенные стаи, идущие в том же направлении, дойдя также до берега, прижались к передним и, в конце концов, образовалось скопление рыб. Это скопление вызвано не стремлением рыб отдохнуть, а вероятно, тем, что элементарная популяция на своем пути при ориентированном движении в одном направлении встретила препятствие в виде суши. Передние стаи, остановившись перед препятствием, создали затор и заставили накапливаться сзади идущих. Так образовалась и, вероятно, всегда образуется во время миграции промысловая концентрация хамсы у берегов. Однако такая концентрация не может быть достаточно продолжительной, так как передвигаясь в поисках пролива, косяки начинают перемещаться в разных направлениях и концентрация рассредоточивается. В данном случае препятствием на пути ориентированного движения был берег, но могли быть и другие препятствия — сильное противотечение, затормозившее передние стаи элементарной популяции, или др.

Возможно также накопление косяков и стай элементарной популяции в определенных местах для отдыха, о чем говорил И. И. Месяцев. Иными словами, всякая остановка из-за препятствия или отдыха при ориентированном движении элементарной популяции в целом (а не отдельных стайек) должна вызвать образование промысловой концентрации на миграционном пути. При возобновлении движения элементарной популяции, и особенно в поисках дальнейшего пути к жизненно важным районам, происходит рассеивание создавшихся концентраций. Оно может быть быстрым или медленным в зависимости от скорости нового движения элементарной популяции.

Заканчивая рассмотрение практически важного вопроса о причинах концентрации и расселения рыб, мы показали на некоторых примерах, как можно подойти по-новому, в свете теории элементарных популяций, к решению этого сложного вопроса.

Мы уверены в том, что непрерывное наблюдение за элементарными популяциями в течение даже нескольких дней поможет гораздо быстрее и полнее выяснить эти вопросы, чем при помощи отрывочного эхолотирования без биологического контроля. Биологический анализ дает возможность определять, косяки какой элементарной популяции записал эхолот.

Применение различных технических средств с одновременным обловом рыбы для биологического анализа открывает новые возможности для непрерывного и длительного наблюдения за одними и теми же элементарными популяциями рыб. Это дает возможность решить многие вопросы явления стайности и миграций рыб и управлять ими.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассматривая явление стайности, мы попытались в свете теории элементарных популяций дать определение тому, что такое стайные рыбы в отличие от рыб не стайных, так как не существует достаточной ясности, каких рыб следует считать стайными, а каких нет.

Далеко не все рыбы, которые могут образовывать стайки, являются стайными рыбами, хотя, вероятно, все рыбы обладают чувством контакта и могут образовывать временные стайки.

Явление стайности характеризуется массовым, одновременным перемещением рыб в одном скоплении стай различного размера в определенном направлении в поисках мест размножения, нагула или зимовок. В известные периоды жизни стайные рыбы могут не образовывать стай.

Явление стайности, очевидно, связано с явлением миграций. Отдельные рыбы или даже отдельные стаи не могли бы найти жизненно важные места при передвижении на далекие расстояния. Только находясь в большом скоплении стай, связанных друг с другом, рыбы могут найти такие места.

Целостное поведение большой массы рыб одного скопления стай может быть только в том случае, если рыбы в таком скоплении будут физиологически сходными. Теперь ясно, что это физиологическое сходство не есть результат случайного подбора рыб, живших ранее в разных местах, а объясняется тем, что оно возникает на основе элементарных популяций.

ЗНАЧЕНИЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ ДЛЯ СОВРЕМЕННЫХ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ЗАДАЧИ СОВРЕМЕННОЙ ИХТИОЛОГИИ И КРИТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА НЕКОТОРЫХ МЕТОДОВ ИХ РЕШЕНИЯ

В последние годы на страницах печати неоднократно обсуждался вопрос о современных практических задачах ихтиологии. Эти задачи были ясно определены в 1951 г. на Всесоюзных конференциях и совещаниях по отдельным проблемам рыбохозяйственной науки. Все их можно свести к двум важнейшим задачам, сформулированным Е. Н. Павловским (1953).

1. Управление динамикой численности промысловых рыб для повышения рыбопродуктивности наших внутренних водоемов.

2. Повышение эффективности добычи рыбы в открытых морях.

В последние годы эти общие задачи получили в ряде статей конкретизацию. Довольно полно и в основном правильно эти задачи изложены в редакционной статье журнала «Вопросы ихтиологии» (1962). Главным содержанием советской биологической науки, по мнению авторов этой статьи, является «разработка путей перехода от промысла к рациональному высокопродуктивному хозяйству во внутренних водоемах и рациональному использованию рыбных ресурсов в Мировом океане и всемерном содействии этому переходу».

В статье правильно говорится о важнейшем значении, которое приобретает изучение процессов жизнедеятельности таких, как процесс роста, и выяснение закономерностей роста рыб в морфологическом, физиологическом и экологическом аспектах. От знания этих закономерностей зависит в большой степени и успешное управление этими процессами, определяющими в значительной мере продуктивность стада рыб. На первый план выдвигается изучение процесса питания рыб в связи с их ростом. Ставится задача изучения процессов созревания половых продуктов, жирности и упитанности рыб, а также питания рыб в связи с условиями жизни и поведения рыбы.

Эти новые задачи требуют изучения процессов развития жизнедеятельности в естественных условиях настолько, чтобы можно было управлять этими процессами. Управление процессами должно быть направлено прежде всего на увеличение численности ценных столовых промысловых рыб, таких, как осетровые, карп, сазан, лещ, вобла, лососевые и пр.

Главное внимание в решении задач рыболовства в Мировом океане должно быть направлено на изучение структуры популяций видов, на разработку методов промысловой разведки и эффективных способов лова рыбы. Но имеем ли мы в настоящее время такие методы, которые бы позволили решить поставленные задачи, и не стоит ли отказаться от устаревших методов исследования?

Долгое время в рыбохозяйственной науке господствовал статистический метод научно-промысловых исследований. В основе этого метода лежит не наблюдение за жизнедеятельностью конкретных биологических групп рыб, а обработка статистических сведений по уловам рыб во времени и в пространстве.

Статистический метод получил свое выражение и в так называемых регулярных наблюдениях, в которых по заранее намеченным станциям, расположенным чаще всего по геометрическому принципу, производится сбор стандартного, по возможности разностороннего, материала (гидрохимического, гидрологического, гидробиологического и ихтиологического). Этот материал затем статистически обрабатывается, усредняется по районам, сезонам, годам, а затем сравнивается. Из этого сравнения делают выводы о биологических закономерностях в распределении рыб, их питании и пр.

Как бы ни был количественно велик материал, но при такой обработке он позволяет лишь констатировать то, что уже имело место, но не дает возможности исследовать явление биологически в его становлении, развитии и затухании. При такой системе работ исследователь лишен возможности детально проследить любой биологический процесс в естественных условиях. Эта работа отрывает биолога от наблюдений в природе и превращает его в кабинетного ученого-статистика, сортирующего карточки.

Конечно, в новых районах, а в некоторых случаях и в осввоенных промыслом районах нельзя обойтись без статистического метода¹. Он сыграл свою положительную роль особенно в оценке запасов рыб, кормовой базы и пр. Но следует признать, что в связи с современными сложными задачами он уже недостаточен, а в некоторых случаях он тормозит дальнейшее развитие ихтиологических морских исследований.

Важнейшими показателями жизнедеятельности рыб является линейный и весовой рост. Но до сих пор в ихтиологии в большинстве случаев используется метод усреднения, а не наблюдения за процессом роста рыб в природной обстановке. Такое усреднение исключает изучение роста рыб как процесса, тесно сопряженного с условиями внешней среды. Казалось бы, следить за ростом рыб очень просто. Для этого через равные промежутки времени нужно облавливать какой-то участок водоема, измерять и взвешивать рыб и таким образом определять как они растут за тот или иной промежуток времени. А. В. Морозов (1932) показал, что определить таким путем прирост молоди в естественных условиях невозможно, так как получается либо «обратный» рост, либо остановка в росте, либо чересчур буйный рост.

К не менее странным результатам приходят исследователи, пытавшиеся проследить суточный ход питания рыб в естественных условиях. Почти во всех случаях вместо закономерного подъема, а затем постепенного спада питания получают так называемые пики питания, которые часто трудно объяснить физиологически. Например, как понять, что у трески (Задульская и Смирнов, 1939) в течение всего трех часов вдвое уменьшается индекс наполнения желудков (с 117 до 58). Ведь это не согласуется с экспериментальными данными, говорящими о том, что у трески переваривание пищи идет гораздо медленнее (Карпевич и Бокова, 1936). Ракообразных треска переваривает в течение 3—3,5 суток, а рыбу — в течение шести суток. За первые сутки ракообразные перевариваются лишь на 22—23%, а по Е. С. Задульской и К. С. Смирнову получилось, что треска способна переварить пищу всего за 3 ч. Конечно, это явная ошибка. Я позволю себе остановиться еще на одной работе по исследованию суточного ритма питания и суточного рациона рыб, проведенного А. В. Коган (1963). Работа по тщательности выполнения не вызывает никакого сомнения. Автор работал в принципе так же, как и многие другие исследователи, изучающие ритмику питания и рацион рыб в естественных условиях. Мы выбрали именно эту работу, во-первых, потому что она относится, в противоположность рассмотренной выше, к последним годам, и, во-вторых, потому что она нами оценивается как одна из самых совершенных. Несмотря на это, она грешит одним

¹ Автор делает различие между методом как теорией исследования и методикой как приемом исследования и считает, что статистическая методика крайне необходима во всех биологических исследованиях, в том числе и ихтиологических.

общим для многих таких работ недостатком. Автор не обращает внимания на то, с каким биологическим материалом он работает; с чистым или смешанным. Чтобы работать с чистым материалом, надо брать пробы, относящиеся к рыбам одной и той же элементарной популяции, что легко установить, сравнивая между собой вариационные кривые хотя бы линейных размеров рыб по отдельным уловам. Автор же ограничивается тем, что подбирает из уловов рыб одинакового размера, что не может обеспечить чистоту проб, так как в разных элементарных популяциях взрослых рыб всегда найдутся рыбы одинакового размера.

В ряде случаев у А. В. Коган получилось закономерное течение суточного ритма питания у леща, вполне объяснимого физиологически (например, рис. 5, правая часть), что нельзя сказать, к сожалению, о многих других случаях. Трудно физиологически правильно объяснить ряд фактов, приведенных автором, например, почему рационы лещей одного возраста при одинаковых температурных условиях и в сходных условиях питания отличались почти в 10 раз (см. табл. на с. 324, Коган, 1963). Нельзя также правильно объяснить, почему максимальный рацион наблюдался у лещей при минимальных температурах, а не наоборот? (Рацион 2,9% наблюдался в мае, а летом он был ниже, за исключением одного случая, где он был почти таким же — 3,0% (см. табл. на стр. 324). Не объясняет этого и сам автор.

Нет ясной закономерности и в суточном ходе питания леща. На рис. 1 (Коган, 1963) пик питания только один, на рис. 2 и 4 — два пика, имеются случаи, когда ясно выраженных пиков нет (рис. 1, левый и рис. 5, правый) и, наконец, имеется случай, когда наблюдается и площадка и пик питания (рис. 5, левый). Если есть пики, то они приходятся на разные часы суток (11, 13, 19 и 20 ч). Трудно объяснить, почему при одинаковых температурных условиях по-разному идет суточный ход питания, а при разных — одинаково. Так, например, в одном случае снижение кривой ритма питания от максимума до нуля проходит за 4 ч при температуре 14°С, а при температуре почти вдвое большей (27°С) такое же снижение происходит тоже за 4 ч (см. рис. 2, правая часть и рис. 3, левая часть). Или при одной и той же температуре (в июле) снижение кривой ритма питания от второго максимума до нуля идет за 11 ч, а в другом случае от второго максимума до нуля снижение идет только за 4 ч (рис. 2). Если эти кривые отражают в какой-то мере скорость переваривания, то эти данные не согласуются с известными по литературе, где выяснена теснейшая прямая связь между скоростью переваривания и температурой.

Таким образом, и в рассмотренной работе ряд полученных фактов не согласуется с тем, что известно по физиологии питания и пищеварения у рыб.

Это объясняется исключительно тем, что суточный ход питания изучался на смешанном материале. Авторы могли бы легко избежать такие недостатки, если бы они обращали внимание на биологический состав уловов рыб.

Работая на одном месте и облавливая рыбу каждые 3—4 ч, исследователь может встретить различные группы рыб, тем более это вероятно в том случае, когда пробы берутся в одном и том же участке через каждые 5 или 10 дней, например, для наблюдения за ростом молоди рыб. В этом случае почти наверняка исследователь встретит различные элементарные популяции рыб, состоящие из особей различных размеров, причем во всевозможных комбинациях, и неизбежно получится то, что обнаружил А. В. Морозов — или уменьшение размеров, или остановку в росте вместо интенсивного роста, или, наоборот, чересчур быстрый рост, т. е. получатся не менее странные результаты, чем при изучении суточного хода питания рыб в цитированных выше работах.

И мы еще раз подчеркиваем, что смешанный, гетерогенный материал, с которым встречаются исследователи, лишает ихтиологов возможности исследовать с необходимой точностью важнейшие процессы жизнедеятельности, без чего не может быть правильно решена ни одна из современных задач ихтиологии.

Гетерогенность объясняется сложной структурой политипических видов и тем, что даже возрастная группа далеко не является гомогенной по своему составу, она состоит из различных элементарных популяций, отличающихся как по темпу роста, так и по сезонным и суточным ритмам жизнедеятельности.

Метод различения элементарных популяций, разработанный в настоящее время достаточно полно, позволяет ликвидировать основную трудность в исследовании процессов жизнедеятельности рыб, таких, как процесс роста и питания рыб в природных условиях.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ И ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ РЫБ

В изучении питания рыб в настоящее время главное внимание обращается на определение суточного рациона. Для этого прежде всего нужно исходить из правильно установленного суточного ритма питания. Представьте себе, что физиолог, изучая какой-либо процесс, начинает исследование на одном организме, потом на каком-либо другом и закончит это исследование на пятом. Такой физиолог никакой закономерности в исследовании процесса не обнаружит, тем более если ему попадутся организмы с различным физиологическим состоянием. Поэтому в физиологических, генетических и других экспериментах прежде всего требуется, чтобы исходный материал был гомогенным, чистым, а не смешанным.

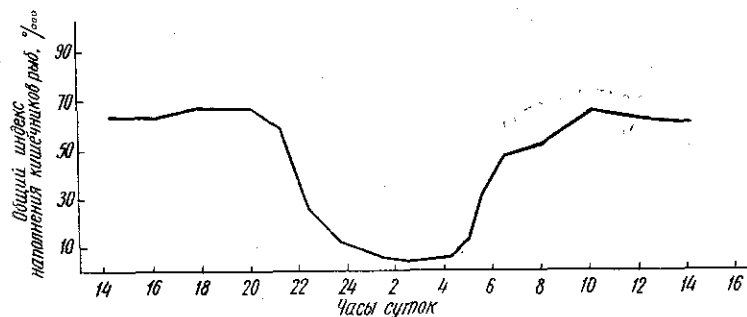


Рис. 57. Суточный ход питания молоди воблы (31 июля—1 августа 1959 г.).

В ихтиологии это основное правило исследования не соблюдается.

Обратимся к примерам исследования ритмики питания рыб, когда имеется смешанный и биологически однородный материал.

Основная ошибка А. В. Коган заключалась в том, что она не анализировала биологический состав рыб в уловах ни в отношении размеров рыб, ни в отношении массы (веса), упитанности, половой зрелости и пр.

Совершенно другие результаты получаются в том случае, когда исследователь исходит из элементарной популяции и каждый раз определяет принадлежность рыб именно к той элементарной популяции, на которой он начал работать. Всегда можно получить однородный материал, если суточную станцию располагать в центре ареала данной элементарной популяции.

Выше представлены данные о составе рыб в уловах молоди воблы на суточной станции, проведенной В. А. Ионовой в авансдельте Волги в районе о-ва Зюдева. Станция была расположена в центре ареала элементарной популяции (31 июля—1 августа 1959 г.). На рис. 57 видно, что у молоди воблы закономерный ход питания. Наблюдается закономерный подъем питания в утренние часы, равномерное питание в дневные часы и, наконец,

постепенный спад питания в вечерние часы. На рис. 24 представлены вариационные кривые длины тела молоди воблы, пойманной на станциях описываемой суточной серии. Видно, что в течение суток ловилась одинаковая рыба, поэтому и наблюдался закономерный ход питания.

На рис. 58 приводится суточный ход питания молоди воблы второй суточной серии станций, сделанных в районе тех же островов авандельты 15—16 июля 1959 г. В отличие от рис. 57 здесь имеется «пик» питания (в 17 ч) и резкий подъем питания от 4 до 7 ч. Эти аномалии легко объясни-

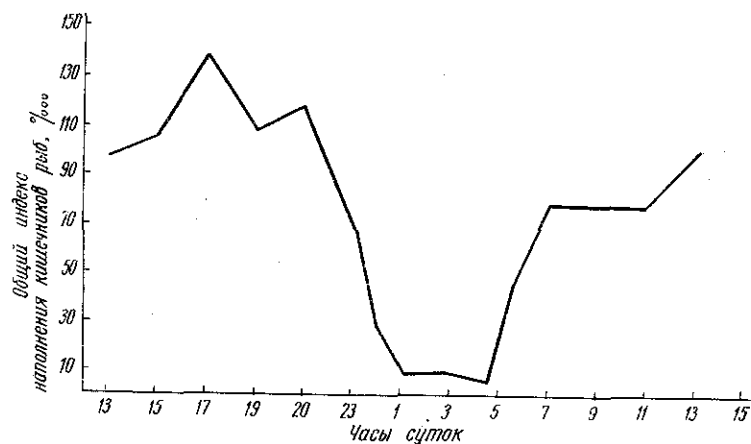


Рис. 58. Суточный ход питания молоди воблы 15—16 июля 1959 г.

мы, так как в эти часы к месту лова подходили стайки из соседней группировки. Суточная станция была сделана в пределах второй элементарной популяции, но недалеко от границ первой группировки, состоящей из рыб с модальным классом 25—30 мм; у воблы второй группировки рыбы модального класса имели длину 30—35 мм. На рис. 22 приведены вариационные кривые длины тела молоди воблы, пойманной на станциях суточной серии. Легко заметить, что вариационные кривые в 7 и 17 часов совершенно ясно отличались от всех других очень сходных между собой вариационных кривых. Если бы А. В. Коган и другие авторы привели бы данные о составе рыб в уловах, легко было бы объяснить все те пики в питании рыб, которые они приняли за истинный ход питания.

Ни в одном случае авторы, работавшие по определению суточного хода питания рыб и основывающиеся на элементарных популяциях, не имели в своем материале таких пиков у безжелудочных рыб, которые встречаются в других работах, где никакого внимания не обращается на однородность сравниваемого материала. Невозможно считать достоверными, а следовательно, и научными те исследования, в которых при изучении процессов жизнедеятельности рыб, таких, как питание или рост, игнорируется «чистота» материала. Правильное изучение суточного хода питания легко приводит к определению величины суточного рациона рыб. Для этого необходимо уловить момент спада или подъема питания. Методика определения величины суточного рациона рыб на примере молоди и взрослой воблы подробно описана в статье Н. С. Новиковой (1949, 1951, 1956) и В. А. Ионовой (1960, 1963). В. А. Ионова на примере молоди воблы разработала экспресс-метод, позволяющий только по одной пробе определять величину суточного рациона рыб. На большом материале она доказала правомочность этого метода.

Некоторые авторы (Коган, 1963 и др.) стремились использовать метод, примененный Н. С. Новиковой для определения величины суточного рациона. Однако они не поняли самой сущности метода и отказались от него, так как, по их наблюдениям, равномерного питания рыб в течение суток не происходит.

Для того чтобы решить вопрос о равномерности питания, необходимо было брать пробы из сравнимых уловов, т. е. работать, имея чистый, однородный материал из одной и той же группировки. Авторы часто указывают на то, что они брали пробы у рыб одного размера. Однако в различных элементарных популяциях могут встречаться особи одинакового размера, но тем не менее они будут отличаться по уровню питания (табл. 35).

Таблица 35

Сравнение интенсивности питания молоди воблы близких размеров, но разных элементарных популяций (1 и 2) и разных размеров, но одной и той же элементарной популяции (2) (по Ионовой)

| Номер элементарной популяции | Размеры рыб, мм | Масса рыб, мг | Средние индексы наполнения по отделам, ‰ | | | Общий индекс наполнения, ‰ |
|------------------------------|-----------------|---------------|--|-------|-------|----------------------------|
| | | | I | II | III | |
| 1 | 35—40 | 971 | 34,83 | 64,48 | 42,98 | 142,29 |
| 2 | 40—45 | 1160 | 40,89 | 35,43 | 23,56 | 99,88 |
| 2 | 20—25 | 187,4 | 33,30 | 32,87 | 29,13 | 95,30 |
| 2 | 25—30 | 281,4 | 33,40 | 33,27 | 29,85 | 96,52 |
| 2 | 30—35 | 482,8 | 35,37 | 30,24 | 26,10 | 91,71 |

В одной группировке модальный класс находится в пределах 35—40 мм, тогда как у другой группировки — в пределах 40—45 мм. В пределах этих группировок много рыб имеет один и тот же размер. Вторая группировка имеет в своем составе рыб от 23 до 53 мм, а первая — от 27 до 57 мм, т. е. размеры рыб почти одинаковые, но величина индексов наполнения разная.

Н. С. Новикова также показала, что у рыб одинаковых размеров индексы наполнения могут быть самые различные.

Следовательно, нужно исходить не из размеров отдельных рыб в пробе, а из анализа вариационного ряда линейных размеров и др. признаков, тогда легко обнаружить посторонние для суточной станции пробы и не принимать их в расчет. Сущность метода Н. С. Новиковой заключается в том, чтобы брать пробы из уловов, полученных из одной и той же элементарной популяции. Прежде чем сравнивать пробы, Н. С. Новикова сопоставляла характеристики состава воблы в уловах суточной серии станций (табл. 36).

Для определения суточного хода питания воблы было сделано 10 станций с 15 ч 6 октября до 11 ч 7 октября. Вобла питалась преимущественно монодакной.

Для более точного сравнения рядов распределения по длине, упитанности по Фультоу и Кларк дана табл. 37 из работы Н. С. Новиковой, в которой сравниваются $M_{\text{ант}}$ всех рядов по отдельным станциям. Из всех станций выделяются две — 257 и 307, которые дают почти по всем вариационным рядам с другими станциями $M_{\text{ант}}$ больше 3. Следовательно, состав рыб на этих станциях статистически реально отличается от всех остальных, тогда как между остальными станциями по составу рыб реального различия нет. На большинстве станций вобла относилась к одной и той же группировке. Так как вобла на станциях 257 и 307 заметно отличалась от остальных, эти две станции пришлось выбраковать и после этого анализировать суточный ход питания воблы.

Характеристика состава воблы в уловах суточной серии станций 6—7 октября 1946 г. в районе Чистой банки
(по Н. С. Новиковой)

| Номер трала | Время суток, ч—мин | Элементы вариационного ряда | | | | | | | | | | | | Самцы, % | | | |
|-------------|--------------------|-----------------------------|------|-------|--------|----|------|--|--------|----|------|---------|--------|----------|-------------------------------------|--|--|
| | | по промерам длины (l) | | | | | | по коэффициенту Фульгона (упитанность) | | | | | | | по коэффициенту Кларк (упитанность) | | |
| | | n | M | σ | m | n | M | σ | m | n | M | σ | m | | | | |
| 305у | 15—30 | 156 | 19,5 | ±1,33 | ±0,107 | 46 | 2,37 | ±0,140 | ±0,021 | 46 | 1,98 | ±0,113 | ±0,016 | 26 | | | |
| 306у | 17—00 | 55 | 19,2 | ±1,40 | ±0,189 | 51 | 2,37 | ±0,123 | ±0,017 | 52 | 1,98 | ±0,099 | ±0,014 | 29 | | | |
| 257б | 18—20 | 75 | 19,8 | ±1,33 | ±0,154 | 75 | 2,42 | ±0,202 | ±0,025 | 75 | 2,02 | ±0,146 | ±0,017 | 36 | | | |
| 252г | 21—15 | 120 | 19,3 | ±1,26 | ±0,115 | 55 | 2,30 | ±0,167 | ±0,023 | 49 | 1,93 | ±0,0141 | ±0,020 | 33 | | | |
| 253г | 0—35 | 45 | 19,3 | ±1,43 | ±0,213 | 42 | 2,32 | ±0,152 | ±0,023 | 41 | 1,94 | ±0,104 | ±0,016 | 32 | | | |
| 254г | 2—35 | 26 | 18,8 | ±1,06 | ±0,208 | 26 | 2,30 | ±0,150 | ±0,029 | 26 | 1,95 | ±0,136 | ±0,026 | — | | | |
| 307у | 6—15 | 39 | 18,3 | ±1,43 | ±0,229 | 39 | 2,19 | ±0,151 | ±0,024 | 39 | 1,88 | ±0,129 | ±0,021 | 59 | | | |
| 308у | 7—45 | 18 | 19,5 | ±1,77 | ±0,417 | 18 | 2,25 | ±0,169 | ±0,040 | 18 | 1,98 | ±0,105 | ±0,025 | — | | | |
| 309у | 9—30 | 21 | 19,7 | ±1,12 | ±0,311 | 12 | 2,21 | ±0,189 | ±0,055 | 13 | 1,97 | ±0,097 | ±0,027 | — | | | |

Примечание. Станции 257б и 307у выбракованы.

Показания M_{diff} по средним длины и упитанности по Кларк и Фульгону для группировки «19,5» (район Чистой банки) (по Н. С. Новиковой)

| Номер трала | Наименование рядов | Номер трала | | | | | | | | |
|-------------|--------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-------------------|
| | | 305 | 306 | 257 | 252 | 253 | 254 | 307 | 308 | 309 |
| 306 | Д УФ УК | 1,36 0 0 | | | | | | | | |
| 257 | Д УФ УК | 1,61 1,60 1,74 | 2,47 1,75 1,81 | | | | | | | |
| 252 | Д УФ УК | 1,28 2,24 1,92 | 0,45 2,41 2,08 | 2,70 3,75 3,46 | | | | | | |
| 253 | Д УФ УК | 0,84 1,60 1,74 | 0,35 1,72 1,90 | 1,94 3,13 3,47 | 0 0,60 0,39 | | | | | |
| 254 | Д УФ УК | 2,94 1,94 1,00 | 1,41 2,12 1,06 | 3,88 3,25 2,27 | 2,11 0 0,60 | 1,68 0,54 0,33 | | | | |
| 307 | Д УФ УК | 4,70 5,65 3,86 | 3,92 6,20 4,00 | 5,45 7,00 5,20 | 3,92 3,33 1,72 | 3,20 3,94 2,27 | 1,57 2,90 2,10 | | | |
| 308 | Д УФ УК | 0 2,67 0 | 0,65 2,80 0 | 0,68 3,70 1,33 | 0,46 1,08 1,56 | 0,42 1,52 1,35 | 1,51 1,02 0,83 | 2,50 1,30 3,06 | | |
| 309 | Д УФ УК | 0,53 1,34 0,40 | 1,23 1,43 0,40 | 0,26 2,60 1,11 | 1,06 0,53 2,07 | 0,96 0 1,98 | 2,13 0,47 1,20 | 3,30 3,30 3,70 | 0,36 1,40 0,30 | |
| 310 | Д УФ УК | 0,61 2,76 0,32 | 1,37 2,76 0,33 | 0,30 3,63 1,56 | 1,21 1,55 1,18 | 1,07 1,90 0,96 | 2,37 1,55 0,53 | 3,60 0,30 2,63 | 0,38 0,60 0,27 | 0 1,78 0,58 |

Примечание. Д — M_{diff} по средним размерам; УФ — M_{diff} по коэффициенту упитанности по Фульгону; УК — M_{diff} по коэффициенту упитанности по Кларк.

M_{diff} больше 3 выделено полужирным. Ст. 257 и 307 выбракованы.

Мы рассмотрим эти данные не только по различным отделам кишечника, но и по общим индексам наполнения, чтобы проследить их изменения во времени суток (табл. 38).

Таблица 38

Изменение общих индексов наполнения кишечника воблы и процента пустых кишечника по отделам в разное время суток 6—7 октября 1964 г. в районе Чистой банки у группировки «19,5» (по данным Н. С. Новиковой).

| Номер трала | Дата | Время суток, ч—мин | Пустых кишечника воблы по отделам, % | | | Общий индекс наполнения по отделам, ‰ | Число рыб |
|-------------|-----------|--------------------|--------------------------------------|------|------|---------------------------------------|-----------|
| | | | I | II | III | | |
| 305(у) | 6 октября | 15—30 | 4,4 | 2,2 | 4,4 | 114,3 | 46 |
| 306(у) | 6 » | 17—00 | 4,3 | 0 | 0 | 121,5 | 47 |
| 252(т) | 6 » | 21—45 | 16,0 | 6,0 | 0 | 104,5 | 60 |
| 253(т) | 7 » | 0—35 | 46,0 | 5,0 | 5,0 | 70,0 | 41 |
| 254(т) | 7 » | 2—35 | 77,0 | 27,0 | 4,0 | 34,4 | 26 |
| 308(у) | 7 » | 7—45 | 100,0 | 89,0 | 44,5 | 5,8 | 18 |
| 309(у) | 7 » | 9—30 | 76,0 | 52,0 | 57,0 | 8,8 | 21 |
| 310(у) | 7 » | 11—05 | 46,0 | 38,0 | 54,0 | 24,8 | 13 |

Первые станции (305 и 306) сделаны в период равномерного, несколько нарастающего питания воблы. Общие индексы отличались незначительно.

В 21 ч 45 мин (ст. 252т) наблюдается изменение в суточном ходе питания. Общий индекс наполнения понижается и увеличивается процент пустых кишечника в I отделе, т. е. начинается спад питания рыб в группировке. В дальнейшем идет закономерное и постепенное прекращение питания: индексы наполнения неуклонно снижаются и повышается процент пустых отделов кишечника. На ст. 308 (у) в 7 ч 45 мин питание рыб полностью прекратилось. Первые отделы кишечника всех рыб оказались пустыми. В это время значение общего индекса наполнения кишечника воблы минимальное (5,8).

Меньше чем через 2 ч вобла снова начинает питаться.

Пользуясь данными суточного хода питания воблы, по табл. 38 легко вычислить величину суточного рациона воблы.

Для этого надо сравнить общие индексы наполнения кишечника рыбы в часы спада питания или, наоборот, в часы подъема питания. Чтобы определить эти часы, надо обратить внимание на то, в котором часу наблюдалось увеличение процента пустых кишечника в первых отделах, или время, когда началось уменьшение этих процентов.

Из табл. 38 ясно, что в 21 ч 45 мин начался спад питания, который продолжался до 7 ч 45 мин следующих суток. Чтобы узнать, какое количество пищи рыба переварила за время с 21 ч 45 мин до 7 ч 45 мин, т. е. за 10 ч, надо вычесть из 104,5 (общий индекс в 21 ч 45 мин) 5,8 (общий индекс в 7 ч 45 мин). Мы получим 98,7%, или 0,99% пищи от массы тела рыбы. За 1 ч это будет равно 0,099%, а за сутки — 2,38%. Средняя масса воблы в элементарной популяции была равна 173,5 г, следовательно, через кишечник за сутки прошло в данном случае 4,13 г пищи. Это и будет величина суточного рациона. Вобла потребляла монодакту и в данном случае рацион вычислен по ракушке. По экспериментальным данным Н. С. Новиковой, тело моллюска в раковине по весу составляет 57%, а раковина 43%. Отсюда рацион воблы по живому весу пищи, а не только по ракушке равен 9,6 г, т. е. 5,5% от массы тела при температуре 13°C.

Таким образом, метод различения элементарных популяций рыб дает возможность исходить при изучении процессов жизнедеятельности рыб из однородного, не смешанного материала.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ И ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА РОСТА РЫБ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Существующие в ихтиологии методы, как нам кажется, не позволяют проследить процесс роста морских рыб в природных условиях, а тем более непосредственно исследовать конкретные условия, которые определяют течение данного процесса. Огромное большинство работ по изучению роста рыб основывается на определении роста рыб по чешуе. По отдельным чешуям в большинстве случаев удается проследить годовой темп роста рыб.

Менее дробный во времени темп роста проследить таким способом не удается даже в том случае, когда исследуется прирост чешуи последнего года, да с достаточной определенностью не известно время закладки последнего годового кольца. Если бы даже это и было известно, то трудно или даже невозможно (для морских рыб) судить о конкретных условиях, от которых зависит темп роста рыбы.

Некоторые авторы для суждения о росте рыб в море использовали мечение. Однако эта методика также не позволяет проследить процесс роста рыб, так как всегда известны только две точки этого процесса, не более. Правда, можно снова выпустить в море помеченных рыб, но нет никакой гарантии, что эти рыбы будут выловлены и удастся определить третью точку процесса. Кроме того, при использовании указанной методики невозможно контролировать с достаточной степенью дробности внешние условия роста, что было бы интересно для решения современных задач ихтиологии¹.

Отсутствием в ихтиологии методов, которые бы позволили исследовать процесс роста рыб в связи с конкретными условиями жизни в море, и объясняется тот факт, что несмотря на огромную важность таких исследований нет ни одного примера наблюдения за процессом роста рыб в море. Во введении мы указывали на основную причину отсутствия таких исследований и методов и говорили о том, что подобные исследования могут быть осуществлены только в том случае, если ихтиологи будут основываться на наблюдениях за одними и теми же группами рыб в море.

В связи с этим большой интерес представляет работа Н. И. Чугуновой (1951) о росте и созревании воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Автор поставил перед собой задачу «подойти к вопросу о причинных связях роста, созревания и условий откорма воблы более глубоко, на конкретном и менее усредненном материале», чем это делал Г. Н. Монастырский (1940). Для решения этой задачи необходимо было исследовать не какие-то отрывочные моменты роста, а процесс роста рыб в естественных условиях.

Правильно оценивая указанную возможность, Н. И. Чугунова пишет: «Мы базировались на биологических группировках²... что позволяет рассматривать интересующие нас явления для отдельных групп рыб, в связи с определенными ареалами, временем и условиями откорма. Это дает возможность повторно исследовать в естественных условиях одних и тех же рыб, что весьма важно с методической и практической стороны».

Отрицая пожизненность этих группировок и предполагая вероятность их

¹ Способы мечения рыб, которые оставляют «следы» на костях и чешуе, как, например, мечение при помощи тетрациклина, позволяют наблюдать за ростом рыб меньше чем за год, что очень ценно, хотя и это не дает возможности проследить процесс роста в непосредственной связи с внешними условиями.

² Автор ссылается на работу Н. В. Лебедева «Элементарные популяции рыб». «Зоологический журнал». Т. XXV. Вып. 2, 1946.

различного генезиса, Н. И. Чугунова далее пишет: «Мы хорошо научились находить и проследить в море группировки воблы, состоящие из рыб, близких по размерам и физиологическому состоянию и живущих вместе более или менее длительное время, во всяком случае в течение нескольких месяцев периода откорма летом и осенью. Передвижения группировок в это время невелики (11)*, обычно в пределах нескольких квадратов, что дает возможность находить их несколько раз в течение сезона откорма. Небольшой размах колебаний биологических свойств рыб в одной и той же группировке дает нам право в ряде случаев пользоваться средними величинами, очень близко отражающими особенности рыб всей данной группировки¹. Обратимся к примерам из этой работы.

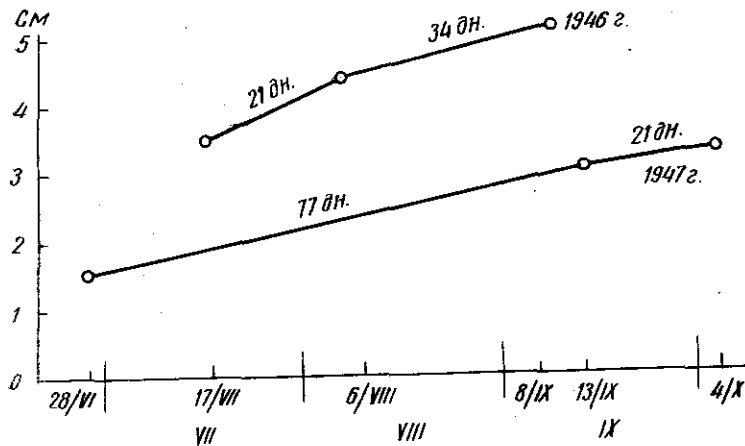


Рис. 59. Рост воблы в элементарных популяциях (по Н. И. Чугуновой).

На рис. 59, взятом из работы Н. И. Чугуновой, представлен график наблюдения роста воблы из двух разных группировок. В одном случае рост рыб прослеживался в течение 55 дней, в другом — в течение 98 дней. Исследуя одновременно условия откорма воблы, а также накопление жира и половое созревание, Н. И. Чугунова пришла к ряду весьма интересных выводов о зависимости полового созревания и роста воблы от условий откорма. Такие интересные, открывающие новые закономерности выводы могли быть получены на основе изучения процесса роста рыб в связи с другими процессами жизнедеятельности (половое созревание, накопление жира на кишечнике) и в связи с условиями питания. А это сделано потому, что автор исходил из наблюдения биологических группировок — элементарных популяций воблы.

Здесь уместно привести оценку указанной работы, сделанную проф. Л. А. Зенкевичем (1952): «Работа Н. И. Чугуновой по вобле едва ли не единственный пример в нашей литературе, когда рост, созревание и наступление половозрелости промысловой рыбы, а также ее жирность детально сопостав-

* Д. В. Радаков. Об элементарных популяциях северокаспийской воблы. М., 1946.

¹ Н. И. Чугунов а. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Труды ВНИРО. Т. XVIII, 1951, с. 153.

ляется с условиями питания на естественных местах откорма... В работе Н. И. Чугуновой ценно то, что она поставленную задачу разрешает применительно к отдельным «биологическим группировкам» и, таким образом, следит за ростом, созреванием и жирностью рыбы, взятой из одной и той же группировки, состоящей из рыб, близких по размерам и физиологическому со-

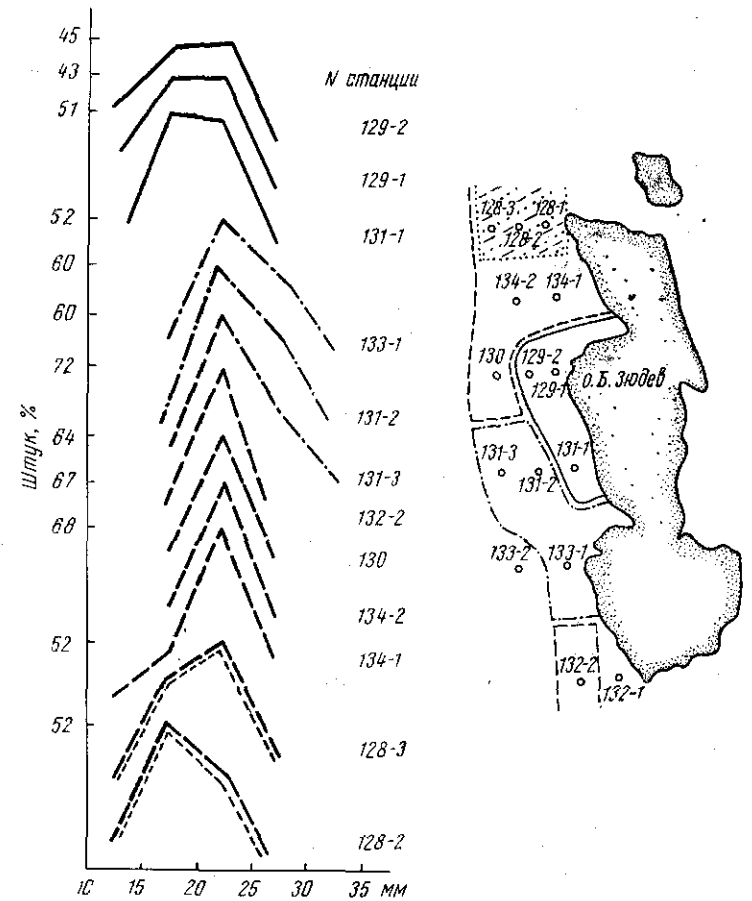


Рис. 60. Карта распределения элементарных популяций молоди леща в первом рейсе 6—7 июля 1956 г. и вариационные кривые длины рыб.

стоянию и живущих вместе более или менее длительное время, во всяком случае в течение нескольких месяцев периода откорма летом и осенью. Эта методика делает выводы автора особенно убедительными» (Зенкевич, 1952, с. 16).

Этот «едва ли не единственный пример», по выражению Л. А. Зенкевича был уже гораздо шире использован в работе А. Н. Паюсовой, а затем и других исследователей, в том числе и для непосредственного решения важ-

ных практических задач. Рассмотрим некоторые примеры из работы А. Н. Паюсовой (1960 и др.).

Впервые А. Н. Паюсова проводила наблюдения за ростом молоди леща в 1956 г. в авандельте Волги в районе о-ва Большой Зюдев. Скатывающаяся из дельты молодь леща, прежде чем уйти в море, задерживается в авандельте для нагула. В период массового ската молоди было сделано три рейса в авандельту 6—7, 13—14 и 18—20 июля. Расстояние между станциями в дол-

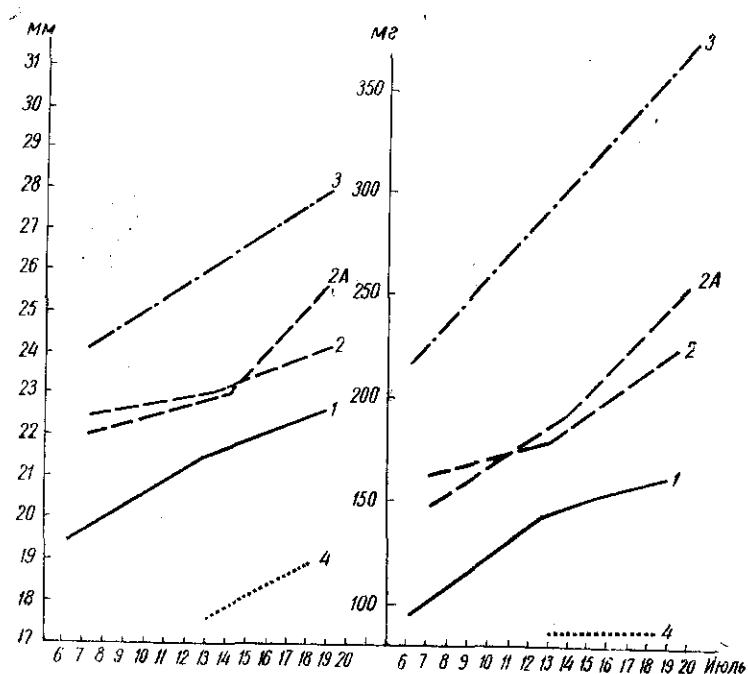


Рис. 61. Рост молоди леща с 6 по 20 июля 1956 г. в авандельте Северного Каспия.

готном направлении составляло 3—3,5 км. На рис. 60 представлена карта распределения группировок леща в первом рейсе. Три группировки хорошо выделяются по характеру вариационных кривых линейного размера рыб (левая часть рисунка). Станции, соответствующие этим группам кривых, в пространстве отражают наличие здесь трех элементарных популяций.

В последующих рейсах сделано больше станций и выявлены и другие группировки, но прежние вновь обнаружены. Наблюдая из рейса в рейс за каждой группировкой, отмеченной не только по длине, но и по другим признакам (средние масса, упитанность, зараженность метациркариниями и пр.), А. Н. Паюсова смогла проследить за линейным и весовым ростом леща в отдельных группировках. В табл. 39 и на рис. 61 приведены данные по весовому и линейному росту молоди леща в отдельных группировках.

Приведенные нами примеры показывают полную возможность исследования процесса роста рыб в природных условиях, благодаря выделению элементарных популяций и наблюдению за ними.

Своеобразной проверкой этого метода явилось бы одновременное наблюдение за ростом рыб, величиной их суточного рациона, а также условиями

Таблица 39

Линейный и весовой прирост леща за день

| Дата | Номер популяции | Средний прирост за день | | | |
|-----------------------|-----------------|-------------------------|------|-------|-------|
| | | длины | | массы | |
| | | % | мм | % | мг |
| С 6—7 по 13—14 июля | 1 | 1,43 | 0,28 | 7,23 | 6,79 |
| | 2 | 0,39 | 0,08 | 1,80 | 2,88 |
| | 2A | 0,66 | 0,14 | 4,07 | 5,94 |
| С 13—14 по 18—20 июля | 1 | 6,90 | 0,19 | 2,40 | 3,43 |
| | 2 | 0,99 | 0,23 | 3,67 | 6,63 |
| | 2A | 2,18 | 0,50 | 5,73 | 11,05 |
| | 4 | 1,46 | 0,25 | 0,46 | 0,39 |
| С 6—7 по 18—20 июля | 1 | 1,18 | 0,23 | 4,42 | 4,15 |
| | 2 | 0,69 | 0,15 | 2,60 | 3,16 |
| | 2A | 1,29 | 0,28 | 4,76 | 6,94 |
| | 3 | 1,02 | 0,24 | 3,90 | 8,38 |

питания. При правильном определении роста и величины суточного рациона должна наблюдаться прямая зависимость между ними. Должна существовать также прямая зависимость между количеством кормовых организмов, величиной рациона, приростом массы и линейным приростом.

Исследования молоди воблы и леща в авандельте показали, что между этими величинами существует прямая зависимость. Массовое определение величины суточного рациона рыб дало возможность многократно определять рацион рыб каждой группировки за отдельные промежутки времени, приросты массы и длины за эти же промежутки времени. Во время наблюдения за элементарными популяциями был собран также материал, характеризующий количество и качество кормовых организмов для молоди воблы и леща.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ И ВОЗМОЖНОСТЬ ДЛИТЕЛЬНОГО НАБЛЮДЕНИЯ ЗА ОДНИМИ И ТЕМИ ЖЕ ГРУППИРОВКАМИ РЫБ В МОРЕ

Метод различения элементарных популяций позволяет осуществить длительное наблюдение за группировками рыб не только в период нагула, но и во время миграции. Впервые это было доказано А. К. Токаревым, которому удалось проследить за передвижением одной и той же элементарной популяции хамсы в период миграции на зимовку из Азовского моря в Черное.

В середине сентября 1947 г. в специальном рейсе на исследовательском судне «Академик Зернов» мы совместно с А. К. Токаревым начали наблюдения за хамсой в южной части Азовского моря. Работы проводились к северу от мыса Зюк с 14 по 16 сентября (рис. 62). Здесь же в рейсе мы произвели анализ пойманной хамсы и в зависимости от результатов анализа выбирали место последующих станций. В табл. 40 приводятся данные о составе хамсы в группировке и на соседних с ней станциях.

Руководствуясь приведенными признаками, а также характером вариационных кривых (рис. 63), мы обнаружили, что на станциях 14, 15, 16 и 17 хамса была однородной по всем исследованным признакам и хорошо отли-



Рис. 62. Распределение группировок азовской хамсы в Азовском море с 14 по 16 сентября 1947 г.

Таблица 40
Показатели хамсы, выловленной в Азовском море [14—16 сентября 1947 г. Первое наблюдение (по А. К. Токареву)]

| Номер станции | Дата | Улов, кг | Число рыб | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Коэффициент упитанности по Фульто-ну | Примечание |
|---------------|-------------|----------|-----------|--------------------|------------------|--------------------------------------|---------------------------------|
| 6 | 14 сентября | 18,8 | 100 | 83,9 | 5,6 | 0,95 | Соседние с группировкой станции |
| 7 | 14 » | 19,6 | 100 | 83,4 | 5,7 | 0,98 | |
| 9 | 15 » | 19,7 | 100 | 84,1 | 5,9 | 1,00 | |
| 12 | 15 » | 21,0 | 100 | 82,8 | 5,6 | 0,99 | |
| 13 | 15 » | 53,0 | 100 | 84,0 | 5,9 | 1,00 | |
| 14 | 15 сентября | 25,4 | 100 | 80,8 | 5,4 | 1,03 | Группировка |
| 15 | 15 » | 12,7 | 100 | 80,4 | 5,4 | 1,04 | |
| 16 | 15 » | 6,9 | 100 | 80,3 | 5,4 | 1,05 | |
| 17 | 16 » | 25,5 | 100 | 80,3 | 5,4 | 1,05 | |
| 18 | 16 сентября | 6,4 | 100 | 85,0 | 5,5 | 0,90 | Соседняя с группировкой станция |

чалась от хамсы, пойманной на других станциях рассматриваемого района. Поэтому мы считаем, что она относится к одной и той же группировке.

С западной и южной сторон границы группировки наметились довольно точно, а с севера и с востока из-за отсутствия времени нам не удалось сделать дополнительных станций, поэтому границы группировки проведены условно.

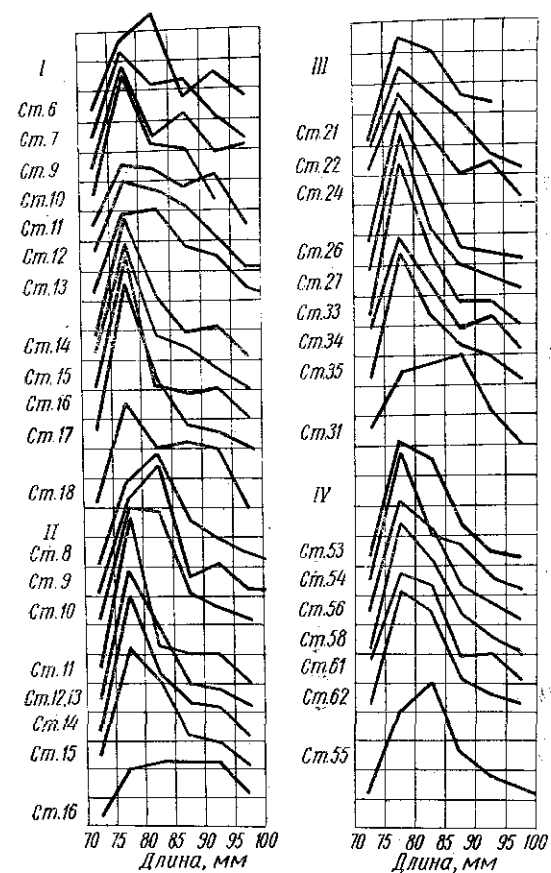


Рис. 63. Размерный состав рыб в группировках азовской хамсы 1947 г. Римскими цифрами обозначены наблюдения.

Если мы сравним по этим признакам соседние станции, между которыми проведены границы, то увидим, что состав хамсы на соседних с нашей группировкой станциях иногда очень резко отличается, особенно по характеру вариационных рядов. При сравнении вариационных рядов линейных размеров рыб они давали реальное различие ($M_{diff} > 3$).

Дальнейшие наблюдения за выявленной группировкой проводились А. К. Токаревым. 3 октября эта же группировка обнаружена в центральной части Азовского моря, в северо-восточном направлении от того места, где

она была найдена впервые. Здесь ее южные границы удалось установить достаточно точно; оконтурить же полностью не удалось в связи с недостатком времени. Отмеченная вторично группировка отличалась по своему составу от хамсы станций за пределами границ группировки (табл. 41, рис. 64).

Таблица 41

Показатели хамсы, выловленной в Азовском море 3—4 октября 1947 г.
Второе наблюдение (по А. К. Токареву)

| Номер станции | Дата | Улов, кг | Самцы, % | n | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Коэффициент упитанности | Примечание |
|---------------|-----------|----------|----------|-----|--------------------|------------------|-------------------------|---------------------------------|
| 8 | 3 октября | 20,0 | 56 | 100 | 83,6 | 5,7 | 0,98 | Соседние с группировкой станции |
| 9 | 3 » | 92,5 | 42 | 100 | 82,7 | 5,7 | 1,00 | |
| 10 | 3 » | 45,0 | 43 | 100 | 83,2 | 5,7 | 0,99 | |
| 11 | 3 октября | 1,6 | 52 | 100 | 81,0 | 5,6 | 1,05 | Группировка |
| 12—13* | 3 » | 102,5 | 50 | 100 | 80,0 | 5,4 | 1,06 | |
| 14 | 3 » | 40,0 | 58 | 100 | 81,5 | 5,6 | 1,04 | |
| 15 | 3 » | 30,0 | 46 | 100 | 81,5 | 5,4 | 1,01 | |
| 16 | 4 октября | 30,0 | 44 | 101 | 86,2 | 6,4 | 1,04 | Соседняя с группировкой станция |

* Станции 12 и 13 сделаны на одном месте. Станции без улова в таблице не включены.

Показатели хамсы, пойманной на соседних станциях, отличаются от показателей хамсы, составляющей группировку, что особенно заметно по средним размерам рыб, а также по вариационным кривым линейных размеров.

Сравнивая данные табл. 40 и 41 по группировкам, мы видим, что имеется несомненное сходство показателей хамсы в группировке первого и второго наблюдений.

Через несколько дней наблюдения были продолжены. Однако на прежнем месте «нашей» группировки не оказалось. Она не была обнаружена также и в районе Керченского пролива, и только 7 октября А. К. Токарев нашел ее в западном районе моря, где она отмечена на пяти станциях (рис. 64, табл. 42).

К сожалению, четвертое наблюдение произведено после длительного перерыва, вызванного ремонтом судна. Для продолжения наблюдения после третьего рейса была использована авиаразведка. На основании анализа карт распределения хамсы, составленных по данным авиаразведки, А. К. Токарев предположил, что «наша» группировка вышла из Азовского моря в период 11—12 октября и 15—16 октября в районе Железный рог — Панагия. Были исследованы уловы аламанов. Как показал анализ этих уловов, облавливалось скопление хамсы, относящееся к наблюдаемой группировке.

Таблица 42

Показатели хамсы, выловленной в Азовском море 7—8 октября 1947 г.
Третье наблюдение (по А. К. Токареву)

| Номер станции | Дата | Улов, кг | Самцы, % | n | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Коэффициент упитанности | Примечание |
|---------------|-----------|----------|----------|----|--------------------|------------------|-------------------------|---------------------------------|
| 21 | 7 октября | 10,0 | 42 | 50 | 82,0 | 5,58 | 0,93 | Соседние с группировкой станции |
| 22 | 7 » | 4,2 | 42 | 50 | 81,7 | — | 0,96 | |
| 24 | 7 » | 5,0 | 56 | 50 | 82,2 | 5,36 | 0,95 | |
| 26 | 7 октября | 15,0 | 60 | 50 | 80,1 | 5,47 | 1,04 | Группировка |
| 27 | 7 » | 17,5 | 46 | 50 | 80,5 | 5,53 | 1,04 | |
| 33 | 8 » | 11,5 | 50 | 50 | 80,5 | 5,63 | 1,07 | |
| 34 | 8 » | 10,0 | 42 | 50 | 81,7 | 5,44 | 1,00 | |
| 35 | 8 » | 25,0 | 34 | 50 | 81,7 | 5,50 | 1,00 | |
| 21 | 8 октября | 21,0 | 54 | 50 | 82,1 | 5,00 | 0,93 | |

С 23 по 27 октября, чтобы найти вышедшую из Азовского моря группировку хамсы, был сделан рейс в Черном море. Она была обнаружена А. К. Токаревым в районе Соленого озера (табл. 43).

Таблица 43

Показатели группировки хамсы, выловленной в Черном море
23—27 октября 1947 г. Четвертое наблюдение (по А. К. Токареву)

| Номер станции | Дата | Улов, кг | Самцы, % | n | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Коэффициент упитанности | Примечание |
|---------------|------------|----------|----------|-----|--------------------|------------------|-------------------------|------------------------------|
| 53 | 23 октября | 1500 | 60 | 100 | 81,4 | 5,39 | 0,99 | Группировка |
| 54 | 23 » | 500 | 56 | 100 | 81,2 | 5,39 | 1,00 | |
| 56 | 26 » | 800 | 66 | 300 | 81,4 | 5,12 | 0,95 | |
| 58 | 27 » | 200 | 60 | 100 | 81,5 | 5,37 | 0,99 | |
| 61 | 27 » | 2000 | 40 | 400 | 80,9 | 5,12 | 0,96 | |
| 62 | 27 » | 150 | 36 | 200 | 81,7 | 5,22 | 0,95 | |
| 55 | 25 октября | 400 | — | 300 | 83,4 | 5,97 | 1,03 | Хамса из соседнего скопления |

Итак, в период миграции удалось провести длительное наблюдение (с 14 сентября по 27 октября) за одной и той же группировкой, что было возможно осуществить на основе метода различения элементарных популяций рыб.

По средним размерам, массе и упитанности, а также и по характеру вариационного ряда хамсы наблюдаемой группировки четко отличалась от соседних и каждый раз легко обнаруживалась. Признаки ее изменялись вполне закономерно. Если первоначально средние размеры хамсы в группировке колебались в пределах 80,3—80,8 мм, то в конце наблюдения — в пределах 80,9—81,7 мм, т. е. хамса несколько увеличилась в размерах. Если при



Рис. 64. Распределение и передвижение элементарной популяции хамсы в четырех наблюдениях (с 14 сентября по 25 октября 1947 г.).

первом наблюдении средняя масса хамсы во всех пробах была равна 5,4 г, а коэффициент упитанности по Фульгону колебался от 1,03 до 1,05, то к концу наблюдения средняя масса и упитанность рыб несколько снизились за счет потери энергетических запасов во время миграции.

В период нагула рыбы не совершают далеких перемещений, и длительное наблюдение за ними может быть осуществлено гораздо проще. Эти наблюдения уже были описаны выше, когда мы говорили о различении элементарных популяций. Важно подчеркнуть, что ни в одном случае мы не потеряли те группировки, за которыми устанавливалось наблюдение. Мы не теряли их и тогда, когда по условиям работ прерывали наши наблюдения на 2—3 недели. Во всех случаях продолжительность отдельных наблюдений

определялась только возможными сроками наших полевых исследований, а не исчезновением или потерей группировки. Мы уверены в том, что при наличии времени и соответствующих средств можно проводить наблюдение за одними и теми же группами рыб по крайней мере в течение года, а может быть и больше. Если бы представилась такая возможность, то годовой жизненный цикл рыбы был бы изучен с гораздо большими деталями, чем нам известно до сих пор. При наличии современных технических средств, таких, как эхолот, самолет, подводное телевидение, подводное фотографирование и пр., возможность длительного наблюдения за одними и теми же группировками рыб значительно упрощается, особенно для пелагических рыб.

Длительные наблюдения за одними и теми же рыбами как в период нагула, так и в период миграции чрезвычайно важны как для решения практических задач рыбного хозяйства, так и для познания биологии рыб. Такие наблюдения дают возможность прежде всего изучать различные процессы жизнедеятельности. Современная ихтиология уже не может далее обходиться без изучения роста, питания, полового созревания в природных условиях. Особенно важно наблюдение за одними и теми же рыбами в премиграционный период, в момент возникновения миграции и в продолжении самой миграции. Можно точно установить, например, те факторы, которые непосредственно вызывают миграцию рыб, и проследить истинные пути, по которым перемещалась рыба, как это сделал отчасти А. К. Токарев.

МЕЧЕНИЕ РЫБ НА ОСНОВЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Мечение рыб могло бы быть одним из радикальных средств изучения поведения и биологии стайных рыб, если бы оно было биологически правильно использовано. Однако применение этой методики в ихтиологии в большинстве случаев очень мало биологически обосновано и поэтому не дает того эффекта, который можно было бы получить. Основное заблуждение состоит в том, что, применяя мечение рыб и особенно обрабатывая данные по возрасту меченых рыб, обычно исходят из поведения данной, меченой рыбы, видимо, предполагая, что каждая рыба ведет себя независимо от других и проходит свой путь в одиночку. Именно таким предположением и можно объяснить привычный повсеместно прием обработки полученных данных по возврату меченых рыб. Этот прием заключается в том, что соединяются две точки — точка, где меченые рыбы были выпущены в море, и точка, где данная рыба из партии помеченных особей была выловлена вторично.

В результате получается пучок прямых линий, исходящих из одной точки и направленных в самые различные стороны. При этом получается, во-первых, что рыбы передвигаются только по прямой, чего в действительности никогда в природе не бывает и, во-вторых, что рыбы, пойманные и помеченные вместе, расходятся в разные стороны, что не характерно для стайных рыб. Такое расхождение принимается как должное, и если через несколько лет помеченные вместе рыбы вылавливаются также вместе, то такие случаи описываются как из ряда вон выходящие.

Совершенно другие результаты получаются в том случае, если при обработке данных по возврату меченых рыб, как и при самом мечении, мы исходим из теории элементарных популяций. Для иллюстрации этого подхода к мечению рыб приведем некоторые примеры, взятые нами из данных по мечению трески в Баренцевом море в 1963 г. Эти данные были любезно предоставлены В. П. Пономаренко (ПИНРО) и совместно с ним обработаны по предложенному нами методу. Прежде чем рассматривать эти примеры, посмотрим, образует ли треска в Баренцевом море элементарные популяции (рис. 65).

Видно, что треска по размерам распределяется не беспорядочно, а образует ясно различающиеся группы — элементарные популяции. На рис. 66 приведены вариационные кривые линейных размеров трески по траловым станциям. В пределах каждой элементарной популяции эти кривые сходны и ясно

отличаются от кривых, характеризующих размеры других элементарных популяций. В некоторых случаях элементарные популяции по своим границам частично смешиваются и это смешение отражается на характере вариационной кривой.

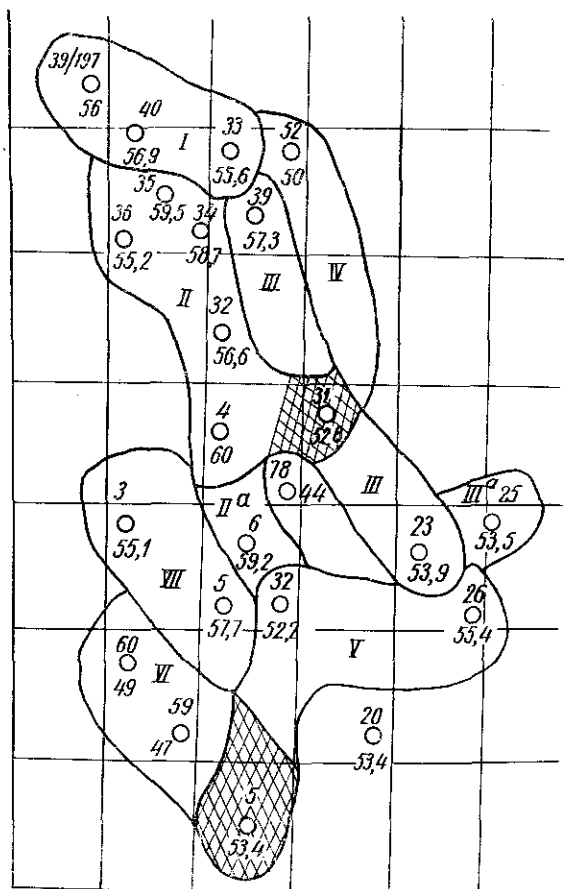


Рис. 65. Распределение элементарных популяций трески в районе Финмаркенской и Мурманской банок в июле 1963 г. Римскими цифрами обозначены номера элементарных популяций. Кружочками обозначены места тралений, над ними указаны номера тралов, а под ними — средние размеры трески (в см). Места смешения элементарных популяций заштрихованы. Большая сторона промыслового квадрата равна 10 милям.

Таким образом, треска в Баренцевом море образует ясно различимые элементарные популяции. Для мечения важно выбрать места, где элементарные популяции не смешиваются, что легко установить по вариационным кривым

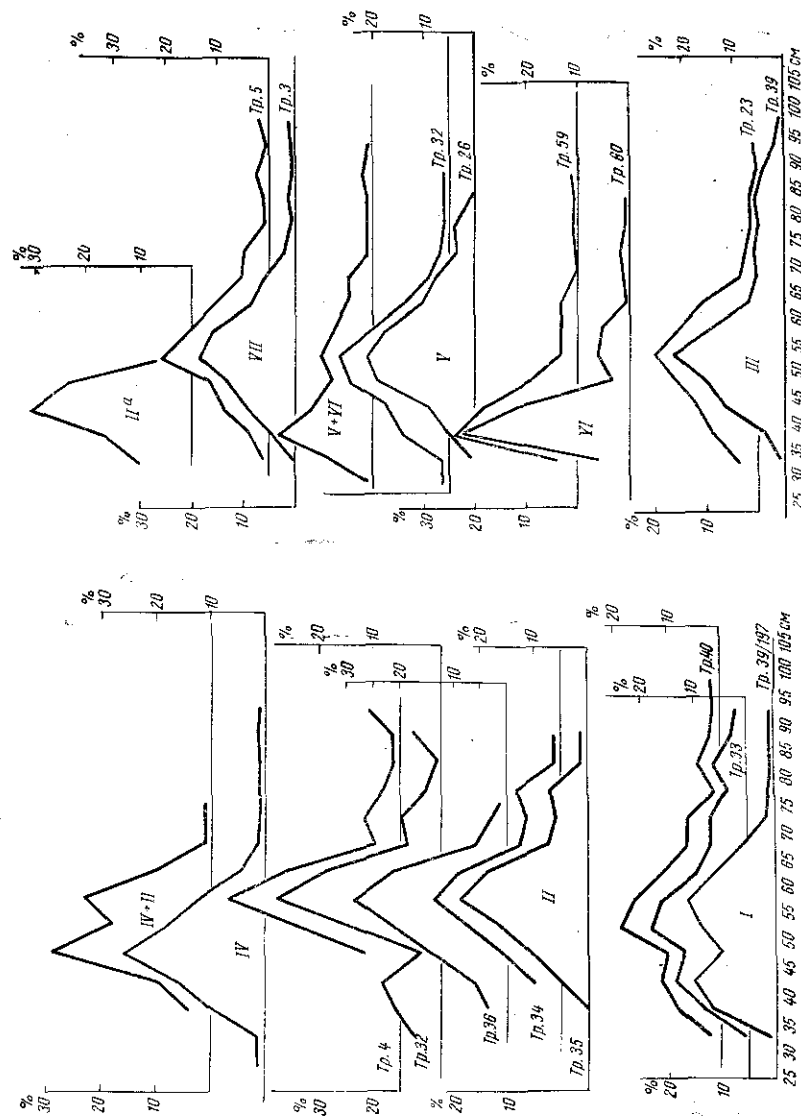


Рис. 66. Вариационные кривые линейных размеров трески из уловов отдельных тралов. Римскими цифрами указаны номера элементарных популяций.

линейного размера рыб. На рис. 67 изображены две вариационные кривые размеров трески, выловленной 6—7 сентября 1963 г. в соседних квадратах в Баренцевом море. Эти кривые сходны между собой. Только в улове, который отражает верхняя кривая, было примешано некоторое количество более крупной трески, и поэтому правое плечо этой кривой несколько изменилось по

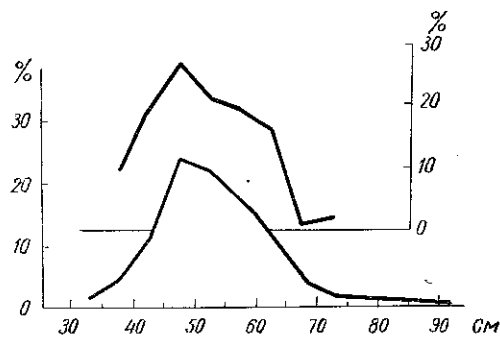


Рис. 67. Вариационные кривые линейных размеров трески из траловых уловов 6—7 сентября 1963 г.

сравнению с нижней кривой. Большинство же рыб, входящих в состав обоих уловов, были сходными по размерам. Именно из этих уловов и была взята треска для мечения.

Рассмотрим различные принципы обработки результатов мечения трески из этих уловов (рис. 68).

На рис. 68, а изображены результаты обработки данных возврата меченой трески, произведенной обычным методом. На рис. 68, б показана обработка тех же данных, но в свете теории элементарных популяций.

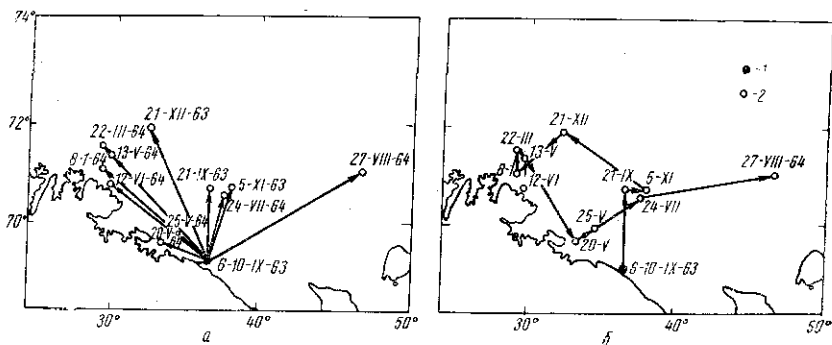


Рис. 68. Обработка данных возврата меченой трески:

а — по общепринятому методу; б — по методу, основанному на теории элементарных популяций рыб; 1 — места мечения; 2 — места вторичного вылова меченых рыб.

Согласно этой теории треска живет и передвигается не в одиночку, а стаями, входящими в элементарную популяцию. Поэтому при обработке данных по возврату меченых рыб нужно рассматривать отдельные точки вторичного вылова как места, где присутствовала данная элементарная популяция в

различное время, как бы оставляя свои «следы» при передвижении. В данном примере метились рыбы из одной и той же элементарной популяции, характеризовавшейся вариационными кривыми линейных размеров рыб, рассмотренными на рис. 67.

Поэтому мы вправе рассматривать все точки обратного вылова как следы пребывания в то или иное время нашей популяции.

Проследим передвижение и поведение этой элементарной популяции. 6—10 сентября 1963 г. она находилась в XIII районе Баренцева моря, затем она передвинулась в северном направлении и 21 сентября оказалась в 85 милях от того места, где произведено мечение рыб, пройдя это расстояние за 11 дней. В этом районе элементарная популяция остановилась, по-видимому, задержавшись на местах нагула, и пробыла, по крайней мере, до 5 ноября, а 21 декабря она была обнаружена в северо-западном направлении, затем она переместилась к юго-западу и 8 января 1964 г. подошла к берегам в районе п-ова Варангер, где находилась до 13 мая. После этого она быстро переместилась в юго-восточном направлении и уже 20 мая 1964 г. была отмечена в районе п-ова Рыбачьего, пройдя за 7 дней значительное расстояние. Задержавшись здесь на некоторое время, «наша» элементарная популяция пошла в направлении к Гусиной банке и достигла ее 27 августа 1964 г. Сравнив обе части рисунка, мы наглядно видим существенное различие в полученных результатах. Обработка данных по обычному методу дает крайне мало информации о поведении трески и ее биологии. В этом случае даже нельзя судить о каком-либо результирующем направлении в передвижении трески, не говоря уже о других вопросах. Обработка данных по нашему методу дает гораздо больше сведений. Мы получили не только подробную схему передвижения данной элементарной популяции, но и выяснили другие важные стороны поведения и биологии данной популяции: скорость передвижения элементарной популяции на отдельных участках, место ее зимовки, продолжительность таких задержек и пр. Если в это же время в этих районах были собраны гидрологические, гидробиологические данные, а также данные о жирности трески, ее питании и пр., то, пользуясь результатами мечения, обработанными нашим методом, можно привязать эти данные к полученным результатам и получить очень ценные сведения о биологии и поведении трески.

14—17 июля 1963 г. в районе п-ова Рыбачьего была помечена другая партия трески (рис. 69). На рис. 70 приведены вариационные кривые линейных размеров трески в уловах, откуда взяты рыбы для мечения. Большинство кривых оказались сходными, и только самая верхняя вариационная кривая отражает иной состав улова трески. Здесь ловилась более крупная треска.

Таким образом, в районе мечения рыб, отмеченного на карте, находились две элементарные популяции. Первая характеризовалась модой размеров трески 47,5 см, а вторая — 57,5 см. Большинство из помеченных рыб принадлежало к первой элементарной популяции. Но не все уловы, сделанные в пределах первой популяции, состояли из рыб этой популяции. В двух уловах к первой популяции были примешаны рыбы второй популяции, это видно по характеру двух вариационных кривых: второй сверху и первой снизу.

При мечении трески не обращали внимания на то, из одной ли элементарной популяции эта рыба. Случайно получилось, что большинство помеченных рыб принадлежало к первой популяции. По данным возврата меченых рыб легко установить, из какого улова возвращена метка, а следовательно, легко определить принадлежность пойманной рыбы к той или иной элементарной популяции.

При сравнении рис. 69 и 68 видно, что поведение этих популяций было сходным. Перед зимовкой они задерживались на местах питания в соседних районах и зимовали также в соседних районах и в одинаковые примерно сроки.

Рассмотрим более сложный пример, когда одновременно метились рыбы различных элементарных популяций. Этот пример относится к мечению трески, произведенному 6—7 октября 1963 г. в районе Шпицбергена. На рис. 71

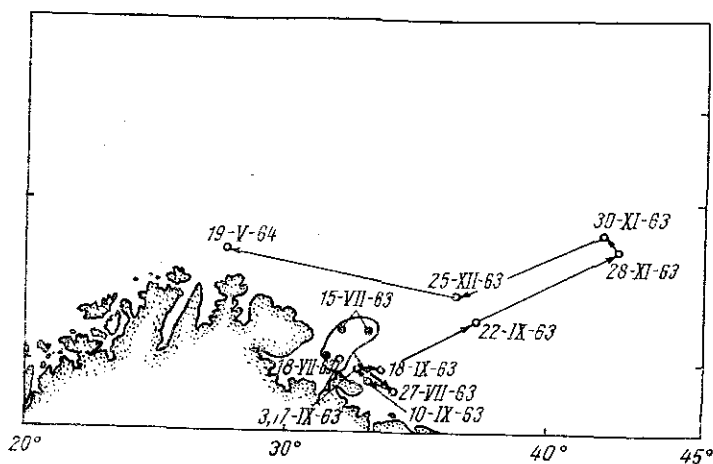


Рис. 69. Карта миграций трески по результатам мечения 15 июля 1963 г. Район мечения околонуен. Условные обозначения те же, что и на рис. 68.

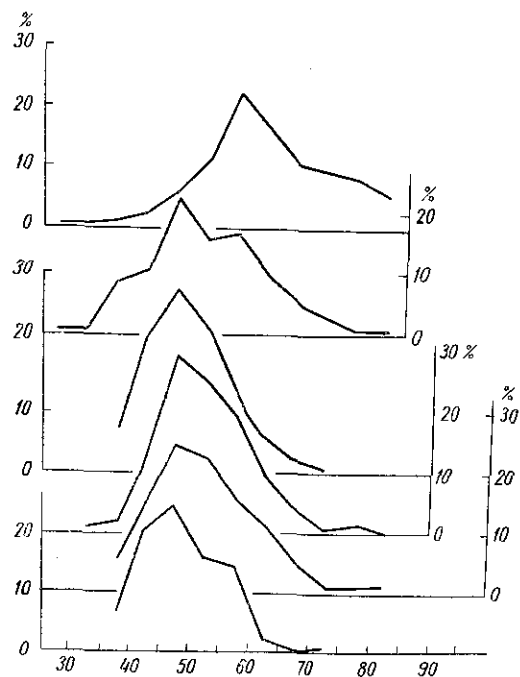


Рис. 70. Вариационные кривые линейных размеров трески из траловых уловов в районе п-ова Рыбачьего 15 июля 1963 г.

приведены вариационные кривые линейных размеров трески из уловов, из которых брали рыб для мечения. Не считая самой верхней вариационной кривой, здесь имеется два набора кривых, отличающихся как по своему характеру, так и по модальному классу. Три нижние кривые имеют моду 47,5 см, а три верхние — 52,5 см.

Следовательно, в районе мечения находились две элементарные популяции. В одном улове примешивалась рыба из третьей популяции, состоящей из

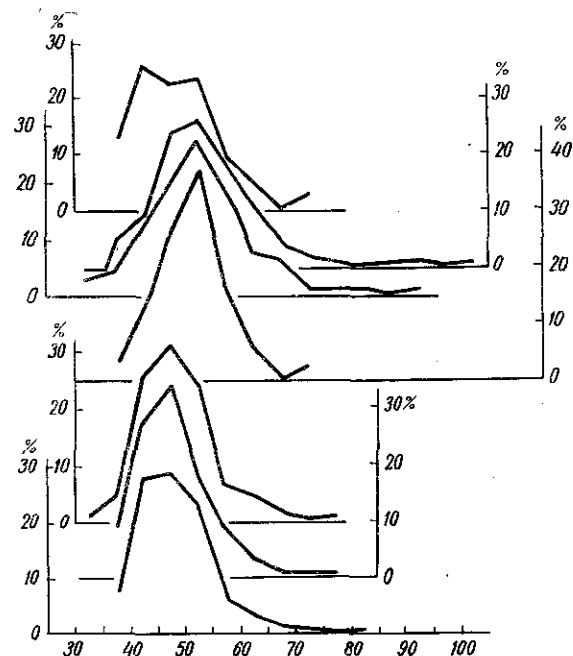


Рис. 71. Вариационные кривые линейных размеров трески из траловых уловов, из которых метили рыб.

более мелкой трески с модой 42,5 см (самая верхняя кривая). Нам удалось обработать данные по возврату меченых рыб и в этом случае, так как по журналу мечения можно установить, к какому улову, а следовательно, и к какой элементарной популяции относится помеченная и вторично пойманная рыба.

На рис. 72 изображены результаты такой обработки.

Оказалось, что две элементарные популяции трески, помеченные одновременно и вместе, вели себя различно. Первая элементарная популяция с 7 до 22 октября 1963 г. держалась в районе мечения и только 15 января 1964 г. была обнаружена западнее о-ва Медвежьего, где задержалась до марта, а затем начала передвигаться в юго-восточном направлении и 24 марта 1964 г. оказалась южнее о-ва Медвежьего. Затем эта элементарная популяция медленно продвигалась на юго-юго-запад и была обнаружена 24—25 апреля 1964 г. почти в одном и том же месте, а 3 мая 1964 г. эта популяция, пройдя несколько на юг, повернула на юг, повернула на восток-северо-восток и 5 июня 1964 г. вышла к меридиану 20°, затем медленно продвигалась на север и подошла к району о-ва Медвежьего только 16 сентября 1964 г. Вероятно, в этом районе

она задержалась на местах питания, где пребывала в течение трех месяцев.

Вторая элементарная популяция находилась в районе мечения гораздо дольше и только 1 мая 1964 г. была обнаружена у берегов о-ва Медвежьего, в районе этого острова она оставалась до 27 июня 1964 г., передвигаясь здесь в различных направлениях, вероятно, в поисках корма.

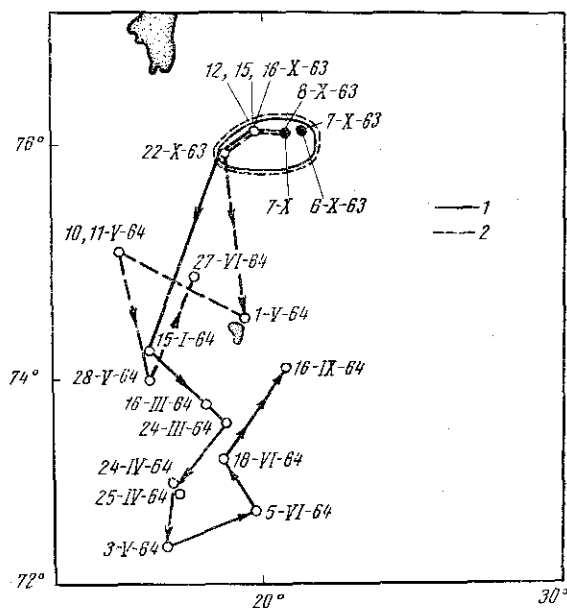


Рис. 72. Карта миграций трески по результатам мечения 7—8 октября 1963 г. в районе Шпицбергена:

1 — передвижение трески первой элементарной популяции; 2 — передвижение трески второй элементарной популяции. Остальные условные обозначения те же, что и на рис. 68.

Мы привели только три случая обработки данных по возврату меченых рыб из многочисленных имеющихся у нас примеров и для простоты приводили данные, касающиеся только размерного состава уловов. Метод мечения рыб, основывающийся на элементарных популяциях, позволяет по-новому подойти к пересмотру всех имеющихся материалов по мечению трески и других рыб. Обработка имеющихся данных в свете теории элементарных популяций позволит подробно описать поведение и биологию различных элементарных популяций трески, увязать это описание с имеющимися гидробиологическими и гидрологическими данными, а также данными промысла и в конечном счете разработать действенную методику оперативной и перспективной разведки трески, в которой нуждается промышленность.

В дальнейшем при мечении рыб необходимо учитывать распределение в районе мечения элементарных популяций с тем, чтобы выбирать для мечения элементарные популяции, не смешанные с другими, и определять характерные признаки данной элементарной популяции не только по вариационной кривой, но и по упитанности, половому составу, половой зрелости, жирности и пр.

При обработке результатов мечения по этому методу необходимо помнить, что элементарная популяция может занимать значительную площадь.

Поэтому, если имеется рассеяние точек вторичного вылова меченых рыб с одинаковой или близкой датой на некоторой небольшой площади, то за «след» популяции в этом случае следует принимать не только отдельные точки вылова, но и площадь рассеяния точек вторичного вылова с одинаковой или близкой датой.

При использовании такого метода обработки результатов мечения важна не столько массовость мечения, сколько мечение рыб отдельных группировок. Иногда вторичный вылов нескольких рыб, помеченных из одной и той же группировки, может дать гораздо больше в смысле познания путей передвижения рыб, чем вылов большого количества рыб, помеченных без учета принадлежности их к группировкам.

Следует отметить, что методика мечения рыб, даже если ее правильно использовать, является ограниченной, так как обычному мечению не поддаются многие рыбы, например, хамса, тюлька, килька и большинство рыб в раннем возрасте.

Кроме того, нет гарантии того, что некоторые из помеченных рыб при обратном их выпуске в море будут вести себя так, как вела себя одна из помеченных А. Н. Державиным северюг. А. Н. Державин (1922) указывает, что пойманная в р. Куре икра северюга (метка № 1058) под влиянием испуга переменяла направление и, возвратившись в море, «пробежала за 25 суток около 600 верст к северу, делая по 24 версты в день, миновав несколько северюжных рек...».

Способ различения элементарных популяций позволяет наблюдать передвижение рыб изо дня в день без мечения и может быть использован в отношении всех рыб, образующих элементарные популяции, в том числе и в отношении таких рыб, к которым обычный способ мечения неприменим.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Мы показали то преимущество, которое дает теория элементарных популяций в исследовании важнейших процессов жизнедеятельности рыб, таких, как рост, питание и поведение.

Исследуя процессы жизнедеятельности на уровне элементарных популяций, мы получаем однородный материал, позволяющий проследить во времени и в пространстве за ростом, питанием и перемещением рыб. Мы получаем возможность наблюдать как бы за жизнью одной рыбы, скрытой от нас в глубине вод в течение длительного времени. Мы получаем конкретный объект изучения — элементарную популяцию рыб, которую можно отличить от соседних элементарных популяций и зафиксировать ее точное положение на карте.

Метод различения элементарных популяций служит прежде всего для решения конкретных задач рыбного хозяйства и рыбной промышленности.

ЗНАЧЕНИЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В РЕШЕНИИ ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

ПРОМЫСЛОВАЯ РАЗВЕДКА РЫБ В СВЕТЕ ТЕОРИИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

В предыдущей главе мы касались тех практически важных задач, которые стоят перед современной ихтиологией. Одной из таких задач является «Разработка путей перехода от промысла к рациональному высокопродуктивному хозяйству во внутренних водоемах и рациональному использованию рыбных ресурсов в Мировом океане и всемерное содействие этому переходу»¹.

На наш взгляд, эта задача является центральной для современной ихтиологии и даже для ихтиологии будущего.

Рациональное рыболовство должно основываться прежде всего на знании того, как распределяются в море промысловые запасы рыб. Это, в свою очередь, требует знания структуры популяции вида, образует ли он подвиды, экологические расы и более мелкие биологические группы, сколько их и как они распределены во времени и в пространстве. Все это необходимо, в первую очередь, для перспективной разведки рыб.

Под перспективной разведкой понимается предварительное широкое обследование данной акватории для выяснения ее промыслового значения, если промысел еще не использовал данный район, или с целью рационального использования промыслового запаса, если район уже эксплуатируется. Оперативная разведка должна указать наиболее уловистые места в пределах эксплуатируемого района. С развитием морского рыболовства применяется как перспективная, так и оперативная разведка. Оперативная разведка в настоящее время использует такие эффективные средства, как эхолот, авиаразведка и др.

Существующие методы перспективной разведки в большинстве случаев сводятся к выяснению распределения уловов того или иного вида рыб и с какими факторами внешней среды сопряжены эти уловы.

Перспективная разведка сопоставляет статистику уловов с факторами внешней среды, осредненными по районам и сезонам. Такого рода метод подробно описан Л. С. Бердичевским и применялся им в Каспийском море; он, конечно, сыграл свою положительную роль в развитии рыболовства, в том числе и океанического, но для целей рационального использования промысловых запасов рыб в том или ином промысловом районе он уже недостаточен². На смену ему должен прийти биологический метод, основанный на выявлении структуры видовой популяции. Без точного знания структуры популяции вида перспективной разведке труднее правильно решить современные задачи океанического или даже озерного рыболовства.

В настоящее время проводится большое количество работ, касающихся

структуры популяции промысловых рыб. Это объясняется не только теоретическим интересом, но и большим практическим значением этого вопроса — для биологического обоснования перспективной промысловой разведки рыб. Выявление структуры популяции вида или подвида, в конечном счете, сводится к выявлению полного промыслового запаса рыб и его распределения во времени и в пространстве.

В последние годы для выявления биологической структуры популяций рыб используют иммунологические методы. Не оспаривая ценности этих методов, мы, тем не менее, должны указать, что применение их помимо биологического анализа структуры популяции едва ли поможет решению поставленной задачи. На примере ряда работ, выполненных этим методом, видно, что удается выявить какие-то биологические группировки, отличающиеся иммунологически, но что это за группировки далеко не ясно.

Эти группировки авторы считают самовоспроизводящимися. Наименьшие из них получили наименование «субпопуляции», что является, по-видимому, синонимом «стада» в ихтиологии.

Описывая такие группировки, авторы в большинстве случаев не приводят биологического анализа выделенной популяции и поэтому не известно, состоят ли они из всех возрастных групп, как стадо, или только из одной. В последнем случае популяция не может быть самовоспроизводящейся.

Недавно мы выяснили, что элементарные популяции азовской хамсы, выделенные по вариационным кривым линейных размеров рыб, хорошо отличаются и по реакции гемоагглютинации, хотя элементарные популяции не являются самовоспроизводящейся группировкой. Элементарная популяция составляет всего только часть возрастной группы. Последующее поколение каждой элементарной популяции не сохраняется в подобной же популяции, а, в силу своей разнокачественности, попадает в различные вновь возникающие элементарные популяции.

Таким образом, реакцией гемоагглютинации могут отличаться не только наследственные биологические группировки, такие как географические расы, экологические расы и стада, но и элементарные популяции, живущие только в течение онтогенеза, да и то не полностью, так как состав рыб в них изменяется постепенно до 50%.

Для промысла совсем не безразлично, какого ранга популяция обнаружена, является ли она самовоспроизводящейся или же существует только в течение онтогенеза. В первом случае требуется осторожная ее эксплуатация, как, например, промысловое использование окуня-клювача на банке Флеминг-Кап в Северо-Западной Атлантике, где имеется небольшое (по ареалу), но богатое особями обособленное стадо. Если же речь идет об элементарной популяции, то ее можно целиком обловить без ущерба для стада, к которому она принадлежит. Стадо быстро восстановит свою численность за счет других элементарных популяций.

Теория элементарных популяций позволяет сравнительно просто выявить биологическую структуру популяций рыб, необходимую для биологического обоснования промысловой разведки. Элементарные популяции — это те «буквы», из которых складываются «слова» и «фразы», характеризующие структуру популяции вида у рыб. Невозможно понять эту структуру, если не будут выделены элементарные популяции. Из элементарных популяций в конечном счете складывается стадо или раса. Стадом является биологическая внутривидовая группировка рыб, имеющая **полный набор** элементарных популяций — от популяции, состоящей в среднем из рыб от наименьших до наибольших размеров со всеми промежуточными в отношении размеров рыб элементарными популяциями.

У северокаспийской воблы, например, мы находили элементарные популяции, состоящие из рыб со средними линейными размерами 14,5; 15,5; 16,5; 17,5; 18,5; 19,5; 20,5 см*. Эти популяции часто располагались рядом. Всякая

* Элементарные популяции молоди воблы имеют свой «набор», состоящий из мелкой рыбы.

¹ «Вопросы ихтиологии», 1962.

² При освоении новых районов промысла метод, разработанный Л. С. Бердичевским, до сих пор должен быть исходным, хотя и не единственным.

Сопоставление величин концентраций воблы с характеристиками кормовых пятен

| Номер кормового пятна | Площадь кормового пятна, кв. мили | Концентрация кормовых организмов, г/м ² | Концентрация воблы в шт. на 1 гтраление | Район |
|-----------------------|-----------------------------------|--|---|-------------------------|
| 1 | 45,5 | 18,5 | 154 | Тюленья банка |
| 2 | 175,5 | 3,6 | 82 | Севернее о-ва Кулалы |
| 3 | 66,95 | 0,5 | 348 | » » » |
| 4 | 1547,00 | 15,2 | 28 | Восточный |
| 5 | 52,3 | 3,9 | 0 | Западнее Тюленьей банки |
| 6 | 64,5 | 24,5 | 0 | О-ва Жесткого |
| 7 | 232,7 | 3,8 | 102 | » » » |
| 8 | 465,6 | 5,6 | 95 | Западнее о-ва Тюленьего |

Для примера возьмем данные для 1, 2, 3 и 7 пятен из табл. 44.

Предполагая, что рыба будет держаться дольше на том пятне, где больше корма и где меньше рыб в группировке, можно выразить указанную зависимость следующим равенством:

$$t = 100 \frac{b}{A},$$

где t — время пребывания рыбы на кормовом пятне;

b — биомасса кормовых организмов на единицу площади;

A — концентрация рыбы на кормовом пятне;

100 — коэффициент, введенный для удобства сравнения.

Эти расчеты возможны только в том случае, если не встречается более одного вида рыб, питающихся одним и тем же кормом.

Подставив в равенство соответствующие значения из табл. 44, получим:

$$t = 100 \frac{18,5}{154} = 12,06; \quad t = 100 \frac{3,6}{82} = 4,4;$$

$$t = 100 \frac{0,5}{348} = 0,2; \quad t = 100 \frac{3,8}{102} = 3,7$$

Эти относительные выражения устойчивости мы назвали показателями устойчивости данного кормового пятна. Наименее устойчивая концентрация воблы должна быть на третьем кормовом пятне, на втором пятне она устойчивее в 22 раза, чем на третьем и т. д.

Некоторые из сделанных определений были проверены совместно с промысловой разведкой и прогноз оказался правильным.

Методика была принята промысловой разведкой и с успехом используется. Все разведывательные суда снабжены днотермометрами (помимо тралов), пробы днотермометра обрабатывают и составляют карты кормовых площадей, по которым делают прогноз распределения воблы и устойчивости ее концентраций. Методика основана на относительном определении устойчивости концентраций. Теория элементарных популяций позволяет подойти к определению устойчивости и мощности промысловых скоплений рыб на местах нагула также и в абсолютных выражениях.

Эти исследования были подробно описаны нами в 1960 г. (Лебедев, 1960). Этот метод исходит из следующего положения: время (t) пребывания

биологическая целостная «нация» состоит из непрерывного ряда особей от «младенцев до стариков». Такие и другие биологически целостные популяции, такие, как раса или стадо, непременно включают ряд особей, линейные размеры которых возрастают от минимальных до максимальных для данного вида.

Отсюда понятно, что и стадо рыб должно состоять из непрерывного ряда элементарных популяций. Стадо не может быть представлено особями одного какого-то размера. Если же в исследуемом ареале есть особи всех размеров, тогда мы имеем действительно самовоспроизводящуюся популяцию, а не ее куски.

Таким образом, говоря о полном наборе элементарных популяций, мы имеем в виду непрерывно и закономерно распределяющийся в пространстве ряд элементарных популяций. Если в данном районе имеется два набора элементарных популяций, следовательно, здесь обнаружено два стада или две расы и т. д. Нам представляется, что это биологически более определенный и понятный критерий для выделения стада.

В настоящее время, исходя из вышеуказанного принципа, мы разрабатываем метод выявления биологической структуры на примере окуня-клевача в Северо-Западной Атлантике. Эта работа еще полностью не закончена, можно только сказать, что у этой рыбы выявлены и прослежены примерно в течение года одни и те же элементарные популяции и их четыре полных набора в разных районах этой части Атлантики.

Следует заметить, что при выявлении полного набора элементарных популяций путем их картирования мы полностью фиксируем распределение популяции данного стада, а так как каждая элементарная популяция отличается и численностью рыб ее составляющих, то картирование полного набора элементарных популяций позволяет, как бы, видеть распределение в пространстве всего промыслового запаса данного стада рыб.

На этом основании можно правильно расставить промысловый флот и, контролируя изменения в распределении элементарных популяций, перемещать флот соответственно передвижению наиболее мощных элементарных популяций. Зная признаки таких популяций, разведка никогда не потеряет их и быстро сможет навести на них флот в случае их перемещения. Картирование элементарных популяций и контрольное наблюдение за ними даст новые возможности для биологически обоснованной перспективной и оперативной промысловой разведки рыб в море.

Приведем пример использования теории элементарных популяций в промысловой разведке рыб.

Теорию элементарных популяций мы применили при промысловой разведке воблы Северного Каспия. Для обоснования оперативной разведки большое значение имеет вопрос об определении степени устойчивости промыслового скопления рыб. Если скопление достаточно устойчивое, то можно радировать промысловым судам, вызывая их в район обнаруженного скопления.

На основе теории элементарных популяций нам удалось разработать метод определения устойчивости промыслового скопления воблы (Лебедев, 1950, 1960).

Для разработки метода определения степени устойчивости промыслового скопления на местах нагула мы исходим из положений, изложенных в предыдущей главе, которые в свою очередь вытекают из теории элементарных популяций рыб. Исследуя поведение воблы на кормовых пятнах, мы убедились в правильности этих положений. Оказалось, что величина концентрации воблы не зависит от биомассы кормовых для нее организмов. В табл. 44 приведены данные, подтверждающие это. Наибольшие концентрации воблы наблюдались на меньших по площади кормовых пятнах. Однако здесь нет строгой математической зависимости, так как степень концентрации рыбы на кормовом пятне зависит также и от количества ее в группировке, попавшей на кормовые пятна.

На основании этих наблюдений мы попытались определить степень устойчивости концентраций воблы на кормовых пятнах.

Динамика населения адакны малой в группировках (Северный Каспий, район о-ва Тюленьего, 1953 г.)

| Номер группировки | Средняя дата наблюдения | Средняя масса адакны, мг | Число, экз/м ² | Прирост массы за 1 день, % | Убыль адакны (в шт/м ²) за 1 день |
|-------------------|-------------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|---|
| I | 13 августа | 119,5 | 28,2 | — | — |
| | 22 » | 161,5 | 19,0 | 3,38 | 1,02 |
| | 7 сентября | 201,8 | 16,1 | 1,57 | 0,20 |
| | 20 » | 230,0 | 9,6 | 0,82 | 0,50 |
| II | 30 » | 244,1 | 8,1 | 0,60 | 0,15 |
| | 14 августа | 68,3 | 83,4 | — | — |
| | 22 » | 106,9 | 33,4 | 5,5 | 4,30 |
| | 5 сентября | 132,0 | 21,4 | 1,64 | 0,86 |
| III | 21 » | 180,0 | 14,4 | 1,98 | 0,44 |
| | 29 » | 208,3 | 11,7 | 1,80 | 0,34 |
| | 14 августа | 42,9 | 86,5 | — | — |
| | 22 » | 69,5 | 15,8 | 6,23 | 8,84 |
| IV | 5 сентября | 100,3 | 8,6 | 2,65 | 0,5 |
| | 19 » | 146,2 | 1,1 | 2,75 | 0,5 |
| | 14 августа | 28,2 | 71,0 | — | — |
| | 22 » | 44,5 | 45,6 | 6,77 | 3,2 |
| V | 5 сентября | 72,4 | 13,1 | 3,53 | 2,3 |
| | 20 » | 121,5 | 10,0 | 4,06 | 0,2 |
| | 28 » | 144,2 | 5,6 | 2,21 | 0,6 |
| | 13 августа | 11,9 | 56,0 | — | — |
| VI | 22 » | 33,4 | 39,0 | 12,15 | 1,9 |
| | 5 сентября | 45,2 | 20,3 | 2,16 | 1,3 |
| | 21 » | 88,0 | 14,7 | 4,23 | 0,3 |
| | 29 » | 93,7 | 11,1 | 0,82 | 0,45 |
| VII | 14 августа | 6,8 | 170,0 | — | — |
| | 21 » | 10,4 | 65,0 | 5,50 | 6,0 |
| | 6 сентября | 32,6 | 26,7 | 7,97 | 2,4 |
| | 21 » | 51,00 | 17,4 | 3,1 | — |
| VIII | 29 » | 81,2 | 18,4 | 6,82 | — |
| | 14 августа | 1,2 | 115,8 | — | — |
| | 22 » | 7,0 | 48,8 | 24,66 | 8,4 |
| | 4 сентября | 12,6 | 36,8 | 4,00 | 0,9 |
| IX | 20 » | 35,8 | 18,8 | 7,74 | 1,1 |
| | 28 » | 53,4 | 17,5 | 5,1 | 0,2 |
| | 22 августа | 1,24 | 119,0 | — | — |
| | 5 сентября | 8,30 | 48,4 | 15,76 | 5,0 |
| X | 22 » | 30,00 | 16,9 | 7,84 | 1,8 |
| | 29 » | 38,0 | 9,1 | 0,9 | 1,1 |
| | 4 » | 1,6 | 37,0 | — | — |
| | 21 » | 10,6 | 23,0 | 11,76 | 0,81 |
| XI | 29 » | 26,6 | 5,4 | 15,20 | 2,20 |
| | 20 » | 5,7 | 51,6 | — | — |
| | 28 » | 9,7 | 25,2 | 6,84 | 3,30 |
| | 22 » | 1,2 | 32,9 | — | — |
| | 28 » | 7,2 | 17,4 | 34,8 | 2,6 |

рыбы на кормовом пятне находится в прямой зависимости от количества корма (В) и в обратной от величины выедания его за сутки всеми рыбами данного скопления (R).

Основная трудность состоит в определении R количества корма, выедаемого рыбами за один сутки.

Прежде всего нужно определить размеры убыли кормовых организмов с желаемой дробностью во времени и в пространстве. До сих пор это удалось сделать только Дэвису (Davis, 1925) по отношению к моллюску *Spisula subtruncata*. Наблюдая за одними и теми же «пятнами» моллюсков, автор установил убыль населения в них, весовой и линейный рост особей. Однако методом Дэвиса можно пользоваться только при простом случае распределения пятен, когда оседания новой генерации моллюсков не происходит на месте старого пятна до его исчезновения.

В случаях сложного оседания, встречающихся гораздо чаще, убыль моллюсков учесть методом Дэвиса нельзя. Нам же удалось разработать метод убыли населения моллюсков и для сложных случаев, основываясь на открытых у них элементарных популяциях (Лебедев, 1951, 1953; Вьюшкова, 1956, 1958). Этот метод дает возможность сравнительно просто учитывать общую убыль моллюсков как во всем водоеме, так и на отдельных его участках за любой период времени вплоть до определения убыли за 1 день. Для учета выедания моллюсков мы определяли процент естественной гибели моллюсков, не связанный с выеданием рыбами, для чего учитывали число мертвых моллюсков в пробах драги по отношению к числу живых, в расчет принимались только те мертвые моллюски, у которых сохранилось тело или его остатки. Предварительно исследовалось время, за которое тело моллюска выпадает из раковины при той или иной температуре.

Работа была проведена с 11 августа по 1 октября 1953 г. в районе о-ва Тюленьего, где находились устойчивые промысловые концентрации воблы. Общая площадь исследованного района была равна 1680 кв. миль. За указанное время было сделано пять кратковременных рейсов, в каждом из которых мы наблюдали за распределением и поведением элементарных популяций воблы и за динамикой численности моллюска адакна малая, который являлся одним из главных компонентов питания воблы. Другие рыбы здесь поедали его в небольших количествах.

По методу, разработанному на основе элементарных популяций, определяли количество адакны, потребленной воблой за сутки. Мы определили убыль моллюсков в элементарной популяции и число погибших моллюсков, независимо от выедания их рыбами. Суммируя количество адакны и ее массу (вес) по станциям каждой группировки, мы определяли среднее количество и массу на 1 м² для каждой группировки и относили это к средней для данной группировки дате наблюдения. Если данную группировку моллюсков исследовали с 11 по 15 августа, то средняя дата наблюдения принималась 13 августа.

Динамика населения адакны в элементарных популяциях приводится в табл. 45. На основании приведенных данных была вычислена убыль моллюсков за определенное время и размеры выедания (по проценту мертвых моллюсков в уловах драги) за определенные интервалы времени. Зная темп роста и убыли моллюсков, можно вычислить убыль массы моллюсков за любое время.

Размеры убыли и выедания адакны были пересчитаны на всю площадь каждой группировки, а потом для всех группировок путем наложения их площадей определены общие размеры выедания.

В табл. 46 приводятся общие данные убыли и выедания моллюсков по всем элементарным популяциям с 14 по 24 августа, а на рис. 73 приводятся площади выедания моллюсков и концентрация воблы в разных участках района. Видно, что размеры выедания совпадают с размерами концентрации рыбы. Там, где больше было рыбы, там и больше съедено корма. Это первая своего рода проверка правильности наших расчетов. Размеры выедания моллюсков были определены за четыре периода: с 14 по 24 августа, с 24 августа по 3 сентября, с 10 по 20 сентября и с 20 по 30 сентября 1953 г.

Для определения количества рыб в скоплении необходимо было определить рацион одной рыбы, что и было сделано для всех четырех периодов по вышеуказанному методу. Затем определили, сколько адакны потребляется рыбами за сутки в разные периоды, и таким образом подошли к определению количества воблы в исследуемом районе по формуле

$$N = \frac{R}{r},$$

где N — число рыб;
 r — рацион одной рыбы.

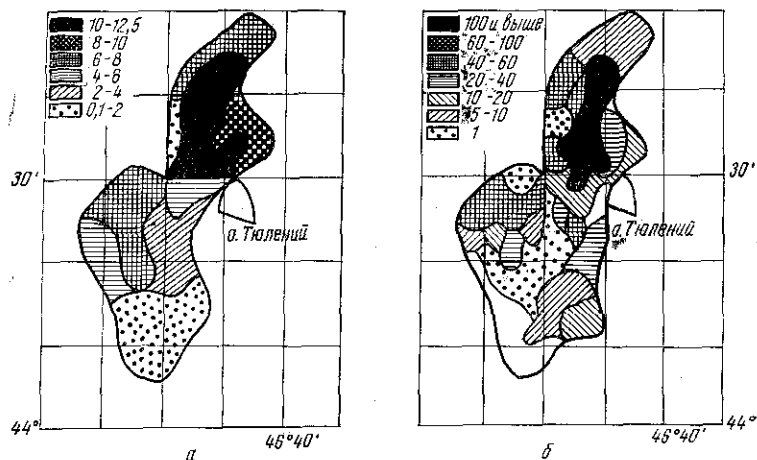


Рис. 73. Площади выедания Adasna (а), биомасса в г/м² и концентрация воблы (б), улов в кг на 1 ч траления.

За рацион всех рыб (R) мы приняли вычисленный нами размер выедания адакны. Чтобы выразить массу (вес) питающихся рыб, число рыб умножили на среднюю навеску воблы для соответствующего периода наблюдения.

Все эти данные и расчеты приведены в табл. 47.

Если метод определения величины выедания моллюсков рыбами, а также сопряженный с ним метод определения численности рыб в промысловом скоплении дают достоверные результаты, то при повторных определениях численности рыб в одном и том же районе мы должны иметь следующее:

1) численность рыб по размерам выедания должна быть одинаковой или близкой в том случае, если в исследуемом районе во все периоды наблюдения были одни и те же группы рыб. В противном случае результаты могут быть различными;

2) численность рыб должна быть одинаковой или близкой, если в исследуемом районе не только сохранялись одни и те же группы воблы, но и не было промыслового лова этой рыбы. В противном случае в каждом последующем определении результаты должны быть меньшими и это уменьшение должно соответствовать величине вылова воблы промыслом.

Ясно, что для проверки достоверности нашего метода прежде всего надо следить за распределением и перемещением элементарных популяций воблы (вне элементарных популяций проверка этого метода была бы затруднительна).

В цитируемой работе (Лебедев, 1960) было подробно рассмотрено распределение элементарных популяций воблы в описываемом районе и проис-

Таблица 46

Размер убыли и выедания адакны малой в группировках в районе о-ва Тюленьего (Северный Каспий) с 14 по 24 августа 1953 г.

| Номер группировки | Дата | Средняя масса адакны, мг | Число, экз./м ² | Масса адакны 19 августа, мг | Общая убыль адакны на 1 м ² | | Естественная убыль адакны | | Выедание адакны на 1 м ² | | Площадь группировки, км ² | Выедание адакны, тыс. ц |
|-------------------|------------|--------------------------|----------------------------|-----------------------------|--|-------|---------------------------|---------------------|-------------------------------------|-------|--------------------------------------|-------------------------|
| | | | | | экз. | г | % | экз./м ² | г | экз. | | |
| I | 14 августа | 123,5 | 27,18 | 146,0 | 8,54 | 1,247 | 46 | 3,92 | 4,62 | 0,674 | 725,67 | 4,891 |
| | 24 » | 166,8 | 18,64 | 90,0 | 51,7 | 4,679 | 33 | 17,06 | 34,64 | 3,135 | 843,80 | 26,453 |
| II | 14 » | 69,0 | 83,4 | 58,0 | 39,2 | 2,736 | 33 | 12,9 | 26,3 | 1,525 | 506,28 | 7,721 |
| | 24 » | 110,4 | 31,7 | 37,6 | 30,0 | 1,128 | 15 | 4,5 | 25,5 | 0,959 | 1088,6 | 10,444 |
| III | 14 » | 42,9 | 71,0 | 23,7 | 22,6 | 0,536 | 0 | 0 | 22,6 | 0,536 | 759,42 | 4,070 |
| | 24 » | 73,5 | 41,0 | 8,87 | 112,2 | 0,995 | 0 | 0 | 112,2 | 0,995 | 843,8 | 8,396 |
| IV | 14 » | 28,7 | 54,0 | 3,72 | 68,8 | 0,256 | 0 | 0 | 68,8 | 0,256 | 1071,62 | 2,743 |
| | 24 » | 48,7 | 47,0 | | | | | | | | | |
| V | 14 » | 13,3 | 170 | | | | | | | | | |
| | 24 » | 36,0 | 57,8 | | | | | | | | | |
| VI | 14 » | 6,8 | 115,8 | | | | | | | | | |
| | 24 » | 12,4 | 47,0 | | | | | | | | | |
| VII | 14 » | 1,2 | | | | | | | | | | |
| | 24 » | 7,6 | | | | | | | | | | |
| Итого . . . | | | | | | | | | | | | 64,72 |

Таблица 47

Определение количества воблы в промысловом скоплении по размерам выедания адакны в районе о-ва Тюленьего (Северный Каспий) за 4 периода наблюдений с 4 августа по 30 сентября 1953 г.

| Период наблюдения | Средняя температура воды, °С | Средняя масса воблы, г | Рацион воблы за 10 дней | | | | Количество воблы в скоплении в | | Предполагаемый вылов воблы промыслом, тыс. ц |
|-----------------------|------------------------------|------------------------|-------------------------------|------------------------|----------------|---------------|--------------------------------|--------|--|
| | | | общий, в % от массы тела рыбы | адакна в пище воблы, % | съедено адакны | | млн. шт. | тыс. ц | |
| | | | | | одной рыбой | всеми, тыс. ц | | | |
| 14—24 августа | 25,5 | 120,5 | 31,7 | 47,2 | 180,3 | 64,72 | 35,89 | 43,25 | — |
| 24 августа—3 сентября | 25,9 | 126,2 | 31,7 | 30,5 | 122,0 | 36,04 | 29,54 | 37,28 | 5,97 |
| 20 сентября | 18,6 | 130,4 | 16,0 | 46,13 | 96,4 | 25,33 | 26,25 | 34,23 | 3,05 |
| 20—30 сентября | 18,7 | 101,8 | 16,0 | 41,2 | 67,1 | 29,46 | 43,90 | 44,69 | — |

ходившие изменения в распределении. Было установлено, что в первом, втором и третьем наблюдениях в исследуемом районе встречались две элементарные популяции воблы, а к ним то с севера, то с востока в небольшом количестве примешивались отдельные стаи третьей элементарной популяции, состоящей из более мелкой воблы.

Таким образом, за период с 14 августа по 20 сентября не было значительных изменений в распределении рыб.

Следовательно, результаты по определению численности рыб за это время должны быть одинаковыми или сходными. Для расчета выедания адакны воблой и количества воблы мы выделили три десятидневные периода. За эти периоды (см. табл. 47) мы получили три убывающие величины, выражающие количество воблы в исследуемом районе: 43,25 тыс. ц, 37,28 тыс. ц и 34,23 тыс. ц. Убыль составляла 5,97 тыс. ц и 3,05 тыс. ц.

Это уменьшение численности воблы в период с 14 августа по 20 сентября, очевидно, объясняется тем, что в этом районе происходила промысловый лов воблы. В этом районе вели промысел воблы и в августе и в сентябре и, насколько нам известно, также в первой половине октября. Казалось бы, что в IV периоде наблюдения мы должны были иметь минимальную величину количества воблы, однако количество ее увеличилось и стало даже выше, чем в I периоде.

Это объясняется тем, что в район исследования переместилась и заняла его, смешавшись значительно с группировками I и II, новая элементарная популяция из более мелких рыб, отмеченная ранее на востоке. Средние размеры воблы соответственно стали меньшими.

Таким образом нам удалось несколько раз определить количество воблы в одном и том же скоплении и получить закономерное уменьшение воблы, как потом выяснилось, соответствующее величине вылова рыбы промыслом.

Определения величины рациона рыб и размеров убыли моллюсков сделаны на основе наблюдения за элементарными популяциями рыб и моллюсков.

ТЕОРИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ И ЗАДАЧА ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ РЫБХОЗОВ

Теория элементарных популяций рыб позволила проводить исследования в целях решения другой практически важной задачи — повышения эффективности рыбхозов.

Задача эта решалась на основе выделения элементарных популяций у

молоди рыб и длительного за ними наблюдения, а также на основе теории происхождения элементарных популяций. Некоторые предложения уже широко внедрены в практику, а некоторые подлежат еще производственной проверке.

В практике рыбного хозяйства давно осуществляется мероприятие по воспроизводству рыбных запасов путем выращивания молоди в нерестово-выростных хозяйствах. По достижении определенного этапа развития молодь выпускают из рыбхозов в реку и контроль над ней прекращается.

Эффективность этих мероприятий пока мало ощущалась. Слабая эффективность рыбхозов объясняется тем, что молодь, выпущенная из рыбхозов в реки, в большом количестве уничтожается всякого рода хищниками. Вопрос об истреблении покатной молоди хищниками в реке хорошо освещен в литературе (Александров, 1915; Терентьев, 1939; Летичевский, 1947, 1953; Танасийчук, 1950; Карзинкин, 1956; Попова, 1960, 1961 и др.) и сейчас является бесспорным.

В то же время известно, что в авандельте Волги гибель молоди рыб от хищников гораздо меньше, чем в реке.

В авандельте нет озерных лягушек, ужей и редко встречается окунь, поэтому там создаются более благоприятные условия для выживания молоди (Летичевский, 1947). В авандельте не создается плотных скоплений молоди, состав кормов хищников в авандельте и в реке качественно отличается.

Совершенно очевидно, что для повышения выживаемости молоди, выпущенной из рыбхозов, а тем самым и для повышения эффективности рыбхозов, необходимо прежде всего устранить выедание ее хищниками в реке. Наилучшим способом была бы транспортировка молоди в прорезях из рыбхозов в авандельту. Но неизвестно, как такая молодь будет вести себя после выпуска ее в море, если она не будет уничтожена хищниками, и как будет питаться и расти, хуже или лучше, чем молодь, которая не выращивалась в рыбхозах и не перевозилась, и т. п. Ответить на все эти вопросы можно только установив за ней длительное наблюдение. Но как проводить такие наблюдения, как на огромном участке авандельты отличать молодь, вывезенную из рыбхоза от местной — дикой молоди? Этот, казалось бы, непреодолимый вопрос довольно просто решается методом наблюдения за элементарными популяциями рыб.

Чтобы проследить за молодой леща, выпущенного из прорезей, необходимо было прежде всего установить, какие элементарные популяции молоди леща находились в районе выпуска.

Таблица 48

Характеристика элементарных популяций молоди леща в авандельте 25—28 июля 1960 г. (до выпуска молоди из прорезей)

| Номер элементарной популяции | Дата | Средний размер рыб, мм | Средняя масса, г | Упитанность по Фультопу | Число рыб |
|------------------------------|------------|------------------------|------------------|-------------------------|-----------|
| 1 | 25—28 июня | 19,5 ± 0,12 | 101 | 1,41 | 716 |
| 2 | 26—28 » | 17,8 ± 0,11 | 78 | 1,39 | 573 |
| 3 | 25—27 » | 16,6 ± 0,21 | 53 | 1,21 | 178 |

Критерий достоверности разницы длины рыб в элементарной популяции

| Номер популяции | 1 | 2 |
|-----------------|------|-----|
| 3 | 11,9 | 5,6 |
| 2 | 10,2 | |

В районе, намеченном для выпуска, и в близлежащих районах было установлено распределение трех элементарных популяций леща. В табл. 48 дана характеристика этих популяций.

На рис. 74 показано распределение популяций в указанном районе. Первая популяция, состоящая из наиболее крупного леща, занимала три отдельных участка: северный (район 2—4 км), центральный (13—14 км) и южный

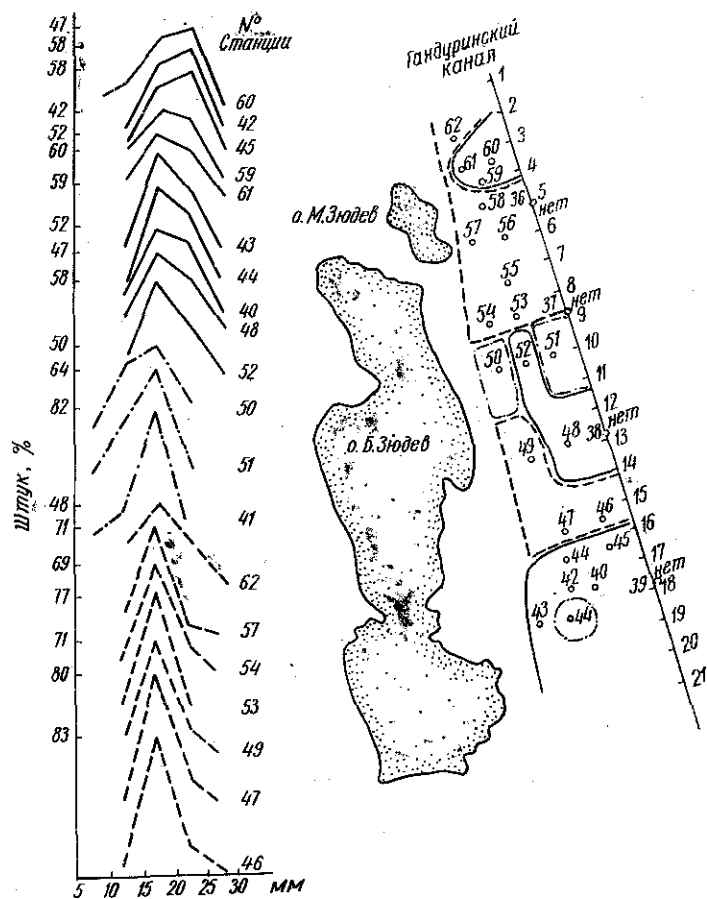


Рис. 74. Распределение элементарных популяций молоди леща в авандельте 25—28 июня 1960 г. (до выпуска молоди из прорезей).

(16—20 км). Строго говоря, их следовало бы считать разными популяциями, поскольку они пространственно разобщены, но для уменьшения количества расчетов при статистической обработке материала мы их принимали за одну популяцию, так как состав рыб в них вполне однороден.

Вторая популяция состояла из более мелкого леща и занимала два отдельных участка, вклиниваясь между группировками первой популяции. Лещ второй популяции хорошо отличался от первой по всем показателям. Третья

популяция размещалась на трех небольших участках, расположенных в районе 9—11 и 18 км. Это была самая мелкая с наиболее низкой упитанностью молодь. Молодь местных популяций леща в это время совершенно не была заражена метацирками.

Молодь леща, предназначенная для транспортировки из рыбхоза «Ладейный», хорошо отличалась от молоди, находящейся в выбранном нами районе авандельты большим размером и массой (весом), характером вариационной кривой и зараженностью метацирками (табл. 49).

Таблица 49

Характеристика молоди леща, вывезенной в прорезях из рыбхоза «Ладейный» в авандельту Волги

| Прорези | Дата | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Упитанность по Фультону | Зараженность метацирками, % | Число рыб | Число меченых рыб, % |
|---------|--------|--------------------|-------------------|-------------------------|-----------------------------|-----------|----------------------|
| 1 | 6 июля | 23,9±0,25 | 198 | 1,45 | 4,0 | 100 | 100 |
| 2 | 6 » | 24,8±0,24 | 234 | 1,53 | 3,0 | 200 | 30 |
| Средняя | — | 24,5±0,14 | 221 | 1,51 | 3,3 | 300 | 53,3 |

Часть молоди, вывозимой из рыбхоза, была помечена радиоактивным изотопом фосфора (P^{32}). Из 21 млн. шт. леща, вывезенного в авандельту 7 и 8 июля, 230 тыс. шт. имели радиоактивную метку.

Первый выпуск молоди из прорезей в 1960 г. был произведен 7 июля (транспортировка была впервые проведена еще в 1958 г.) на заранее обследованном участке авандельты, расположенном между 4 и 5 км Gandurinskogo рыбхозного канала. Место выпуска совпадало со станцией 83 (рис. 75). Поиски перевезенной молоди начались через два часа после ее выпуска из прорезей. В течение 7 июля было сделано 13 поисковых станций. В табл. 50 приведены данные анализа уловов рыб на всех станциях в течение 7 и 8 июля.

На станциях 83, 85 и 92 7-го июля был пойман рыбхозный лещ. В районе выпуска рыбхозный лещ образовал самостоятельную группу, не смешивался с местным лещем и хорошо от него отличался. Этот вывод был сделан на основании биологического анализа элементарных популяций молоди. Он полностью подтвердился также исследованиями распределения леща, меченого радиоактивным фосфором. Оказалось, что меченый лещ встречался только на тех станциях, которые расположены в пределах акватории, занятой элементарной популяцией рыбхозного леща. На одной из станций (84), находящейся в пределах местной популяции № 2, найден один меченый экземпляр, по-видимому, отбившийся от своей популяции. На всех остальных станциях, расположенных в пределах местных популяций, меченого леща не оказалось. 8-го июля были сделаны две контрольные станции на акватории, занятой элементарной популяцией рыбхозного леща (ст. 95 и 96) и одна (97) в пределах местной популяции (см. табл. 50 и рис. 75). Снова была обнаружена рыбхозная молодь, тогда как на станции 97 ее не было. Подробно эти наблюдения описаны в нашей опубликованной работе (Лебедев и др., 1967).

Всего было сделано пять рейсов на протяжении июля; во всех рейсах рыбхозный лещ был обнаружен. Обнаруживали мы также неоднократно леща, выпущенного 12 июля. Из пяти наблюдений в трех была обнаружена молодь, меченая радиоактивным фосфором.

Во время третьего рейса рыбхозная молодь была обнаружена вначале только по биологическим признакам, по которым она хорошо отличалась от местной молоди. Она уже продвинулась на несколько километров от того места, где была выпущена.

Характеристика элементарных популяций молоди леща в авандельте Волги в период выпуска молоди, вывезенной из рыбхоза

| Номер популяции | Номер станции | Дата | Средний размер, мм | Средняя масса, г | Упитанность по Фулгату | Зараженность, % | Число рыб | Количество меченых рыб, % |
|-----------------|---------------|--------|--------------------|------------------|------------------------|-----------------|-----------|---------------------------|
| 1 | 80 | 7 июля | 21,1 ± 0,41 | 128 | 1,37 | 0 | 63 | 0 |
| | 81 | 7 » | 20,4 ± 0,53 | 108 | 1,28 | 0 | 39 | 0 |
| | 86 | 7 » | 22,2 ± 1,05 | 161 | 1,48 | 0 | 17 | 0 |
| | 90 | 7 » | 22,2 ± 0,68 | 144 | 1,32 | 0 | 10 | 0 |
| | 93 | 7 » | 21,3 ± 1,53 | 122 | 1,27 | 11,1 | 9 | 0 |
| Среднее | | | 21,3 ± 0,30 | 127 | 1,35 | 0,7 | 140* | — |
| 2 | 84 | 7 июля | 19,4 ± 0,87 | 101 | 1,39 | 0 | 16 | 6,0 |
| | 87 | 7 » | 20,0 ± 0,58 | 118 | 1,48 | 0 | 35 | 0 |
| | 89 | 7 » | 20,2 ± 0,77 | 123 | 1,50 | 0 | 15 | 0 |
| | 97 | 8 » | 20,1 ± 1,45 | 111 | 1,38 | 0 | 7 | 0 |
| Среднее | | | 19,6 ± 0,40 | 113 | 1,50 | 0 | 73* | 1,3 |
| Рыбхозный | 83 | 7 июля | 24,2 ± 0,30 | 101 | 1,36 | 0 | 81 | 14,0 |
| | 85 | 7 » | 23,1 ± 0,48 | 166 | 1,35 | 9,4 | 32 | 3,1 |
| | 92 | 7 » | 23,0 ± 0,49 | 162 | 1,33 | 0 | 15 | 0 |
| | 95 | 8 » | 22,7 ± 1,56 | 160 | 1,37 | 0 | 5 | 60,0 |
| | 96 | 8 » | 28,3 ± 1,01 | 175 | 1,39 | 0 | 12 | 50,0 |
| Среднее | | | 23,0 ± 0,32 | 162 | 1,34 | 36 | 145* | 145 |
| | 94 | 7 июля | 23,8 ± 0,14 | 194 | 1,44 | 0 | 16 | 0 |

Критерий достоверности разницы длины рыб в популяциях

| Популяции | 1 | 2 |
|-----------|-----|-----|
| 2 | 3,4 | |
| Рыбхозная | 6,6 | 3,8 |

* Всего рыб, исследованных в популяции.

увеличился, но стал несколько большим по сравнению с приростом леща местных популяций. По-видимому, снижение интенсивности роста связано с процессом приспособления молоди к новым условиям и с некоторым угнетением рыб во время ночной стоянки прорезей с рыбой в реке, что необходимо было по условиям опыта. В табл. 52 приведены результаты опытов по определению суточного рациона молоди леща местной популяции и вывезенного из рыбхоза «Ладейный».

Исследования радиоактивности были проведены только после пятого рейса и было выяснено, что весь меченый лещ оказался сосредоточенным в пределах акватории, занимаемой элементарной популяцией, вывезенной из рыбхоза.

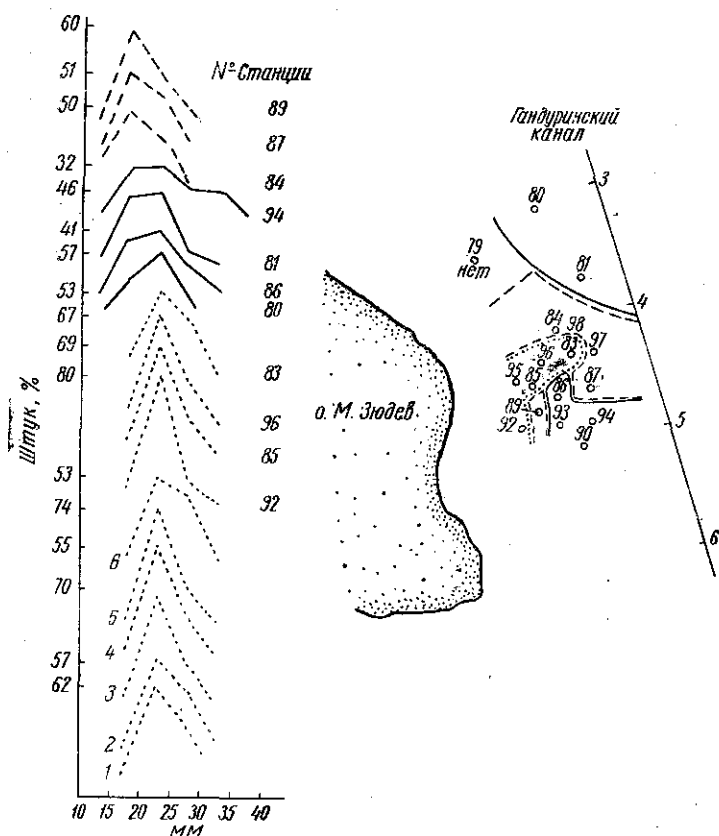


Рис. 75. Распределение элементарных популяций леща в авандельте после выпуска молоди из прорезей (7 июля 1960 г.). Вариационные кривые леща:

1 — меченого 3 июля в 18 ч; 2 — в 19 ч; 3 — 6 июля из первой прорези; 4 — 6 июля из второй прорези; 5 — 8 июля из второй прорези; 6 — 8 июля из первой прорези.

Эти наблюдения позволили изучить рост, питание и поведение элементарных популяций, вывезенных из рыбхоза в условиях авандельты.

В табл. 51 представлены данные по росту леща естественного нереста и выращенного в рыбхозе «Ладейный».

По методу В. А. Ионовой была определена величина суточного рациона леща в различных элементарных популяциях (табл. 52).

В первые дни у рыбхозного леща наблюдался менее интенсивный весовой и линейный рост по сравнению с популяциями местной молоди. Однако уже в следующий период (между двумя рейсами) прирост рыб не только

Таблица 51

Рост в авандельте леща естественного нереста и выращенного в рыбхозе „Ладейный“ в июле 1960 г.

| Популяци* | Номер рейса | Дата наблюдений | Средний размер, мм | Средняя масса, мг | Прирост за день | | | |
|--------------------------------|-------------------------------|-----------------|--------------------|-------------------|-----------------|------|-------|-------|
| | | | | | длины | | массы | |
| | | | | | % | мм | % | мг |
| 5 | 3 | 9 июля | 16,3 | 47 | 0,91 | 0,15 | 7,19 | 3,37 |
| | 4 | 13 » | 16,9 | 62 | | | | |
| | 5 | 20 » | 20,3 | 123 | | | | |
| | За период между 3 и 5 рейсами | | | | | 2,01 | 0,32 | 9,14 |
| 2 | 2 | 27 июля | 17,8 | 78 | 0,63 | 0,11 | 1,85 | 1,44 |
| | 3 | 10 » | 19,3 | 99 | | | | |
| | 4 | 14 » | 20,9 | 124 | | | | |
| | 5 | 21 » | 22,7 | 177 | | | | |
| За период между 2 и 5 рейсами | | | | | 1,02 | 0,18 | 3,47 | 2,70 |
| За период между 3 и 5 рейсами | | | | | 1,48 | 0,28 | 5,42 | 5,36 |
| 1 | 2 | 27 июня | 19,5 | 101 | 0,77 | 0,15 | 2,82 | 2,84 |
| | 3 | 11 июля | 21,7 | 149 | | | | |
| | 4 | 14 » | 22,6 | 175 | | | | |
| | 5 | 21 » | 26,1 | 267 | | | | |
| За период между 2 и 5 рейсами | | | | | 1,22 | 0,23 | 4,13 | 4,17 |
| За период между 3 и 5 рейсами | | | | | 1,86 | 0,40 | 6,01 | 8,95 |
| Рыбхозный, вывезенный 7—8 июля | 3 | 9 июля | 23,7 | 185 | 0,35 | 0,08 | 2,54 | 4,69 |
| | 4 | 15 » | 24,2 | 215 | | | | |
| | 5 | 20 » | 28,0 | 344 | | | | |
| За период между 3 и 5 рейсами | | | | | 1,53 | 0,36 | 5,80 | 10,73 |
| Рыбхозный, вывезенный 12 июля | 4 | 15 июля | 22,9 | 164 | 1,11 | 0,25 | 8,36 | 13,71 |
| | 5 | 20 » | 24,2 | 245 | | | | |
| 4 | 3 | 11 июля | 24,4 | 208 | 1,45 | 0,35 | 4,31 | 8,96 |
| | 5 | 22 » | 28,6 | 331 | | | | |
| 3 | 3 | 11 июля | 26,7 | 251 | 1,46 | 0,39 | 8,67 | 21,7 |
| | 4 | 15 » | 28,3 | 350 | | | | |

* Последовательность популяций дана в зависимости от возрастания длины рыб.

Таблица 52

Суточные рационы молоди леща местной популяции и вывезенной из рыбхоза „Ладейный“ (в % от массы тела)

| Популяции | Величина суточного рациона | | | |
|------------------------------------|----------------------------|--------|---------|---------|
| | 7 июля | 9 июля | 15 июля | 21 июля |
| 1 | 1,21 | 1,04 | 1,45 | 1,45 |
| Меченый лещ, вывезенный 7—8 июля | 0,39 | 0,44 | — | — |
| Немеченый лещ, вывезенный 7—8 июля | 0,97 | 1,42 | 1,46 | 2,50 |
| Лещ, вывезенный 12 июля | — | — | 1,11 | 1,53 |

Рацион немеченого леща, вывезенного из рыбхоза 7 июля, в этот день был значительно ниже, чем рацион у леща местной популяции (№ 1), но затем беспрерывно нарастал.

Рацион леща, вывезенного в авандельту 12 июля, сначала был ниже, чем у местного, но уже 21 июля он также превышал рацион леща местной популяции. Показатели линейного и весового прироста рыб (см. табл. 51) находятся в прямой зависимости от рациона. Любопытно, что немеченые особи потребляют больше корма, чем меченые. По-видимому, мечение вызывает некоторое угнетение молоди, что отражается на интенсивности ее питания, а следовательно, и роста. Следует заметить, что наблюдение в природных условиях за процессом роста молоди рыб в связи с процессом питания осуществлено впервые и стало возможным благодаря выделению элементарных популяций.

Сейчас с уверенностью можно сказать, что транспортировка молоди не отразилась на поведении рыб в авандельте. Благодаря тому что молодь выпустили в заранее определенные оптимальные условия нагула, она питалась интенсивнее и росла лучше, чем молодь местных популяций.

Таким образом, транспортируя молодь в прорезях по реке и выпуская ее в наилучшие по кормовым условиям участки, мы спасаем молодь от поедания хищниками в реке и создаем условия для наиболее быстрого роста, тем самым повышая ее жизнестойкость, а следовательно, обеспечивая гораздо больший процент выживания.

В настоящее время транспортировка и выпуск молоди в авандельту на определенные места широко внедрены в практику. С 1963 г. все рыбхозы дельты Волги 70% выращенной молоди транспортируют в авандельту.

Теория элементарных популяций была использована и для разработки другого предложения, касающегося повышения эффективности рыбхозов. Это предложение требует еще производственной проверки и обсуждения.

Исследуя вопрос о происхождении элементарных популяций, мы установили, что первопричиной образования внутривозрастных группировок рыб является разнокачественность икры. Путем гистоавтордиографии было установлено, что пластические вещества, идущие на построение желтка, в первую очередь поступают в овоциты, лежащие у крупных кровеносных сосудов. После того как закончен вителлогенез у этих овоцитов, средние и мелкие овоциты начинают очень интенсивно поглощать метионин. Отсюда мы сделали предположение что при благоприятных условиях питания на III—IV стадии половой зрелости у рыб увеличивается процент крупной икры за счет интенсивного поглощения пластического материала, идущего на построение желтка средними и мелкими овоцитами.

Для того чтобы проверить наше предположение, мы провели опыт в Савинском прудовом хозяйстве. Карпов помещали в пруды с различными кормовыми условиями (Лебедев и Чжен-дун, 1963).

У самок карпа, находившихся в пруду с благоприятными условиями питания (пруд № 20), резко увеличилось количество крупной икры по сравнению с самками, которые находились в пруду № 19 с плохими условиями питания (табл. 53).

Количество икры у карпа из пруда № 20 было 203 441 шт., тогда как из пруда № 19 всего 66 143 шт.

Таблица 53

Соотношение крупной, средней и мелкой икры (в %) и элементы вариационных рядов размеров икры карпов из различных прудов

| Отдел яичника | № пруда | Икра, % | | Размер икры, мм (M±m) | σ | M _{diff} |
|---------------|---------|----------------------------|--------------------|-----------------------|-------|-------------------|
| | | крупная (от 1,4 до 1,6 мм) | мелкая (до 1,1 мм) | | | |
| Головной | 20 | 15,5 | 4,6 | 1,30±0,11 | 1,112 | 9,6 |
| | 19 | 0,0 | 36,1 | 1,14±0,12 | 1,204 | |
| Средний | 20 | 16,6 | 4,5 | 1,31±0,11 | 1,122 | 9,7 |
| | | | | 1,14±0,12 | 1,237 | |
| Хвостовой | 20 | 9,4 | 8,3 | 1,30±0,11 | 1,122 | 8,1 |
| | 19 | 0,3 | 43,0 | 1,11±0,15 | 1,520 | |

Подобные же исследования проведены с вьюном в аквариальных условиях. Были получены примерно такие же результаты. Кроме резкого увеличения количества (в %) крупной икры было также резко увеличено и количество самой икры. Так, если среднее количество икры у вьюнов, находившихся в плохих условиях питания, было равно 754 шт., то в хороших условиях питания оно было равно 2423 шт.

Эти опыты говорят о том, что условия питания половозрелых самок играют огромную роль в формировании высококачественной икры, а следовательно, и высококачественного потомства.

Отсюда очевидно, что создавая на IV стадии половой зрелости за 2—3 недели перед нерестом оптимальные условия питания производителей рыб в прудовом рыбоводстве, можно значительно повысить качество икры, а следовательно, и потомства.

Подбор производителей по качеству икры имеет большое значение и для повышения эффективности рыбхозов.

Можно предположить, что наиболее высоким качеством икры обладают производители рыб, находившиеся в быстрорастущих элементарных популяциях, т. е. в таких популяциях, которые, очевидно, жили в оптимальных условиях нагула. Отсюда понятно, что при выборе производителей для рыбхозов надо отдавать предпочтение производителям из быстрорастущих элементарных популяций. В большинстве случаев такие популяции приходят на нерест первыми, и именно из них и нужно отбирать производителей леща, судака и других рыб.

Заключив рассмотрение конкретных примеров применения теории элементарных популяций в ихтиологических исследованиях и для решения задач рыбной промышленности и рыбного хозяйства, мы убеждаемся в том, что теория элементарных популяций не является отвлекающей, она помогает решать некоторые практические вопросы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для определения элементарной популяции принципиально важно подчеркнуть, что все группировки рыб могут быть разделены на две категории — биологические агрегации и внутривидовые биологические группировки. Биологические агрегации — это случайные скопления животных не обязательно общего происхождения, они могут состоять даже из скопления различных видов рыб.

Биологические внутривидовые группировки состоят из особей одинакового происхождения. Они могут находиться и в разреженном состоянии и образовывать скопления, однако независимо от поведения они не перестают быть определенной группировкой.

К биологическим внутривидовым группировкам относятся подвиды, расы, стада, возрастные группы. Описанные нами группировки являются также биологическими внутривидовыми группировками, а не биологическими агрегациями, так как они состоят из одинаковых по происхождению и биологии рыб и не исчезают, когда рыбы рассеиваются.

Однако, если назвать наши группировки биологическими внутривидовыми группировками, то такое определение будет еще недостаточным, так как все другие группировки, кроме биологических агрегаций, являются также биологическими внутривидовыми группировками, в том числе и подвид. Одним из критериев различения биологических внутривидовых группировок, как нам представляется, должна быть степень однородности особей, их составляющих. Как мы показали выше, наши группировки — элементарные популяции — являются наиболее гомогенными по своему составу. Если вид распадается на более мелкие биологические группы — расы или стада, последние распадаются на возрастные группы, а возрастная группа, как мы также показали, состоит из различных по составу рыб — элементарных популяций. Последние не разбираются более ни на какие (по составу рыб) **биологические внутривидовые группы**, представляя собой действительно **элементарную биологическую внутривидовую группировку**, меньшую чем все остальные. Из элементарных популяций складываются все остальные внутривидовые биологические группировки рыб. Биологическая гомогенность элементарных популяций состоит в том, что рыбы, ее образующие, наиболее сходны физиологически, обладают сходным темпом роста, сходным во времени развитием и стадиями онтогенеза. Более гомогенные по составу рыб группировки уже не существуют. Благодаря этому сходству элементарная популяция сохраняет свою целостность в пространстве и времени даже в тех случаях, когда рыбы в группировке не образуют ни стай, ни скоплений.

Мы привели много фактов, свидетельствующих о том, что элементарные популяции являются устойчивыми группировками и могут быть прослежены в течение длительного времени. Судя по анализу биологической структуры чешуи и по темпу роста, вычисленному путем обратных расчетов по чешуе, можно говорить о том, что элементарные популяции воibly существуют по крайней мере до 2—2,5 лет с момента рождения в основном своем составе, а элементарные популяции кильки — по крайней мере до года.

Состав элементарных популяций не абсолютно постоянен, он изменяется за счет той части рыб, которая по своему физиологическому состоянию и росту наиболее уклоняется от основного состава элементарной популяции. Мы подробно рассматривали вопрос о том, насколько элементарные популяции

обособлены в пространстве, и показали, что они могут смешиваться с соседними группировками, но это смешение является временным в силу различного суточного и особенно сезонного ритма жизнедеятельности.

Смешиваются элементарные популяции не только на местах нагула, но также и на местах размножения, где, по-видимому, и происходит некоторый обмен составом между элементарными популяциями. Однако такой обмен не превышает 40—50%. Поэтому у элементарных популяций, состоящих из рыб даже старшего возраста (5+ у воблы), всегда абсолютно преобладают рыбы одного возраста, не говоря уже о более молодых элементарных популяциях.

Первоначальная причина расхождения личинок и молодых рыб заключается в разнокачественности икры, которая в свою очередь определяется неодинаковым расположением овоцитов по отношению к главным кровеносным сосудам яичника рыбы.

С. Г. Крыжановский был прав, настаивая на том, что ранние стадии не являются консервативными и менее изменяемыми, чем поздние. Разнокачественность икры, установленная нами экспериментально, ведет к разнокачественности не только личинок, но и молодых и взрослых рыб. В конечном счете эта разнокачественность обязана внешней среде, в данном случае той среде, в которой идет рост и развитие овоцитов, что также подтверждает концепцию С. Г. Крыжановского, его учеников и последователей (Крыжановский, 1950) о неразрывности понятия организма и среды и о причинах изменчивости.

На основании всего изложенного в этой книге даем следующие определения явлению элементарной популяции.

1. Элементарная популяция — это пространственно обособленная биологическая внутривидовая группа рыб, состоящая из многочисленных особей, которая может быть оконтурена в пространстве и наблюдаема во времени. Она отличается от всех других биологических внутривидовых групп гомогенностью состава по физиологическим признакам. В пределах одной и той же элементарной популяции все признаки рыб варьируют меньше, чем в любой другой внутривидовой биологической группировке.

2. Популяция называется элементарной потому, что она не распадается ни на какие биологические внутривидовые группировки, имеющие более гомогенный, менее варьирующий по своим физиолого-морфологическим признакам состав рыб.

3. Элементарные популяции начинают образовываться на местах рождения. Первоначальной причиной расхождения личинок в темпе роста и развития является разнокачественность икры, определяемая неодинаковым расположением овоцитов в яичнике по отношению к крупным кровеносным сосудам. Это расхождение усугубляется порционностью икрометания и растянутостью нереста. Зарождение элементарных популяций завершается при уходе мальков с мест рождения, когда, достигнув соответствующего этапа развития, мальки покидают своих собратьев, не достигших еще этого этапа.

4. Существенная особенность элементарной популяции рыб — совпадающий сезонный и суточный ритм жизнедеятельности всех особей группы, благодаря сходству их физиологического состояния, темпа роста и развития, приобретенного с момента рождения. Это сходство сохраняется в дальнейшем при совместной жизни в одинаковых условиях; оно тесно связывает особей в группе, определяет биологическую целостность группы и групповое поведение особей элементарной популяции.

5. Элементарные популяции различаются по составу рыб, имеющих различные физиологическое состояние, темп роста и развития, суточные и особенно сезонные ритмы жизнедеятельности в пределах специфики жизненного цикла данного стада или расы.

6. По своей структуре элементарная популяция весьма эластична; временами она может слиться в один косяк или образовать множество неустойчивых, изменяющихся по числу и величине стай, или же находиться в разреженном состоянии, не образуя ни одного косяка или стаи, а затем вновь образовывать стаи. При временном разреженном состоянии она не теряет своей

целостности и может быть также оконтурена и наблюдаема во времени. Такое поведение элементарной популяции зависит от периода жизненного цикла рыб.

Явление стаинности рыб вытекает из сущности элементарной популяции. Стая не может образоваться из рыб различных элементарных популяций, так как она должна состоять из рыб физиологически сходных, иначе не будет целостного поведения, характерного для стаи. Явление стаинности не может возникнуть у тех видов рыб, которые не имеют элементарных популяций.

7. Элементарные популяции не абсолютно обособлены в пространстве, они могут смешиваться, оставаясь обособленными во времени, благодаря различным суточным и сезонным ритмам жизнедеятельности. Даже в какой-то части смешанные, элементарные популяции можно различать, оконтуривать в пространстве и наблюдать во времени.

8. Элементарная популяция является устойчивой, длительно существующей в основном своем составе группировкой, но изменяющейся за счет крайних вариантов физиологического сходства, особенно после первого нереста. Благодаря такому изменению в составе ее преобладают рыбы одного возраста, но включают некоторый процент и рыб других возрастов (не более 50%).

9. Благодаря эластичности структуры элементарная популяция совершает амебообразные поисковые движения, что является важным биологическим приспособлением для нахождения жизненно необходимых мест. Без элементарной популяции не только одиночные рыбы, но и отдельные стаи, двигаясь обособленно от элементарной популяции, не могли бы безошибочно попасть в жизненно важные места.

Многие виды рыб живут и передвигаются элементарными популяциями.

10. При наличии элементарных популяций устраняется возможность внутривидового перенаселения на местах питания, так как благодаря элементарным популяциям обеспечивается равномерное распределение рыб на пастбищах, а тем самым и наиболее полное использование жизненных ресурсов водоема.

Обладая различными ритмами жизнедеятельности, элементарные популяции относительно поочередно используют ограниченные места размножения, что имеет важное значение для увеличения численности вида.

11. Элементарные популяции рыб, отличаясь друг от друга временем развития жизненного цикла и живя в разных участках ареала своего подвида, представляют собой экологически разнокачественные группировки, что наряду с другими биологическими внутривидовыми группировками обеспечивает многогранную экологическую приспособленность популяции вида в целом и ведет к увеличению численности видовой популяции.

12. Элементарную популяцию можно оконтурить разными способами и наблюдать длительное время в любых условиях и на любой глубине при наличии соответствующих средств лова для контроля за составом рыб в группе, она может явиться конкретным объектом эколого-ихтиологических морских исследований.

13. Элементарные популяции не являются наследственными, так как себя не воспроизводят, а заканчивают свое существование в онтогенезе, значительно изменяя свой состав. Последующее поколение каждой элементарной популяции всегда является разнокачественным и поэтому попадает в самые различные вновь возникающие элементарные популяции.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. К вопросу об изучении рас у рыб. Бюллетень рыбного хозяйства № 6, с. 24—25.
- Аландер. Шведские исследования сельди. «Ann biol», 1947, № 4, с. 151—152. Перевод ВНИРО.
- Александров А. И. Общая биология и скат мальков в дельте Волги. Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 4. Вып. 10, 1915.
- Алексеева С. П. Размножение воблы и восстановление ее запасов. «Рыбное хозяйство», 1950, № 6, с. 33—40.
- Алексеева К. Д. Значение зрения при групповом эффекте у некоторых черноморских рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 3. Вып. 4 (29), 1964, с. 726—733.
- Алтухов Ю. П. К познанию оптомоторной реакции у рыб. Труды Карадагской биологической станции. Вып. 17, Изд-во АН УССР, 1961.
- Амброз А. И. Сельдь (*Clupea harengus pallasi*) залива Петра Великого. Известия ТИНРО. Т. 6, 1931.
- Амброз А. И. Распределение и промысел черноморской ставриды. Труды ВНИРО. Т. 28, 1954, с. 113—125.
- Аронов М. П. Роль органов чувств в добывании пищи у ласкиря (*Sargus annularis* L.) и некоторые особенности его стайного поведения. Труды Севастопольской биологической станции АН СССР. 13, 1960, с. 269—274.
- Асламова Н. Е. Поведение хамсы в зоне ставных неводов «Рыбное хозяйство», 1947, № 12, с. 3—7.
- Асламова Н. Е. Поведение хамсы и сельди в зоне ставных неводов в Керченском проливе. «Рыбное хозяйство», 1949, № 7, с. 3—7.
- Асламова Н. Е. Экспериментальное изучение поведения рыб в потоке. Доклады ВНИРО. Вып. 1, с. 13—18, 1952.
- Балагурова М. В. Нерестовая миграция беломорской корюшки и ее использование промыслом. Труды Карело-Финского филиала АН СССР. Вып. 3, 1956, с. 123—128.
- Балахонова Л. М., Барсуков В. В. Ход муксуна (*Coregonus muksun* Pallas) в р. Обь и его распределение в дельте Оби. «Вопросы ихтиологии». Т. 1. Вып. 2 (09), 1961, с. 262—274.
- Балохнин И. А. Опыт применения реакции преципитации для установления родственных связей рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 3, 1964, с. 595—598.
- Баранникова И. А. Биологическая дифференциация стада Волго-Каспийского осетра в связи с задачами осетроводства в дельте Волги. Ученые записки ЛГУ, № 228, 1957, с. 54.
- Берг Л. С. Рыбы СССР и сопредельных стран. Изд-во АН СССР, 1948.
- Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР, 1953, с. 242—260.
- Бирман И. Б. Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура. «Вопросы ихтиологии». Вып. 7, 1956, с. 158—173.
- Борисов П. Г. Научные наблюдения и разведка рыбы с помощью света. «Рыбное хозяйство», 1946, № 10—11, с. 38—44.
- Васецкий С. Г. О закономерностях изменения величины икринок текущих самок воблы. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 40, 1962, с. 254—266.
- Васнецов В. В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. «Зоологический журнал». Т. 25. Вып. 3, 1946, с. 185—200.
- Васнецов В. В. Этапы развития системы органов, связанные с питанием, у леща, воблы и сазана. Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития» Изд-во АН СССР, 1948а, с. 233—253.
- Васнецов В. В. Возможные кормовые объекты леща, воблы и сазана и соотношение этих видов на почве питания на разных этапах развития. Сб. «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития». Изд-во АН СССР, 1948б, с. 233—253.
- Васнецов В. В. О морфологии. «Зоологический журнал». Т. 32. Вып. 6. 1953а, с. 1046—1051.
- Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР, 1953б, с. 207—217.
- Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О. О роли сорных рыб в развитии молоди промысловых полупроходных рыб. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 10, 1953, с. 219—243.
- Васнецов В. В., Еремеева Е. Ф., Ланге Н. О., Дмитриева Е. Н. и Брагинская Р. Я. Этапы развития промысловых полупроходных рыб Волги и Дона — леща, сазана, воблы, тарани и судака. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 16, 1957, с. 7—76.
- Васнецов В. В. Опыт исследования поведения полупроходных рыб на нерестилищах. Труды Астраханского государственного заповедника. Вып. 5, с. 163—200.
- Владимиров В. И. Влияние степени нагула самок на качество потомства в ранние периоды жизни рыб. Сб. «Влияние качества производителей на потомство рыб. Киев, 1964, с. 35—93.
- Вьюшкова В. П. Некоторые закономерности распределения *Adaspa vitrea* Северного Каспия. Вестник МГУ. Серия физико-математических и естественных наук. Вып. 1, 1956, с. 67—72.
- Вьюшкова В. П. Рост *Adaspa vitrea* и *Monodactyla edentula* Северного Каспия. Вестник МГУ. Вып. 3, 1958.
- Гербильский Н. Л. Биологические группы куриного осетра (*Acipenser güldenstädti persicus* Borodin) и основания для их заводского воспроизводства. ДАН СССР. Т. 71, № 785—788, 1950.
- Гербильский Н. Л. Внутривидовые биологические группы осетровых и значение их для развития осетроводства в связи с гидростроительством. Труды конференции по вопросам рыбного хозяйства. Изд-во АН СССР. Вып. 1, 1953, с. 291—300.
- Гербильский Н. Л. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, анадромных мигрантов и вопросы об миграционном импульсе у осетровых. Ученые записки МГУ, № 228, 1957а, с. 11—32.
- Гербильский Н. Л. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее значение для вида в мире рыб. Вестник ЛГУ, № 21, серия биологическая. 1957б, с. 82—92.
- Гербильский Н. Л. Теория биологического процесса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства. Ученые записки ЛГУ, № 311, 1962, с. 5—18.
- Голецченко А. П. Опыт разведки азовской хамсы при помощи самолета. Труды Азчерниро. Вып. 12, 1940, с. 149—165.
- Головкин А. Вобла. «Материалы к познанию русского рыболовства». Т. 4. Вып. 10, 1915, с. 65—115.
- Дарвин. Происхождение видов. Сельхозгиз, 1952.
- Датские исследования биологии и запасов промысловых рыб в водах Гренландии. Сборник научно-технической информации ВНИРО № 5, 1958.
- Дементьев Г. П. О географическом распространении некоторых птиц Палеарктики. Proc. Eighth. Int. Orn. Congr. Oxford (1934), 1938 с. 243—259.

- Дементьева Т. Ф., Плечкова Е. К., Розанова М. И. и Танасийчук В. С. Расовый состав трески Баренцова моря. Доклады 1-й сессии ГОИН, 1931, № 2, с. 49—58.
- Дементьева Т. Ф. и Танасийчук В. С. К вопросу о расах трески в Баренцовом море. «За рыбную индустрию Севера», 1935, № 5, с. 40—43.
- Дементьева Т. Ф. и Монастырский Г. Н. Систематическое положение и биологические группы каспийской воблы. Труды ВНИРО. Т. 10, 1939, с. 19—32.
- Дементьева Т. Ф. Распределение и миграция воблы в море. Труды ВНИРО. Т. 10, 1939, с. 81—228.
- Дементьева Т. Ф. О состоянии запасов трески и салаки в Балтийском море. Труды ВНИРО. Т. 26, 1954, с. 79—101.
- Демидов В. Ф. Некоторые черты поведения западноафриканской сардинеллы (*Sardinella aurita*) в районах Дакара и Такоради. Труды АзчерНИРО. Вып. 20, 1962, с. 25—43.
- Державин А. Н. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas). Биологический очерк. Известия Бакинской ихтиологической лаборатории. Т. 1. Баку, 1922.
- Дислер Н. Н. Эколого-морфологические особенности развития органов чувств системы боковой линии исык-кульского чебака и верховки. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 10, 1953а, с. 178—202.
- Дислер Н. Н. Развитие тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Nordmann). Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 10, 1953б, с. 178—202.
- Дмитриев Н. А. Биология и промысел сельди в Белом море. М. Пищепромиздат, 1946.
- Дмитриева Е. Н. Этапы развития леща, тарани и судака в Таганрогском заливе. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 16, 1957, с. 77—101.
- Дмитриева Е. Н. Этапы развития туводного леща. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 28, 1960, с. 41—78.
- Дрягин П. А. Об основных показателях внутривидовой биологической неоднородности у рыб. Научно-технический бюллетень ГосПИОРХ, 1959, № 9, с. 41—43.
- Дюжиков А. Т. Численность и структура стад волжских рыб как отражение величин и особенностей их ареалов. «Вопросы экологии». Т. 5, 1962, с. 58.
- Еремеева Е. Ф. Переходы от одного этапа развития к другому на примере кубанской тарани. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 25, 1960а, с. 10—24.
- Еремеева Е. Ф. Сравнение этапов развития леща *Abramis brama* L. Кубанских лиманов, Волги и Дона. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 25, 1960б, с. 25—30.
- Еремеева Е. Ф. Этапность развития и динамика численности рыб. Труды совещания по динамике численности рыб Ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 13, 1961, с. 180—184.
- Задульская Е. С. и Смирнов К. С. Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцова моря. Труды ВНИРО. Т. 4, 1939.
- Закс М. Г. и Соколова М. М. Иммуно-серологические различия между отдельными стадами нерки. «Вопросы ихтиологии». Т. 1. Вып. 4 (21), 1961, с. 707—715.
- Замахаяев Д. Ф. Изменение размерного и полового состава проходных сельдей в реке. «Вопросы ихтиологии». Вып. 2, 1954, с. 123—138.
- Замбриборщ Ф. С. Сравнительная оценка морфологической и биологической изменчивости рыб как критерия расовых отличий. «Вопросы экологии». Т. 1, 1957, с. 195—201.
- Зенкевич Л. А. Теоретические обоснования. Сборник работ по акклиматизации *Negeis* в Каспийском море. Новая серия. Отдел зоологии. Вып. 33, 1952.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Записки Академии Наук. Серия 8. Т. 32, № 1, СП (6), 1913.
- Зернов С. С. Систематическая и биологическая характеристика воблы района, прилегающего к Мертвому культуку. «Заливы Каспийского моря». Вып. 2, 1935, с. 35—54.
- Зуссер С. Г. Ход рыбы в дельте р. Волги. «Зоологический журнал» Т. 18. Вып. 2, 1939, с. 231—246.
- Зуссер С. Г. Пелагида Черного моря. «Рыбная промышленность СССР», сб. № 1, 1945, с. 28—34.
- Иванова М. П. Некоторые данные о питании окуня в различных зонах дельты Волги. «Вопросы ихтиологии». Вып. 7, 1956, с. 96—106.
- Ильин Л. К. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Труды Института биологии водохранилищ АН СССР. Вып. 3(6), 1960, с. 202—215.
- Ильин Б. С. Рецензия на статью Месяцева И. И. «Строение косяков стадных рыб». «Природа», 1939, № 8.
- Ионова В. А. Методика определения суточного рациона питания некоторых карповых рыб в полевых условиях. Вестник МГУ. Серия биологии, 1960, № 2, с. 22—30.
- Ионова В. А. О суточном ритме питания и суточном рационе молоди воблы и леща в аванделте Волги. Тезисы Московской конференции молодых ученых-биологов. Изд-во МГУ, 1962.
- Ионова В. А. К методике изучения пищевых внутривидовых взаимоотношений молоди некоторых карповых рыб. Проблемы внутривидовых отношений организмов. Материалы к совещанию по проблемам внутривидовых отношений организмов. Изд-во Томского университета, 1962.
- Ионова В. А. К вопросу о методике изучения суточного ритма питания молоди рыб. Вестник МГУ. Серия биологии, 1963, № 6, с. 8—15.
- Исаков Ю. А. К вопросу об элементарных популяциях птиц. Известия АН СССР, серия биологии, № 1, 1949.
- Кагановская С. М. Биологическая характеристика стад дальневосточной сардины. ЗИН АН СССР. Л., 1939.
- Камарницкая Е. Н. Различение косяков трески Баренцова моря по структуре чешуи. Труды ВНИРО. Т. 4, 1939, с. 396—416.
- Караваяев Г. А. Миграция воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) в Северном Каспии. Труды ВНИРО. Т. 10, 1939, с. 93—80.
- Карзинкин Г. С. Пути и методы повышения биологической продуктивности нерестово-выростных хозяйств дельты р. Волги. Труды ВНИРО. Т. 32, 1956.
- Карпевич А. Ф. и Бокова Е. П. Темпы переваривания у морских рыб. Ч. 1. «Зоологический журнал». Т. 15. Вып. 1, 1936.
- Киселевич К. А. Волго-Каспийский рыболовный район, его особенности и причины богатства рыбой. Астрахань. Изд. Губполитпросвета, 1926.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг. Труды Каспийской экспедиции 1914—1915 гг. 1, с. 826.
- Коган А. В. О суточном рационе и ритме питания *Abramis brama* Цимлянского водохранилища. «Вопросы ихтиологии». Т. 3. № 2, (27), 1963, с. 319—325.
- Константинов К. Г. и Пономаренко В. Б. Длительные групповые передвижения баренцевоморской трески по данным мечения. Труды Мурманского морского биологического института. Вып. 2(6), 1960, с. 207—210.
- Константинов К. Г. О местных стадах окуня-клювача Северной Атлантики. «Рыбное хозяйство», 1962, № 2, с. 12—15.
- Костылев Ю. Окунь озера Святозера. Сборник студенческих работ Петрозаводского университета. Вып. 5, 1958, с. 189—195.
- Кротов А. В. Опыт авиаразведки рыб в северо-западной части Черного моря. «Рыбное хозяйство СССР», 1936, № 2.
- Крыжановский С. Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития. Известия ТИНРО. Т. 27, 1948.
- Крыжановский С. Г. Теоретические основы эмбриологии. «Успехи современной биологии». Т. 30. Вып. 3(6), 1950, с. 328—413.

Крыхтин М. Л. О биологически однородных группах дальневосточных лососей. «Вопросы ихтиологии». Вып. 10, 1958, с. 3—11.

Краснощечков С. И. О биологии личинок байкальского омуля. Научно-технический бюллетень ВНИОРХ, 1958, № 6—7, с. 51—54.

Кузнецова И. И. Особенности поведения воблы на ранних этапах постэмбрионального развития. Труды КаспНИРО. Т. 2, 1949, с. 149—166.

Лапте Н. О. Этапы развития кубанской и донской тарани [*Rutilus rutilus heckeli* (Nordman)]. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 25, 1960, с. 47—98.

Лебедев Н. В. Способ нахождения мест концентрации осетровых рыб в северо-западной части Черного моря. «Рыбное хозяйство», 1936, № 9, с. 13—20.

Лебедев Н. В. Опыты над отношением хамсы к течению и их значение для объяснения миграции. «Рыбное хозяйство», 1936, № 9, 27—32.

Лебедев Н. В. К вопросу о предсказании сроков миграции азовской хамсы. Ученые записки МГУ. Гидробиология. Т. 33, кн. 3, 1939, с. 257—302.

Лебедев Н. В. Возможность предсказаний сроков миграции азовской хамсы. «Зоологический журнал». Т. 19. Вып. 4, 1940, с. 646—670.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. «Зоологический журнал». Т. 25. Вып. 2, 1946, с. 121—135.

Лебедев Н. В. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откормки. Вестник МГУ, № 2, 1950, с. 119—131.

Лебедев Н. В. Всесоюзная конференция по вопросам рыбного хозяйства. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Лебедев Н. В. О методах учета выедания рыбами бентоса. Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 6, 1955, с. 108—128.

Лебедев Н. В. О внутривидовых группировках некоторых корофид и гаммарид в Северном Каспии. Вестник МГУ, 1959а, № 2, с. 47—57.

Лебедев Н. В. О внутривидовых группировках *Corophium curvispinum* g.o. Sars, *C. monodon* g.o. Sars, в Северном Каспии. Научные доклады высшей школы. «Биологические науки», 1959б, № 3, с. 29—33.

Лебедев Н. В. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб. Труды конференции, посвященной 40-летию Великой Октябрьской революции. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. Т. 1, 1959в.

Лебедев Н. В. Опыт учета размеров выедания рыбами моллюсков и определения численности рыб в промысловом скоплении. «Вопросы ихтиологии». Вып. 16, 1960.

Лебедев Н. В. Курс лекций по дарвинизму. Изд-во МГУ, 1962.

Лебедев Н. В., Чжен Чжен-дун. Причина разнокачественности икры некоторых рыб. «Зоологический журнал». Т. 42. Вып. 2, 1963, с. 256—267.

Лебедев Н. В. и др. Транспортировка молоди в прорезях как один из методов повышения эффективности рыб дельты Волги. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 4 (45), 1967.

Летичевский М. А. О нерестовом значении авандельты р. Волги. Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции. Т. 9. Вып. 1, 1947, с. 95—114.

Летичевский М. А. Опыт выращивания молоди воблы в нерестово-вырастных хозяйствах дельты Волги. Труды ВНИРО. Т. 24, 1953, с. 141—177.

Летичевский М. А. Выращивание товарного сазана в водоемах дельты Волги. Труды ВНИРО. Т. 32, 1956, с. 146—164.

Ловецкая А. А. Распределение и возможность дрейферного лова кильки в Среднем и Южном Каспии. «Рыбное хозяйство», 1940, № 1. с. 27—31.

Ловецкая А. А. Распределение и поведение каспийской кильки. «Рыбное хозяйство», 1953, № 12, с. 29—34.

Ловецкая А. А. Выступление в прениях на совещании по вопросу поведения и разведки рыб. Труды совещания ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 5, 1955, с. 182—188.

Лямин К. А. Исследования биологического цикла лососеобразующей сельди Исландии. Труды ПИНРО. Вып. 9, 1956, с. 146—175.

Манляя Р. А. О существовании локальных стад у анчоусовидной кильки *Clupeonella engrauliformis* (Borodin). «Вопросы ихтиологии». Т. 1, № 3, 1961, с. 403—411.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Изд-во иностранной литературы, 1947.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. Перевод с англ. М., Изд-во иностранной литературы, 1956.

Макушок М. Е. К вопросу об ареале обитания мурманской сельди. Труды ГОИН. Т. 1. Вып. 4, 1932.

Мантейфель Б. П. Основы разведки рыбы. Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Труды Ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 5, 1955.

Марти Ю. Ю. Промысловая разведка рыбы. М., Пищепромиздат, 1948.

Марти Ю. Ю. Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей. Труды ПИНРО. Вып. 9, 1956, с. 5—61.

Марти Ю. Ю. Роль мечения рыб в ихтиологических исследованиях. Сб. «Миграция животных». Вып. 1, Изд-во АН СССР, 1959, с. 18—26.

Мартышев Ф. Г. Биотехника прудового рыбоводства. Изд-во «Советская наука», 1954, с. 322—366.

Маслов Н. А. Донные рыбы Баренцова моря и их промысел. Труды ПИНРО. Т. 8, 1944.

Маслов Н. А. Прогноз сырьевой базы и условий тралового промысла. Труды ПИНРО. Вып. 10, 1957, с. 5—29.

Матвеев Б. С. Индивидуальные различия темпов роста и дифференцировки молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 5, 1951.

Медников В. М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования. «Зоологический журнал». Т. 42. Вып. 1, 1963.

Мейер В. А. О причинах колебаний размеров икринок костистых рыб. ДАН СССР. Т. 28, № 7, 1940, с. 654—656.

Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. Снабтехиздат, 1933.

Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб. Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ. Т. 3, 1951, с. 292—306.

Месяцев И. И. Сырьевые запасы Северного Каспия. «За рыбную индустрию Северного Каспия», 1934, № 4—5, с. 33—40.

Месяцев И. И. Строение косяков стадных рыб. Известия АН СССР, № 3, 1937, с. 745—769.

Месяцев И. И. О структуре косяков трески. Труды ВНИРО. Т. 4, 1939, с. 369—395.

Месяцева Е. В. Треска тралового промысла Баренцова моря. «Рыбное хозяйство», 1937, № 12, с. 12—18.

Милинский Г. И. Биология и промысел морской камбалы Баренцова моря. Труды ПИНРО. Вып. 2, 1938.

Мовчан В. А. Экологические основы интенсификации роста карпа. Изд. Киевского университета, 1948.

Моисеев П. А. Треска и камбала дальневосточных морей. Известия ТИНРО. Т. X, 1953.

Монастырский Г. Н. Вобла Северного Каспия. «Рыбное хозяйство», 1938, № 10, с. 25—33.

Монастырский Г. Н. Нерестовый ход в реки, размножение и скат воблы. Труды ВНИРО. Т. 11, 1940, с. 25—45.

Морозов А. В. К вопросу о расах воблы в Сев. Каспии. Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции. Т. 7. Вып. 3, 1930, с. 31—50.

Морозов А. В. К методике расовых исследований рыб и воблы в частности. Труды Волго-Каспийской рыбохозстанции. Саратов, 1932.

Морозов А. В., Гончарова З. Б. и Евтюхов Н. А. О расовом и возрастном составе мурманской сельди. «Карело-Мурманский край», 1934, № 1—2, с. 67—70.

Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождения. «Зоологический журнал». Т. 30. Вып. 5, 1951, с. 457—465.

Наумов В. М. Условия образования перестовых скоплений балтийской трески. Труды ВНИРО. Т. 36, 1958, с. 128—131.

Наумов Н. П. Экология животных. М., изд-во «Высшая школа», 1963.

Нейман А. А., Хохлова Л. В. О характеристике нагульного стада омуля в Малом море оз. Байкал. Труды Томского университета. Т. 1. Вып. 42, 1956, с. 162—177.

Никаноров Ю. И. О локальных стадах леща в озере Селигер. Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР. Вып. 7, 1963, с. 269—276.

Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. Изд-во МОИП, 1940.

Никольский Г. В. Биология рыб. М., изд-во «Советская наука», 1944.

Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., изд-во «Советская наука», 1950.

Никольский Г. В. Экология рыб. М., изд-во «Высшая школа», 1961, с. 85—95.

Новикова Н. С. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях. Вестник МГУ, № 9, 1949, с. 115—134.

Новикова Н. С. Определение суточного рациона воibly Сев. Каспия непосредственно в море. Вестник МГУ, № 5, 1951.

Новикова Н. С. Поведение воibly Сев. Каспия на местах откорма. «Вопросы ихтиологии». Вып. 7, 1956, с. 36—51.

Павлов Д. С. Особенности оптомоторных реакций рыб. Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». Изд-во «Наука», 1964.

Павлов Д. С. Особенности миграции молоди полупроходных рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 6. Вып. 3, 1966.

Паюсова А. Н. Элементарные популяции молоди леща в авандельте Волги. Вестник МГУ, № 3, 1960.

Паюсова А. Н. Об элементарных популяциях молоди воibly в авандельте Волги. Труды Астраханского заповедника. Вып. 5, 1961.

Паюсова А. Н. О методах наблюдения за молодой воibly и леща в элементарных популяциях. Труды совещания по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР, 1961.

Паюсова А. Н. Опыт детального наблюдения за скатом молоди воibly (*Rutilus rutilus caspicus* Jac.) из ильменей в протоки дельты Волги. «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 3(24), 1962.

Паюсова А. Н., Ионова В. А. Поведение молоди воibly на путях миграций в дельте Волги. Физиологические основы сложных форм поведения. Реферат докладов совещания по физиологии рыб. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Паюсова А. Н., Ионова В. А. Элементарные популяции как основа изучения питания и внутривидовых пищевых отношений молоди воibly. Реферат научных сообщений по материалам второй годичной научной отчетной конференции. Изд-во МГУ, 1965.

Паюсова А. Н., Ионова В. А. Изучение процессов жизнедеятельности рыб в элементарных популяциях. XVIII Международный психологический конгресс. Тезисы сообщений. Сб. «Биологические и физиологические проблемы психологии». Ч. 1. М., 1966.

Петров В. В. О некоторых вопросах методики разграничений мелких таксономических единиц. Известия Ленинградского научно-исследовательского ихтиологического института. Т. 11. Вып. 1, 1930, с. 112—128.

Поляков Г. Д. О приспособительном значении веса сеголетков карпа. «Зоологический журнал». Т. 37, 1958, с. 403—414.

Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков

и свойств популяций рыб. Труды совещания по динамике численности рыб. Изд-во АН СССР. Вып. 13, 1961, с. 158—172.

Поляков Г. Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания. Труды ИМЖ АН СССР, 1962.

Попова В. П. Наблюдения за сардиной в районе Такоради. «Рыбное хозяйство», № 3, 1961, с. 24—30.

Попова О. А. Некоторые особенности экологии щуки и окуня в дельте Волги. «Вопросы ихтиологии». Вып. 15, 1960.

Попова О. А. О воздействии щуки и окуня на популяцию некоторых рыб в дельте Волги. Труды совещания Ихтиологической комиссии АН СССР. Вып. 13, 1961, с. 283—289.

Пробатов А. Н. Данные по изучению биологии наваги района Карской губы. Ученые записки Пермского университета. Т. III, Вып. 3, 1936.

Протасов В. Р. и Алтухов Ю. П. Исследование зрительно-двигательных безусловных рефлексов некоторых рыб. Труды Карадагской биологической станции. Вып. 16, 1960, с. 132—142.

Прохоров В. С. О миграции и нересте мойвы Баренцева моря в 1953—1954 гг. Труды ПИНРО. Вып. 10, 1957, с. 230—243.

Рабинерсон А. И. Материалы по изучению мурманской сельди. Известия Отдела прикладной ихтиологии Т. 3. Вып. 1, 1925, с. 67—80.

Радаков Д. В. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды (*Pollachius virens* L.). «Вопросы ихтиологии». Вып. 11, 1958.

Радаков Д. В. О значении стай для хищных рыб при поимке добычи. Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношение с кормовыми организмами». М., изд-во «Наука», 1965.

Радаков Д. В. Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 39, 1961, с. 47—71.

Расс Т. С. Нерест мойвы Баренцева моря. Труды ГОИН. Т. 4. Вып. 1, 1933.

Расс Т. С. Атлантическая сельдь. «Промысловые рыбы СССР». Пищепромиздат, 1949, с. 120—123.

Риккер У. О. Влияние факторов среды и наследственности на морфологию поведения тихоокеанского лосося Северной Атлантики. Сборник технической информации. ВНИРО, 1960, № 4, с. 1—12.

Саблина Т. Б. Поздние этапы развития воibly *Rutilus rutilus* леща *Abramis brama* L. сазана *Surginus carpio* L. в авандельте Волги и Северного Каспия. Труды ИМЖ. Вып. 25, 1960.

Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР. Рыбы. Т. II. Вып. 1. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1952.

Свидерская А. К. Возраст и темп роста окуня (*Perca fluviatilis*) оз. Убинского. Труды Сибирской рыбохозяйственной станции. Т. 5. Вып. 1, 1930, с. 153—175.

Сергеева А. И. Качественная характеристика *Rutilus rutilus caspicus* Jac. в западной и восточной частях Северного Каспия. «Вопросы ихтиологии». Т. 3. Вып. 1, 1963, с. 29—38.

Смирнов А. И. Совершенствовать технику рыболовства на Сахалине. «Рыбное хозяйство», 1957, № 6, с. 38—41.

Соловьев Б. С. Некоторые результаты наблюдений за поведением атлантско-скандинавских сельдей на местах зимовки. «Рыбное хозяйство», 1960, № 11, с. 6—10.

Сомов М. П. Работы по изучению условий тралового промысла в Баренцевом море весной 1925 г. Сборник в честь проф. Н. М. Книповича. М., 1927, с. 361—399.

Суворов Е. К., Вадова Л. Л. и Сынькова А. И. Этюды по изучению мурманской сельди. Труды института по изучению Севера. Вып. 48, 1931, с. 150—174.

Сыроватский И. Я. Мечение тарани в Азовском море. «Природа», 1945, № 1.

Тамбовцев Б. М. Лещ (*Abramis brama* L.) Дагестанского района.

Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции № 5—6. Баку, 1932, с. 122—124.

Танасийчук Н. П. Нерест трески в Мурманских водах. «Карело-Мурманский край», 1932, № 5—6.

Танасийчук В. С. Скот молоди воблы леща и сазана из пойменных водоемов дельты Волги. Труды ВНИРО. Т. 16, 1941.

Танасийчук В. С. Миграции мальков воблы и леща через культурную зону и аванделту р. Волги. Труды КаспНИРО. Т. II, 1950, с. 167—200.

Телегин К. Ф. Рыболовство Таганрогского залива. Труды Азово-Черноморской промысловой экспедиции. Вып. 4, 1929.

Терентьев А. К. Роль хищной и сорной рыбы в Волго-Каспийском районе. «Рыбное хозяйство», 1939, № 12, с. 18—20.

Терещенко К. К. Вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jac.), ее рост и плодовитость. Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. Т. 3. Вып. 1, 1913, с. 28—52.

Терещенко К. К. Лещ (*Abramis brama* L.) Каспийско-Волжского района и его промысел и биология. Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. Т. 4. Вып. 2, 1917.

Титаренко А. И. и Улезко В. В. Биологические группы волжского осетра. «Рыбное хозяйство», 1955, № 1.

Токарев А. К. О стаях каспийской обыкновенной кильки. ДАН СССР. Т. 100, № 6, 1955, с. 1187—1189.

Томпсон В. К. вопросу об определении возраста рыб по чешуе (перевод Г. Н. Монастырского). Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, 1926.

Травин В. И. и Печеник Л. Н. Советские рыбохозяйственные исследования и промысел в Северо-Западной Атлантике. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана». ВНИРО — ПИНРО. М., 1962.

У Си-шай. О гетерогенности внутривозрастной популяции карпа. Вестник Уханьского университета, № 1 (резюме русск.), 1957.

Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии. «Цитология». Т. 1, 1959, № 5, с. 541—565.

Федоров С. С. Распределение и миграции неполовозрелых и молодых половозрелых атлантическо-скандинавских сельдей. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960.

Федотова М. И. Лещ (*Abramis brama* L.) Азербайджана. Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции № 5—6. Баку, 1932, с. 12—126.

Чепракова Ю. И. Содержание жира в неоплодотворенной икре текущих самок нерестового стада воблы. Труды совещания по динамике численности рыб. Вып. 13, 1961, с. 296—300.

Чепракова Ю. И. и Васецкий С. Г. Особенности зрелой икры воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jac.) в связи с характером нерестового стада «Вопросы ихтиологии». Т. 2. Вып. 2 (23), 1962, с. 262—284.

Чугунов Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции. Т. 6. Вып. 4, 1928.

Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Труды ВНИРО. Т. 18, 1951, с. 153—170.

Шмидт П. Ю. Миграция рыб. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.

Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. «Успехи современной биологии». Т. 19. Вып. 2, 1960.

Шутова-Корж И. В. Особенности распределения, роста и созревания сельдей отдельных поколений в Баренцевом море. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960.

Энгельс Ф. Анти-Дюринг. Госполитиздат, 1957.

Янулов К. П. К вопросу о локальности стад окуней районов Ньюфаундленда и Лабрадора. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960.

Янулов К. П. Паразиты как индикаторы локальности стад морского окуня. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1962, с. 273—282.

Янулов К. П. О группировках окуня-клявача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе. Сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1962, с. 285—297.

Allee W. C. Animal Aggregations. Chicago, University of Chicago Press. IX+431 pp, 35 figs, 1931.

Andrews C. W., Lear E. The biology of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) in northern Labrador. J. Fish. Res. Bd. Canada, 13, 1956, N 6: 843—860.

Battle H. J. Temperature and «clearing» time for the Sardine — Prog. Rep. J. Biol. Board of Canada, vol XI, 1934.

Battle H. J., Hunstman A. C., Jeffers A. M., Jeffers Cr. Wand Mc. Nairn. Fatness, digestion and food of Passamagnody young herring. J. Biol. Board of Canada, vol. II, No 4, 1936.

Baxter J. G. Fecundities and summer—autumn herring spawners. J. du Conseil, 25, 1959, N 1: 73—80.

Blaxter J. N. S. The cranial osteology of the herring in racial investigations. Rapp. proc. verb. reun. Cons. perm. intern. expl. mer. 143, 1958a, № 2: 20—21.

Blaxter J. N. S. The racial problem in herring from viewpoint of Recent Physiological Evolutionary and genetical theory. Rapp. proc. verb. reun. Cons. perm. Intern. expl. mer. 143, part. 2, 1958b: 10—19.

Bowen. Further studies of the aggregations behavior of *Ameurus melas*. Biol. Bull, 63, 1932: 252—270.

Breeder C. M. Studies on social groupings in fishes. Bull. Amer. Mus. nat. Hish. 117, 1959: 393—482.

Bückmann A., Hempel G. Untersuchungen an der Herings larvenbevölkerung der Innenjade. Helgoländer Wiss. Meeresunters, 6, 1957: 48—70.

Bückmann A., Dietrich G., Meyer A. and A. von Brandt. German Research report, 1958 ICNAF, Ann. Proceed, 9, 1959: 46—53.

Cieglewicz W. Composition of the Polish flounder catches in the southern Baltic in 1960. Ann. biol. long. perm. intern. expl. mer, 1960 (1962), 17: 116—117.

Clerc and Lee J. Premières recherches sur l'hématologie et la Sérologie des poissons (Sardines du golfe du Lion). Rapp. proc.—verb. reun. Cons. perm. intern. expl. mer., 16, 2: 275—276.

Dannevig A. Is the Number of vertebral in the Cod, influenced by Light or high temperature during the early stages. Joor du Conseil Jnt pour J2 Expl. mer. 7, 1932, I: 60—62.

Davis F. Quantitative studies an the Fauna of Sea Bottom, № 1. Preliminary investigations of the Dogger Bank. Fich. Investigation. Ser. 2, vol. 6, № 2, 1925.

Day L. R. Populations of herring in the Northern Gulf of st. Lawrence. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 1957, № 111: 103—119.

Elling C. H., Macy P. T. Pink salmon tagging experiments in Jey strait and upper Chatham strait. 1950. Fish Bull Fish and Wildlife serviv 56, № 100, 1955: 331—371.

Fukui T. Bull. Educ. kanazawa Univ, 1954, № 2: 85—90.

Gabriel M. L. Factors effecting the number and form of vertebral in *Fundulus heteroclitus*. J. exp Zool. 95, 1944: 105—147.

Gillis C. Observations Biologiques sul les Concentration sde. Harengs Plins du «Fladen et du «Gut», Ann. Biol, Cons. Perm. Jnt. Exp. mer. V. 4, 1949: 76—78.

- Graham H. W. United states reaserch. 1955, ICNAF, Ann Proceed, 6, 1956.
- Grainger E. H. On the age growth migration, reproductive potential and feeding habits of the Arctic char (*Salvelinus alpinus*) of Frobicher Bay, Baffin Island, J. Fish Res Bd, Canada, V. 10, № 6, 1953.
- Hart J., Fester A. The tagging of herring (*Clupea pallasii* in British Columbia). Report. Prov. Fish Dept. for 1937—1938. Britich. V. 11, 1939.
- Heincke F. Die Naturgeschichte des Herings, Abh. Deutsch. Seefischerei ver, 2 (1), 86, 1898.
- Hempel G., Blaxter J. N. S. The experimental modification of meristic characters (nL). J. Cons perm. int, expl. mer, 26, 1961, № 3: 336—346.
- Herre A. W. CT. Amer. Nat., 67: 154—162, 1933.
- Herre W. Abh. Ber. Mus. Naturk., Magdeburg, 6: 193—221, 1936.
- Hewson L. C. A seven-year study of the fishery for lake whiterfish *Coregonus clupeaformis* of lake Winnipeg. L. Fish. Res. Bd. Canada, 1959, № 1: 107—120.
- Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. Rapp. proc.—verb. reun. Cons. perm. int, expl. mer, 20: 202—217, 1914.
- Ishida T. Japan Soc. Sei. Fish, 19, 1953, № 4: 405—409.
- Jensen A. I. C. Danish investigation on young flathfish in coastal waters and on plaice in open waters in the year 1960. Ann. biol. Cons. perm. int. expl. mer., 1960 (1962), 17: 104—106.
- Ionescu N., Cautis J. Componenta circuli de slavrid si migratis lor in dreptul litoralului rominesc in perioda 1953—1959. Hidrobiologia Acad RPR, 3, 1961: 193—206.
- Jonsson J. Analysis of trawler caught cod in Greenland waters in 1952, ICNAF, Ann, Proceed 3, 1953: 38—40.
- Kandler R., Pizwitz W. Uber die Fruchtbarkeit der Plattfisch im Nordsee-Ostree-Raum. Kieler, Meeresforsch 13, 1957, № 1, 11—34.
- Kawasaki Z. Japan, J. Ecol. 10, 1960, № 6: 244—249.
- Keenleyside M. H. A. Some aspects of the schooling behavior of fish. Behavior, 8, 1935, № 2—3: 183—248.
- Kelly G. F., Barker A. M. Vertical distributions of young redfish in the Gulf of Maine. Rapp. proc. verb. Cons. per. inf. expl. mer, 150, 1961: 220—223.
- Klemens I. A. The Fraser River Salmon in relation to potential power developments. The Investigation of Fish—Power Problems, 1958: 3—10.
- Коларов П. П. Върху придвижванята на карачьоза (*Alosa kessleri pontica* Eichw.) покрай Българския Черноморски бряг. «Прирада» (Бълг), 1958: 70—72.
- Коларов П. П. Леферът (*Pomatomus saltatrix* L.) морские води. «Прирада» (Бълг) 11, 1962, № 3, 79—82.
- Krefft G. Counting of gill rakers as a method of morphological herring investigations. Rapp. proc. verb. Cons. perm. intern. expl. mer. 143, 1958, № 2: 22—25.
- Lea E. The oceanic stage in the life history of the Norwegian herring. J. Conseil Copeng Int. expl. mer. 4, 1929, № 1: 3—42.
- Lissner H. On the races of herring. J. Conseil Int. Expl. mer. 9, 1934, № 3: 346—364.
- Magnusson J. Icelandic, Research Report, 1959. B. Redfish ICNAF, Ann. Proceed, 10, 1960: 61—64.
- Marr J. C. The problem of defining and recognizing subpopulations of fishes. U. S. Fish and Wildlife Serv. Spec. Sci. Rept, Fish, 1957, 208: 1—6.
- Marr J. C. The Subpopulation problem in the Pacific Sardine (*Sardinops caerulea*). U. S. Fish and Wildlife Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 208: 108—125, 1957.
- Marr J. C., Sprague L. M. The use of blood group characteristics in studying subpopulations of Fiches ICNAF. Sp. Publ. 4: 308—313.
- Martin WR. Identification of major ground-fish stocks in subarea 4 of the North-west Atlantic Convention Area. ICNAF, Ann. Proceed. 3, 1953: 57—61.
- Martin O. R., Lucio A. R. Report on the cruise by the spanish Trawler «Mistral» in the waters off Newfoundland June—July 1954. ICNAF, Ann. Proceed. 5, 1955: 51—57.
- Meyer A. German research report 1959. A. Cod investigations ICNAF Ann. Proceed. 10: 45—50, 1960.
- Meyer A. Weitere fischereiliche Untersuchungen im Gebiet von Ostgrönland. Hansa N 50/51 gek. 1957: 2577—2579. Сб. «Текущая информация ВНИРО», № 4, 1958.
- Meyer A. Fischereiforschung bei Ostgrönland. Hansa (ФРГ) № 7, февр. 1958: 342—343. Сб. «Текущая информация ВНИРО», № 10, 1958.
- Moller D., Olson S. Lodda og Loddefisket Fiskets Gang (Норвегия № 3, с. 27—36). Сборник научной информации ВНИРО, № 5, с. 53—60.
- Mottley C. M. The effect of temperature during development on the number of Scales in the Kamloops trout *Salmo kamloops* Jordan. The Biol. Bd. Canada 8, № 18—20 Contrib. Canad. Biol. Fish., 1934: 253—265.
- Nakamura n. Kasahara S. Bull. Jap. Soc., Sci. Fish. 21, 1955, № 2: 73—76.
- Needler A. W., Martin W. K. Summary of Canadian Ground fish Reserch in the Convention Area during 1952 (Subarea) ICNAF, Ann. Proceed, 3, 1953: 26—27.
- Нечаев. Черноморский паламуд (*Sarda sarda* Bloch). Труд опытной ихтиологической станции в Cosono, 1932, 2, 1934: 3—13.
- Nilsson N. A. Studies on the feeding habits of trout and char in North Swedish Lakes. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottin gholm, 1955, № 36: 163—225.
- Оватори Фурия. Bull. Jap. Sve Sci Fish, 18, 1953, № 12: 11—16.
- O'Rourke F. L. Serological relationships in the genus gadus. Nature, 1959, 183, 4469: 1192.
- Otterlind G. 1. Aktwelt om fiskbestanden i Ostorsjon. Ostkusten 1959, № 2: 19—26.
- Ottestad P. Statistical analisis of the Norvegiion herring Population, Rapp. proc. verb. Cons. perm. intern. expl. mer. 88, 1934, № 3: 1—45.
- Parr A. E. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. Occas. Papers Binghat Oceano gr. collection, № 1, 1927: 1—32.
- Popiel J. Z biologii Sledzi baltyskich. Prace Morsk. Inst. Ryback w. Gdyni, 8, 1955: 5—68.
- Pritchard A. L. Variations in the time of run, sex proportions, size and egge Content of adult Pink Salmen... J. Biol. Bd. Canada, 3, 1937, № 35: 403—416.
- Rasmussen B. On the Norwegian pelagic long—line fishery in the Holsteinsborg deep 1953. ICNAF, Ann, Proceed 4, 1954: 40—45.
- Ridway O. J., Cushing J. E. Serological differentiation of and Durdll G. L. population of Sockeye Salmon (*O. nerka*, Walb) U. S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rept. Fish, 257: 1—9.
- Rojio A. Researches on the haddock stock in subares 3, ICNAF, Ann. Proceed, 6, 1956: 58—63.
- Rounsiell G. A. Contribution to the biology of the Pacific herring *Clupea pullasi* and the condition of the fishery condition of the fishery in Alaska. Bull. U. S. Bureau Fish 45, doc 1080, 1930: 247—320.
- Ruivo M., Quating. Portuguese reseexrch report, 1960. ICNAF Ann. Proceed. II: 61—72.
- Runnstrom S. A review of the Norwegian Herring investi gation in Recent Years. J. du Conseil, 12, 1937, № 2: 123—143.
- Runnstrom S. Arsberetning redkommendet Narge Fishkerier № 1, 1933.
- Savage R. E. The plancton of a herring ground. Fishery Investig. Ser. 2, vol. IX, No 1, 1926.

- Savage R. E. The relation between the feeding of the herring and plankton of the Surrounding Waters — Fishery Investig. Ser. 2, vol XII, No 3, 1931.
- Schmidt U. Beiträge zur Biologie des Köhlers (*Gadus virens* L.) in den Isländischen Gewässern. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch 14, N 1, 1955: 46—82.
- Schaw E. The development of schooling in fishes. *Physiol. Zool.* 34, 1960, № 4: 263—272.
- Schaw E. The development schooling in fishes. *Physiol. Zool.* 34, 1961, № 4: 263—272.
- Schaw E. The schooling of Fishes. *Scient. Amer.*, 206, 1962, № 6: 128—134, 137—138.
- Schnakenbeck W. Zum Rassenproblem bei den Fishes, *J. Conseil Coop. peng. b. I*, 1931: 28—40.
- Sprague L. M. and Vrooman A. M. A racial analysis of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) based on studies of erythrocyte antigens. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 97, 1962, 1: 131—138.
- Suzaki A. Rept. Nankai. Reg. Fish. Res. Lab. 13, 1961: 53—67.
- Stevenson J. C. The movement of herring in British Columbia waters as determined by tagging with a description of taggings and tag recovery methods. *Rapp. verb. Cons. perm. intern. expl. mer.* 140, № 2, 1955: 33—34.
- Стефан, А. Стоянов. Черноморски шпрот *Sprattus sprattus supinus* (Antipa). Българска Академия наукое Тр. ин. Зоол. № 3. София, 1953.
- Spooner G. M. Some observation on schooling in Fish. *J. Marine Biol. Assoc. U. K.* 17, № 2, 1931: 421—448.
- Tänning A. V. Experimental study of meristic characters in fishes. *Biol. review. Campi. Philosoph. Society.* 27, № 2, 1952: 169.
- Templeman W. Knowledge of divisions stocks of cod, haddock, redfish and american place in subareas 3 and 2 of the Northwest Atlantic Convention Area. *ICNAF. Ann. Proceed.* 1953: 62—66.
- Tester A. L. Population of herring (*Clupea pallasii*) *J. biol. Bd. Canada*, 3, 1934, № 2: 108—144.
- Vibert R. at Lagler G. F. *Peches Continentales (Biologie et aménagement)* Dunod, Paris, 1961, 64: 173—175.
- Vladykov V. D. Environmental and taxonomic characters of fishes. *Trans. Royal. Canad. Inst.* 20, № 43, part, 1, 1934: 99—140.
- Wagner M. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Benno Schorabe, Basel, 1889.
- Worthington E. B. *J. The New Systematics 1940*: 287—302.
- Woltereck R. *Jnt. Rev. ges. Hydrol. Hydrogr.*, 1923, 9: 1—152.
- Wildner D. G. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)) *J. Fish Res. Bd. Canada*, 9, № 4, 1952: 169—203.
- Zijlstra J. J. On the herring «races» spawning in the southern North Sea and English channel (Preliminary report). *Rapp. proc. verb. Cons. perm. intern expl mer.* 143, 1958, № 2: 134—145.

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| Введение | 3 |
| Глава I. О внутривидовых группировках рыб | |
| Об исследовании рас рыб | 7 |
| О стадах рыб | 7 |
| О понятиях стадо и раса | 10 |
| О возрастных, размерных и других группировках рыб, меньших чем стадо | 12 |
| О стаях и косяках рыб | 16 |
| Общие замечания | 21 |
| Глава II. Элементарные популяции рыб | 24 |
| О биологических группировках и биологической структуре популяции хамсы в Азовском море | 26 |
| О наименовании и структуре обнаруженных группировок | 34 |
| Рассмотрение признаков сходства рыб в элементарных популяциях | 39 |
| Элементарные популяции воблы Северного Каспия | 41 |
| Элементарные популяции каспийской кильки | 45 |
| Элементарные популяции молоди воблы Северного Каспия | 47 |
| Общие замечания | 67 |
| Глава III. Основные биологические черты, характеризующие элементарные популяции рыб | 69 |
| О сезонном ритме жизнедеятельности рыб в элементарной популяции | 69 |
| О суточной ритмике питания особей одной и той же и различных популяций рыб | 73 |
| Смешивание элементарных популяций рыб в пространстве и их расхождение | 80 |
| О длительности существования элементарной популяции рыб и ее целостности | 88 |
| Общие замечания | 94 |
| Глава IV. Биологическое (приспособительное) значение элементарных популяций рыб | 95 |
| Приспособительное значение различной сезонной ритмики у разных элементарных популяций | 95 |
| О поисковых амебообразных движениях элементарной популяции | 96 |
| Роль элементарных популяций рыб в равномерном распределении всего населения стада или подвида в пределах нагульного ареала | 101 |
| О распространенности явления элементарных популяций рыб | 105 |
| Общие замечания | 107 |
| Глава V. Процесс возникновения элементарных популяций рыб | 108 |
| Причина разнокачественности личинок и молоди рыб на местах рождения | 108 |
| Причины разнокачественности икры | 110 |
| Первоначальные этапы зарождения элементарных популяций рыб | 115 |
| Дальнейшие этапы образования элементарных популяций | 121 |
| Общие замечания | 128 |
| Глава VI. Гипотеза о симпатрическом видообразовании у рыб на основе теории элементарных популяций | 129 |
| О географическом видообразовании | 129 |
| О симпатрическом видообразовании | 130 |

| | |
|--|-----|
| Гипотеза о симпатрическом видообразовании у рыб на основе элементарных популяций | 133 |
| Глава VII. Явление стайности рыб в свете теории элементарных популяций | 138 |
| Явление стайности рыб и его значение в рыболовстве | 138 |
| Теория И. И. Месяцева о строении косяков стайных рыб | 140 |
| Элементарные популяции рыб как физиологическая основа явления стайности | 144 |
| Причины концентрации и рассеивания рыб в свете теории элементарных популяций | 147 |
| Общие замечания | 149 |
| Глава VIII. Значение теории элементарных популяций рыб для современных ихтиологических исследований | 150 |
| Задачи современной ихтиологии и критическая оценка некоторых методов их решения | 150 |
| Элементарные популяции и изучение питания рыб | 153 |
| Элементарные популяции и изучение процесса роста рыб в природных условиях | 159 |
| Элементарные популяции рыб и возможность длительного наблюдения за одними и теми же группировками рыб в море | 163 |
| Мечение рыб на основе элементарных популяций | 169 |
| Общие замечания | 177 |
| Глава IX. Значение теории элементарных популяций рыб в решении практических задач рыбного хозяйства | 178 |
| Промысловая разведка рыб в свете теории элементарных популяций | 178 |
| Теория элементарных популяций рыб и задача повышения эффективности рыбхозов | 186 |
| Заключение | 195 |
| Литература | 198 |

Поправка

в книге Н. В. Лебедева «Элементарные популяции рыб»

На стр. 169 в строке 29 (снизу) вместо «возрасту» следует читать «возврату».

Зак. 5531 (189)

Николай Владимирович Лебедев

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫБ

Редактор Б. Н. Элькина
Художник Н. А. Усачев
Худож. редактор В. В. Водзинский
Техн. редактор А. М. Сатарова
Корректоры Г. М. Иванова, В. П. Патик

Т-12302 Сдано в набор 5/IV 1967 г. Подписано к печати 17/VIII 1967 г.
Формат 60×90^{1/16} Объем 13,25 п. л.
Уч.-издат. л. 18,09 Тираж 2200 экз. Издат. № 4607
Заказ 189 Цена 1 р. 29 к. Тем. план 1967 г. п/№ 120
Бумага тип. № 2 Издательство «Пищевая промышленность»
Москва, Б-120, Мрузовский пер., 1

Московская типография № 6 Главполиграфпрома
Комитета по печати при Совете Министров СССР
Москва, Ж-88, 1-й Южно-портовый пр., 17.