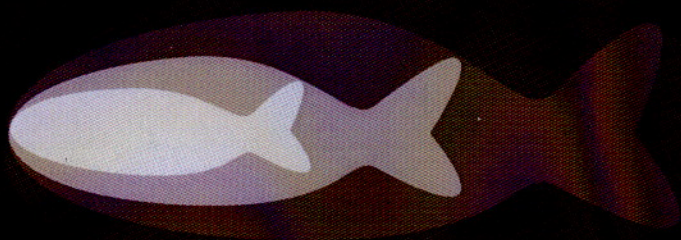


А.А. Яржомбек

Закономерности

роста

промысловых рыб



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» (ФГУП «ВНИРО»)

А.А. ЯРЖОМБЕК

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА
ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ**



МОСКВА
ИЗДАТЕЛЬСТВО ВНИРО
2011

Редакционный совет ФГУП «ВНИРО»:

*д-р биол. наук А.Н. Макоедов, д-р биол. наук М.К. Глубоковский,
д-р биол. наук О.Ф. Гриценко, д-р биол. наук Е.В. Микодина,
д-р биол. наук А.И. Глубоков*

Яржомбек А.А.

Я7У Закономерности роста промысловых рыб.– М.: Изд-во ВНИРО, 2011.– 182 с.

Книга посвящена различным сторонам роста рыб. В сравнительном аспекте рассматриваются способы получения материалов по росту рыб, способам выражения, осмысления и расчетов роста и прироста. Рассмотрены экспериментальные данные по выращиванию рыб и результаты исследований роста рыб в естественной среде. Обсуждается влияние на рост рыб внутренних (наследственные, возрастные и связанные с размножением) и внешних (интенсивность питания, температура) факторов. Проведена классификация типов роста рыб в онтогенезе.

Может быть полезна при изучении роста рыб ихтиологами и рыбоводами и служить пособием для студентов и аспирантов.

ВВЕДЕНИЕ

Огромное число публикаций, посвященных росту рыб, указывает на большой и непроходящий интерес к этому вопросу у ихтиологов, рыбоводов, добытчиков, технологов, экологов и биологов вообще. Эти сведения рассеяны по научным журналам и монографиям, посвященным разным регионам или разным систематическим группам рыб. Например – рыбам Байкала, рыбам Мексиканского залива, акулам, объектам рыбоводства и т.д. Многие источники на иностранных языках. Найти необходимые сведения бывает нелегко, особенно, если нет доступа к специализированной библиотеке.

Росту рыб посвящены серьезные монографии, сборники-обзоры. Тем не менее, за последние годы появилось много данных, требующих дополнительного осмысления.

За 10 лет (1998–2008 гг.) авторами (Яржомбек А.А., Богданов Г.А., Ведищева Е.В., Горский С.Н.) составлено девять выпусков серий «Справочные материалы по росту рыб», посвященных разным систематическим группам (все изданы ФГУП «ВНИРО» небольшими тиражами): «Тресковые рыбы» (1998), «Лососевые рыбы» (2000), «Сельдевые и миктофиды» (2002), «Осетровые рыбы» (2003), «Ставридовые, скумбриевые, мечь-рыбы, парусники» (2004), «Камбалы» (2005), «Перкоидные рыбы» (2006), «Карповые и другие мягкоперые» (2007), «Хрящевые и миноги» (2008). Они послужили основным материалом для данного обсуждения.

На основании этих сведений автор попытался представить различные случаи роста рыб: разных систематических групп в различных условиях, на разных фазах развития. Сделана попытка объединить результаты экспериментального (аквариального и прудового) выращивания и результаты изучения роста рыб в природных водоемах. Обсуждаются некоторые аспекты роста на клеточном уровне. Следует заметить, что не всегда понятно, что именно следует из экспериментальных и собранных в естественной среде сведений. Методика сбора материала и подходы к его интерпретации в значительной мере определяют понимание процесса роста.

Благодаря огромному количеству материалов по росту рыб к началу XXI в. в этой области не должно остаться никаких тайн. Однако многие проблемы остаются не только не решенными, но даже не поставленными. В изучении роста рыб образовался комплекс стереотипов, которые удовлетворяют общественное мнение и многие важные вопросы, возникающие при рассмотрении данных научных публикаций остаются без ответа.

Изучение роста рыб, кроме оценки его скорости и сравнения разных совокупностей данных, имеет ряд прикладных аспектов. Ю.Ю. Дгебугдзе (2010) перечисляет задачи, решаемые при изучении роста рыб: «оцени-

вать влияние абиотических факторов (например, изменений климата); оценивать воздействие антропогенных факторов (промысла, загрязнения, включая биологическое); характеризовать биотические взаимоотношения (обеспеченность пищей, симбиотические отношения, отношения хищник-жертва); определять репродуктивные возможности популяций; помогать оценивать численность популяций; в некоторых случаях выявлять механизмы морфо-экологической дифференциации». К этому можно добавить, что данные по росту рыб используются для решения ряда практических задач:

- прогноза наиболее вероятного размера и массы рыб исследованной популяции в разных возрастах;
- вероятностной оценки возраста по размерно-весовым характеристикам рыбы;
- расчета биомассы поколения исходя из средних показателей массы тела и естественной и промысловой смертности;
- суждения о характере и различиях индивидуального роста особей;
- обнаружения и оценки сезонной динамики роста;
- влияния на рост половой принадлежности и полового созревания.

При наличии данных о возрасте и размерно-весовых характеристиках рыб обработка материалов заключается в том, чтобы выразить в понятной и наглядной форме наиболее вероятную динамику изменений средних показателей длины и массы тела от возраста (от года к году и в течение года).

О всяком явлении мы судим по сведениям, которые имеем. С этим связано осторожное заглавие этой работы. Занимаясь последние 10 лет сводками по росту разных систематических групп рыб (Яржомбек и др., 1997; Яржомбек, 1998, 2000; Богданов и Яржомбек, 2002; Ведищева, Яржомбек, 2002; Горский и Яржомбек, 2003; Богданов и Яржомбек, 2004; Яржомбек, 2005; Яржомбек, 2006; Ведищева, Яржомбек, 2007; Яржомбек и др., 2007; Ведищева, Яржомбек, 2008; Яржомбек, Ведищева, Нестеров, 2008), у автора возникало больше вопросов, чем ответов. Прежде всего, возникает вопрос, какую информацию можно извлечь из материалов, собранных по росту рыб, и как избежать неправильных или неточных выводов.

В данной книге на очень разнообразных видах рыб рассмотрен в сравнительном аспекте ряд общих вопросов роста: суть роста, индивидуальные особенности особей в популяции, влияние внешних и внутренних факторов (температура, сезонность, половое созревание, размер тела) на рост рыб. Перспективным представляется одновременное рассмотрение экспериментальных данных и материалов, полученных при сборах в природных водоемах.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ. СУТЬ РОСТА РЫБ

Рост организма заключается в увеличении в нем количества вещества. Это выражается в увеличении объема (и массы) тела и различных производных объема (длины или ширины тела или отдельных его частей). Рост рыбы сопровождается развитием организма от оплодотворенной яйцеклетки (икринки, яйца), через эмбриональные и личиночные стадии, увеличением размеров до полового созревания (мальковый период), репродуктивный период, сенильный период. При наличии сезонов и в некоторых других случаях рост рыбы происходит с переменной скоростью.

Рост рыбы не является простым наполнением объема веществами внешней среды – пищей, водой, газами. Рост живого организма происходит в результате увеличения числа составляющих его клеток (гиперплазия) и увеличения их размера, точнее – объема (гипертрофия). Процессы гиперплазии и гипертрофии регулируются через посредство гормонов, имеющих отношение к росту. Выработка и секреция гормонов является выполнением некоторой генетически обусловленной программы и модулируется условиями обитания. При росте также увеличивается масса и объем внеклеточных структур – межклеточных жидкостей и плотных образований, таких как коллагеновые и эластиновые волокна, межклеточный матрикс, кости, кожа, чешуя, плавниковые лучи, колючки. К большому сожалению этот кардинальный для понимания закономерностей роста рыб вопрос остается пока недостаточно исследованным. Имеются разрозненные сведения о динамике размера и числа клеток некоторых тканей.

В общем виде клеточный рост многоклеточного организма представляется в следующем виде. В ткани имеются некие незрелые «стволовые» клетки, способные к митотическому делению и созданию своих копий и специализированных тканевых клеток. Достигая некоторой стадии роста и специализации, клетки теряют способность к митотическому дроблению и существуют как функциональные единицы. Они живут и действуют как элементы эпителия, мускулатуры, нервной ткани, гепатоциты, энтероциты, элементы почечных канальцев и т.п. Их дальнейшая судьба зависит от той программы, которая в их геноме подвергнута активизации или супрессии генов

в ходе специализации. Клетки эпителия в конце своего жизненного цикла ороговевают и подвергаются «десквамации» – слущиванию и потере связи с организмом. Постоянно обновляется покровный, кишечный и дыхательный эпителий. Теряют связь с телом – «выметываются» генеративные клетки (икринки, эмбрионы, сперматозоиды). Клетки различных тканей имеют разную длительность существования. Отмирая по механизму *апоптоза* (запрограммированного самоуничтожения), дегенеративных, некротических и фагоцитарных явлений они заменяются новыми. Клетки крови живут несколько месяцев. Клетки других тканей могут существовать годами и даже в течение всей жизни организма. В составе «симпластов» (многоядерных образований), таких как мышечные волокна, некоторые формы хроматофоров, живые клетки костной и хрящевой ткани, многочисленные клеточные ядра объединены под общей клеточной оболочкой. Ядра мышечных симпластов несомненно умножаются в числе, поскольку их количество велико не только на ранних этапах онтогенеза, когда мышечные волокна очень малы, но и у крупных рыб, когда мышечные волокна увеличиваются в размерах во много тысяч раз. Деление «стволовых» и молодых клеток происходит при посредстве митотических явлений с удвоением числа хромосом. Дробление ядер в симпластах по всей вероятности, как у всяких зрелых клеток, происходит путем амитоза. Сами симпласты способны к дроблению с распределением ядер между разделяющимися элементами.

Значительное число работ, посвященных росту мышечных волокон у рыб, связано с относительной простотой получения препаратов поперечных срезов мускулатуры и измерения поперечников клеток. Гипертрофия мышечных клеток в процессе роста рыб описана рядом авторов. Имеются данные о росте поперечника мышечных клеток форели (Stickland, 1983; Suresh & Sneeman, 1988; Павнов, Есавкин, Золотов, 2009), змееголова (Soni & Parasad, 1987), канального сома (Смирнов, 1989), карпа (Talesara & Urfi, 1987). В процессе роста карпа от личинки до малька наблюдается увеличение поперечника мышечных фибрилл (табл. 1) и их длины, поскольку они имеют длину миомера или близкую к ней величину.

Как видно из данных табл. 1, по мере роста молоди карпа увеличивается как число мышечных волокон, так и их размеры. Рост мускулатуры происходит за счет роста числа клеток, их длины и поперечника. Длина волокон определяется расстояниями между мио-

септами миомеров и увеличивается по мере роста рыбы в длину. Поперечники волокон также увеличиваются – особенно сильно при переходе от личиночной стадии к мальковой. На основании полученных данных можно сделать приблизительные расчеты соотношения роста числа волокон и роста их средних объемов (табл. 2). Для характеристики роста клеток здесь использованы условные величины (индексы) поскольку в миомерах других частей мускулатуры и число элементов, и их длина могут отличаться, а форма их поперечного сечения разнообразна.

Таблица 1. Характеристики роста миомеров туловищной мускулатуры у молоди карпа (собственные данные)

Стадия	Новорожденная личинка (7 мм)	Подрошенная личинка (12 мм)	Сеголетка (24 мм)	Годовик (120 мм)
Длина волокон, мкм	80–166 (125 ± 3,4)*	133–207 (173 ± 2,6)	206–346 (276 ± 4,6)	820–1660 (1234 ± 31,2)
Поперечник волокон, мкм	1,5–5,4 (3,2 ± 0,13)	9,5–23,0 (14,0 ± 0,34)	13–29 (19,7 ± 0,74)	17–48 (31,3 ± 0,81)
Число волокон в миомере	25–50	150–200	300–600	2000–4000

*В скобках – средняя величина и ошибка.

Индекс объема волокна $Q = d^2 L$, где d – средний поперечник, L – средняя длина мышечного волокна. В качестве индекса числа волокон использовался медианный показатель для каждой стадии развития – сумма максимума и минимума деленная пополам. Динамика индекса среднего объема волокна рассчитана на основании календарных дат сбора материала: между «личинкой» и «подрошенной личинкой» – 10 сут, между «подрошенной личинкой» и «сеголеткой» – 30 сут, между «сеголеткой» и «годовиком» – 135 сут (половина июля, август, сентябрь и после зимовки июнь и июль). Расчет средней скорости роста среднего объема клеток сделан, исходя из экспоненциальной модели роста, между соседними датами сбора материала. Скорость роста объема волокна (% в сутки) вычислена по формуле

$$[(Q_2/Q_1)^{1/\tau} - 1] \times 100,$$

где τ – время между датами сбора, сут; Q_1 и Q_2 – средние индексы объемов клеток на соседних этапах развития.

Скорость роста числа клеток вычислялась по формуле

$$N = 2^{Tm},$$

где N – кратность увеличения числа клеток по этапам развития; T – число суток между проанализированными стадиями; m – число делений клеток пополам (на 2), приходящееся на одни сутки.

Из формулы следует, что $m = \lg N / T \lg 2 = \lg N / 0,301T$.

Из этих данных вычислялись средние промежутки времени между делениями клеток и среднее число делений, приходящееся на клетку в сутки.

Соотношение индексов объемов клеток и числа клеток постоянно увеличивалось, отражая более быстрое увеличение размеров волокон по сравнению с их размножением. Особенно быстро росло волокна во время личиночного периода.

Среднее время между дроблениями постепенно увеличивалось по мере роста рыбы, а обратная величина (среднее число дроблений в сутки) соответственно уменьшалось.

Масса тела рыбы от личики до годовика (от ≤ 1 мг до ~ 20 г) увеличилась в десятки тысяч раз. В такой же или еще большей мере увеличивается мышечная масса рыбы. В то же время число волокон в миомере (индекс) увеличилось всего в 81 раз (от 37 до 3000) – приблизительно за 6 делений пополам ($2^{6,3} = 81$). То есть мышечная масса рыбы увеличивалась в большей мере за счет роста мышечных волокон, средний объем которых увеличился почти в тысячу раз (средние индексы объема клеток от 1280 до 1218937). Увеличение объема волокна происходило неравномерно. Особенно сильное увеличение размерных показателей волокон происходит во время личиночного периода. Увеличение числа функциональных единиц мускулатуры (иннервируемых волокон) определенно отставало от роста объема мышечной ткани, что по-видимому оптимизирует развитие организации двигательной, нервно-мышечной системы. Отставание роста числа мышечных волокон от роста тела, замедляет колоссальное увеличение числа эфферентных нервов, которое должно было бы происходить, если бы рост мышечной ткани происходил только за счет увеличения числа симпластов при сохранении размеров мышечных волокон. То есть, на ранних этапах развития мускулатуры преобладают процессы гипертрофии мышечных волокон.

Таблица 2. Характеристика гипертрофии и гиперплазии мышечных волокон в процессе роста молоди карпа

Показатели	Личинка	Подросшая личинка	Сеголетка	Годовик
Индекс объема волокна, мкм ³	1280	34300	107116	1218937
Индекс числа волокон	37	175	450	3000
Отношение индексов	34,6	196	208	426
Скорость роста объема, % в сут	–	39	3,8	1,8
Время между делениями, сут	–	4,3	22,1	47,6
Скорость деления, сут ⁻¹	–	0,232	0,045	0,021

При дальнейшем росте рыбы гипертрофия волокон не прекращается и у более крупной рыбы. По данным А.Н. Смирнова (1989), при росте в длину канального сома от 11 до 54 см (увеличение объема тела в 118 раз) поперечники белых мышечных волокон увеличиваются от 27–28 мкм до 78–82 мкм – приблизительно втрое, а объем – приблизительно в 45 раз. То есть, по мере роста рыбы размеры мышечных волокон растут медленнее, чем сама рыба и вклад в рост мышечной ткани вносит также размножение клеток – гиперплазия. Из этой работы также следует, что при зимовке происходит уменьшение толщины волокон в результате голодания и общего истощения. Число волокон также может уменьшаться (Soni & Parasad, 1987). По некоторым данным при достижении рыбами некоторого (большого) размера процесс размножения мышечных клеток сильно затормаживается и рост мускулатуры в основном происходит за счет гипертрофии мышечных волокон. У карпа это наблюдается при длине тела более 40 см (1600 г), т. е. к половому созреванию (Koutmans et al., 1993). У радужной форели это наблюдается при длине тела ≥ 30 см (порядка 500 г) – также к возрасту полового созревания (Wetherley & Gill, 1984). Эти выводы следуют из данных В.П. Панова, Ю.И. Есавкина и А.В. Золотова (2009). По мере роста радужной форели от 200 до 950 г средний поперечник белых мышечных волокон увеличивается пропорционально массе тела в степени 0,2, а красных мышечных волокон пропорционально массе тела в степени 0,29. Полагая, что объем волокна

пропорционален кубу поперечника следует полагать, что средний объем волокна белой мускулатуры пропорционален массе тела в степени 0,6, а красной мускулатуры в степени 0,87. То есть у рыб «товарного размера» мышечные волокна растут, но несколько медленнее, чем общая масса тела. Таким образом, характер динамики размеров мышечных волокон отражает общий рост тела и его колебания, зависящие от условий существования. Известно также (Suresh & Sneeman, 1988), что поперечники мышечных волокон отличаются у рыб с разной пloidностью ядер и у рыб разных экологических групп (Панов, 1997). То есть показатели размера и роста мышечных волокон являются диагностическими признаками при исследовании биологических особенностей рыб на межвидовом и внутривидовом уровнях.

Известно, что размножение мышечных волокон происходит путем продольного расщепления – образования «сателлитов» (Роскин, 1952). В частности, это установлено для рыб на примере угрей (Willemse & Van den Berrg, 1978). Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что крайние значения величин поперечников волокон различаются у личинок не более чем в три с половиной раза. При дальнейшем росте рыб эти различия становятся еще меньше. Это означает, что поперечники «сателлитов» не на много отличаются от поперечников «материнских» клеток и дробление волокон происходит с образованием элементов сходной величины.

Мышечная ткань составляет приблизительно половину массы тела рыбы. Пока мало сведений, о том как происходит клеточный рост других тканей. Ясно, что в почках сначала (на личиночном этапе) происходит сильное увеличение размеров клеток, составляющих почечные канальцы, т.е. преобладает гипертрофия (рис. 1). Затем их рост практически прекращается, а поскольку происходит увеличение размеров почек, должна происходить мультипликация (умножение числа клубочков, извитых канальцев, кровеносных сосудов, межклеточного матрикса), т.е. процессы гиперплазии должны преобладать над процессами гипертрофии. Увеличение размеров тела несомненно увеличивает длину аксонов – непрерывных отростков нервных клеток, масса и объем которых может многократно превышать массу «тела» клетки. Имеются сведения о росте клеток мозга мешкожаберного сома (Islam & Harun, 1983). По всей видимости в нервной системе процесс гиперплазии клеток должен преобладать над процессом гиперплазии (размножения кле-

ток). Клетки крови достаточно однообразны по размерам в течение онтогенеза, т.е. в системе кроветворения преобладают процессы гиперплазии. Икринки при половом созревании и половом цикле очень сильно увеличиваются в размерах на последних стадиях созревания. То есть преобладают гипертрофические процессы. Размер клеток печени увеличивается по мере роста рыб всего в 1,3 раза (объем – вдвое), число клеток, составляющих печень, увеличивается в онтогенезе в миллионы раз, т.е. при росте печени преобладает гиперплазия. Эти общие соображения дают основания предполагать, что рост различных тканей имеет свои особенности. К сожалению, этот кардинальный вопрос до сих пор остается обойденным наукой и обсуждение роста приходится проводить на уровне внешней морфологии организма.

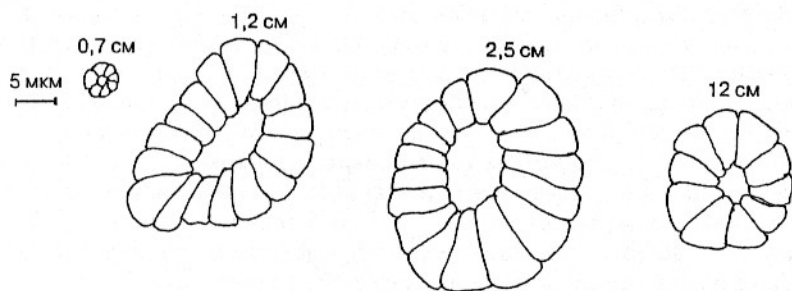


Рис. 1. Величина клеток почечных канальцев в ходе роста карпа.
Числа – длина рыбы, см

ПОЛУЧЕНИЕ СВЕДЕНИЙ О РОСТЕ РЫБ

Изучение роста – это определение изменений размера и массы тела по мере увеличения возраста. Средние показатели роста рыб складываются из индивидуальных показателей, обычно измеряемых один раз при поимке и биологическом анализе особи. Индивидуальные отличия в скорости роста рыб даже одного вида могут существенно различаться и зависеть как от условий обитания, так и от индивидуальных наследственных задатков. Плодовитость рыб

очень велика по сравнению с высшими позвоночными. В течение жизни поколения имеет место огромный естественный отбор на ранних стадиях развития, а также естественный и промысловый отбор по достижению промысловых размеров. Это обуславливает разнообразие индивидуумов в составе популяции и вида в пределах ареала обитания.

Масса тела определяется взвешиванием, размерные характеристики – путем измерения длины тела или его частей. У скатов часто измеряется ширина туловища, у мечерылых может измеряться длина тела от переднего конца нижней челюсти,

Изучение роста длины тела (линейного роста) при ихтиологических исследованиях производится чаще, чем изучение роста массы тела (весового роста), так как массовое измерение длины тела легче выполнимо, особенно при работе в «полевых условиях» и на плавсредствах в условиях качки. Длина тела – один из элементов морфометрии при описании формы тела, что исключительно важно при видовой и популяционной диагностике рыб. Кроме того, удовлетворительное по точности определение массы тела мелких ихтиологических объектов, таких как личинки, вообще проблематично. Длина тела при известном (или правдоподобном) соотношении длины и массы («коэффициент упитанности», «коэффициент формы») может служить основанием для вычисления массы тела. По изменению длины тела можно судить о весовом росте, поскольку масса тела пропорциональна длине в третьей степени.

Возраст рыбы может быть установлен по дате рождения или выклева. Это возможно при размножении в искусственных условиях – в аквариумах и на рыбозаводных предприятиях. В естественных условиях могут быть с некоторой степенью определенности известны сроки нереста. Размерные ряды рыб в уловах также в ряде случаев позволяют судить о возрасте модальных групп (рис. 2). Изучение «регистрирующих структур» – чешуи, костей, отолитов, плавниковых лучей – позволяет реконструировать рост длины тела за предыдущий период жизни, исходя из гипотезы пропорциональности длины тела и размера регистрирующих структур.

Изучение весового роста совершенно необходимо при рыбозаводных, физиологических и энергетических исследованиях, при оценке промыслового запаса рыб.

Методы получения сведений о росте разнообразны. Сведения могут быть получены в экспериментальных и производственных ус-

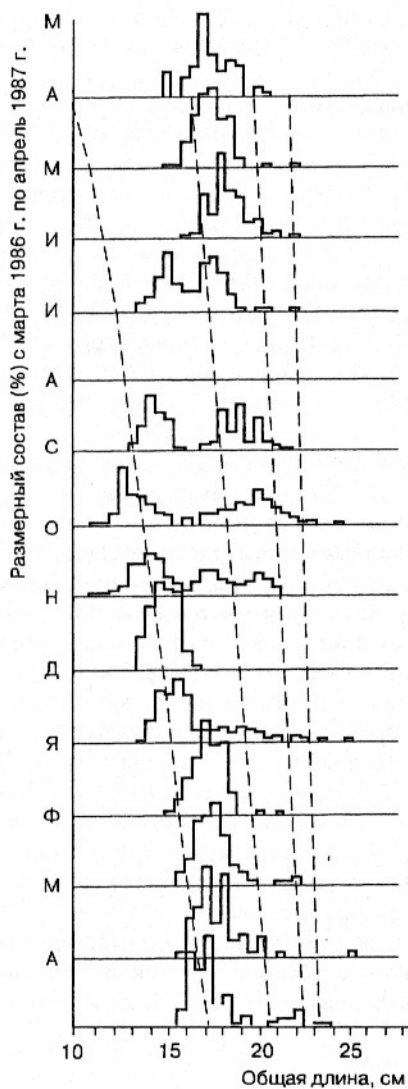


Рис. 2. Размерный состав каранкса первых четырех возрастных групп с марта 1986 по апрель 1987 г. (Oackley & Backsh, 1989; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004)

ловиях, и при анализе научных и промысловых уловов, по результатам биологического анализа отдельных экземпляров и выборок разной численности.

Сведения об индивидуальном росте могут быть получены путем многократного измерения и взвешивания одного и того же экземпляра в течение длительного времени. Это идеальный метод, но использование его ограничено условиями аквариальной или аквакультуры. Здесь требуется или выращивание каждого экземпляра в отдельной емкости или индивидуальное мечение. Весьма ценные сведения получают при индивидуальном мечении измеренных и взвешенных рыб в расчете на их вторичную поимку, однако это как правило не массовый, а «эксклюзивный» материал. При изучении группового, популяционного или видового роста значительное индивидуальное разнообразие требует значительного числа измеряемых объектов.

Исследования в контролируемых условиях проводятся прежде всего на объектах искусственного выращивания – пресноводные карповые, форель, анадромные лососевые, осетровые, камбалы, желтохвост, треска, тилапия и др. Часто исследуется domesticiрованная, породная или отборная рыба, значительно отличающаяся по росту от представителей из природных популяций. Стандартизованные, породные животные имеют меньшее индивидуальное разнообразие по сравнению с особями в природных популяциях. Довольно много данных по росту личинок и мальков рыб из естественных популяций в лабораторных условиях. Если известны начальные характеристики рыб (длина и масса тела, индивидуальное разнообразие) и данные через различные промежутки времени, а также, если контролируются условия среды, социальная структура и питание, сведения имеют высокую научную ценность. Может быть исследовано влияние различных факторов на потенциальную способность роста и ее реализацию.

Рост определяется сопоставлением размеров и массы тела с возрастом. Так называемый биологический анализ рыбы из уловов дает сведения о длине и массе тела рыбы и возрасте на момент поимки:

- 1) размер и масса тела;
- 2) календарная дата улова;
- 3) возраст данной особи;
- 4) на основании анализа «регистрирующих структур» (чешуи,

отолитов, костей, на которых можно обнаружить «годовые отметины») может быть реконструирован рост рыбы в длину (от года к году) в течение предыдущей жизни и на этом основании с большим или меньшим правдоподобием реконструирован рост массы тела.

Индивидуальные характеристики роста рыб из природных водоемов изучаются посредством так называемого «обратного расчисления», используя прямую связь между расстоянием от центра на регистрирующей структуре (например, чешуе) до края и длину тела рыбы. Эта методика также имеет ряд сложностей, таких как «феномен Розы Ли» (Мина, 1981). Обратное расчисление дает сведения о росте в длину по времени за исключением периодов остановки роста («зим»). Сложности возникают при определении возраста медленно растущих рыб и рыб очень большого возраста – встречаются особи минтая, морских окуней и других видов в возрасте несколько десятков лет. В этом случае мнения даже опытных специалистов могут серьезно расходиться.

Популяционный и видовой рост рыб изучается на основании средних показателей выборок. Это массовые измерения для дальнейшего получения средних показателей длины и массы тела особей разных возрастов в данной популяции. Получаются размерные или весовые ряды (рис. 3), или «облака точек» индивидуальных из-

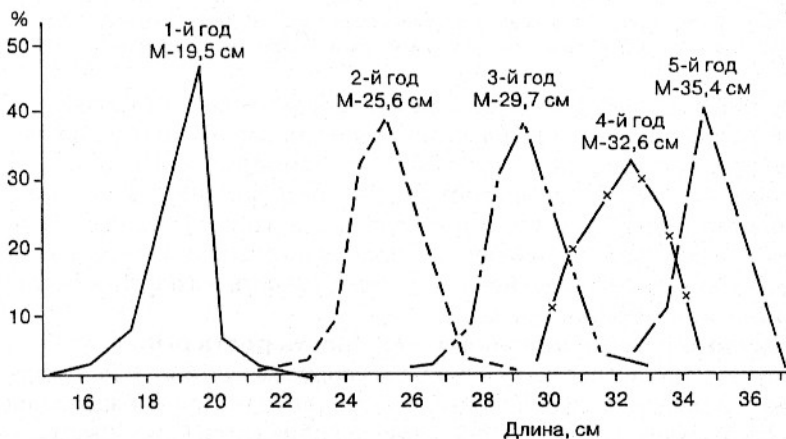


Рис. 3. Размеры атлантической скумбрии по возрастным группам (Старосельская, 1964; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004)

мерений (рис. 4). Усредненный характер популяционного роста от года к году может быть определен на основании «мод» размерных характеристик, соответствующих возрастам, а также при анализе «облака точек» на графике или числовой корреляционной решетки (табл. 3).

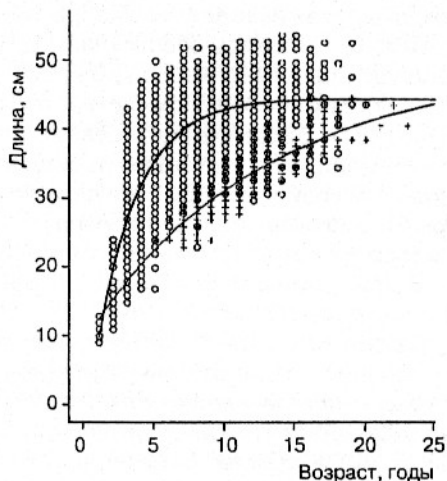


Рис. 4. Фактические и усредненные данные по росту двухлинейной камбалы в проливе Геката и в Беринговом море (Fargo & Wilderbuer, 2000; цит. по Яржомбек, 2005)

В ряде случаев разброс данных в «облаке точек» так велик, что попытки изобразить среднюю линию популяционного роста приводят к унынию (рис. 6). Однако имеются примеры, указывающие на довольно однообразный рост особей, что должно указывать на сходство индивидуального и популяционного роста (рис. 5), т.е. что большинство особей росло с приблизительно одинаковой скоростью и их потенциальная продолжительность жизни также была приблизительно одинакова.

Данные о потенциальной способности роста рыб могут быть получены при их выращивании в регулируемых оптимальных условиях – в аквариумах, бассейнах, садках и прудах. При выращивании рыб в искусственных условиях обычно добиваются более быстрого роста чем в естественной среде. При исследовании роста рыб путем сбора данных в естественной среде делается все возможное

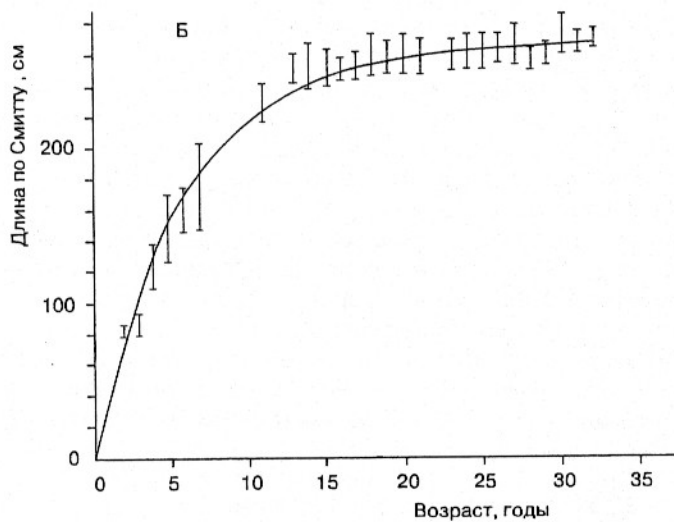
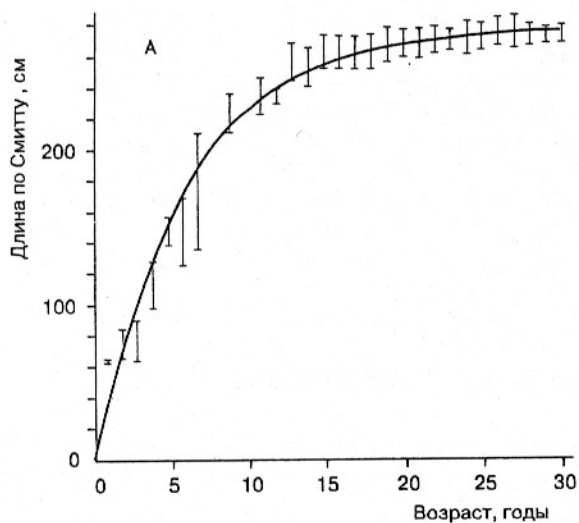


Рис. 5. Рост длины тела самцов (А) и самок (Б) синеперого тунца (Hurley, Iles, 1983; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004)

для определения характеристик природных условий. Существует ряд предложений (Купинский, Резников, Баранов, 1982) определять потенциальную (максимально возможную) способность роста рыб в природных популяциях и в условиях аквакультуры, исследуя наиболее быстро растущих рыб – за пределами «двух сигм» от общей средней распределения или определяя «суперпозицию» – максимальные показатели размера в разных возрастах. Однако сомнительно, что все особи популяции при оптимальных условиях способны расти так же как выдающиеся экземпляры – кроме различных условий обитания имеются и индивидуальные генетические различия в способности к росту.

СПОСОБЫ ВЫРАЖЕНИЯ РОСТА РЫБ

При документировании данных по росту рыб применяются описательные методы, выводы табличные, графические и в виде алгебраических уравнений.

Описательные методы встречаются при ориентировочных, отрывочных сведениях о росте. Например, рост гамбузии (Атлас пресноводных рыб России, 2003): «Максимальные размеры самцов 4 см, самок – 8 см, обычно значительно меньше. Предельный возраст не более 3 лет». Рост черного палтуса (Промысловые рыбы России, 2006): «В траловых уловах изредка встречаются рыбы возрасте 19-ти лет. К этому возрасту самцы черного палтуса имеют длину 80–94 см и массу 5 кг, а самки – длину 114–116 см и массу 14 кг. Различия в весовом росте самцов и самок начинают проявляться в возрасте 4–5 лет». «В этот период длина рыб увеличивалась с максимальной скоростью. Затем скорость линейного роста начала уменьшаться...» (Иванова, Свирская, 2009).

Нередко данные о средних показателях роста формируются в виде «вывода». Например, средние показатели длины тела декастринской сельди в промысловых уловах (Козлов, 1968, цит. по Богданов и Яржомбек, 2002):

3 года – 20,6 см	7 лет – 26,8 см
4 года – 22,5 см	8 лет – 27,8 см
5 лет – 24,3 см	9 лет – 29,2 см
6 лет – 25,6 см	

Таблицы представляют более полные сведения, включающие, например, данные о самцах и самках, о росте длины и массы тела, о росте в разных водоемах или в разные годы. Так в табл. 3 приведен рост длины сельди-круглобрюшки (*Etrumeus micropus*), у которой самки растут быстрее самцов и живут дольше. Поразительные различия в росте различных популяций трески в разных районах Атлантики представлены в табл. 4. В табл. 6 приведено сравнение весовых рядов исландской сельди уловов различных лет, что по-видимому отражает межгодовые изменения условий обитания.

Таблица 3. Средние показатели роста сельди-круглобрюшки, см
(Исарев 1976; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Возраст, годы	Самцы	Самки
1	13,79	13,12
2	16,67	16,83
3	19,46	19,69
4	21,20	21,72
5	22,03	23,08
6	–	23,89

Таблица 4. Масса тела атлантической трески разных стад, кг
(сводка, Яржомбек, 1998)

Возраст, годы	Банка Джоржес	Шотландский шельф	Баренцево море	Балтика	Белое море	
					самки	самцы
1	1,05	0,88	–	–	0,036	–
2	1,76	0,88	–	0,22–0,42	0,092	0,11
3	2,78	1,36	0,74	0,44–0,82	0,25	0,22
4	3,47	2,08	1,38	0,73–1,35	0,40	0,42
5	4,31	2,74	2,08	1,12–2,17	0,50	0,49
6	5,59	3,86	3,33	1,49–3,25	0,91	1,28
7	7,12	5,47	4,61	2,72–3,03	0,84	1,54
8	9,60	7,58	6,40	4,04–7,30	–	1,36

Окончание табл. 4.

Возраст, годы	Банка Джоржес	Шотландский шельф	Баренцево море	Балтика	Белое море	
					самки	самцы
9	8,46	9,77	-	3,01-7,73	-	-
10	15,00	13,25	-	6,10-10,5	-	-
11	-	13,63	-	-	-	-
12	-	15,66	-	-	-	-
13	-	16,90	-	-	-	-
14	-	21,20	-	-	-	-
15	-	15,73	-	-	-	-

Таблица 5. Средние весовые характеристики исландской сельди в разные годы, г (сводка, Богданов и Яржомбек, 2002)

Возраст, годы	1964 г.	1965 г.	1970 г.	1975 г.
1	40	61	86	94
2	92	134	174	176
3	207	192	230	240
4	241	248	276	290
5	268	285	329	329
6	304	288	342	337
7	321	317	355	367
8	346	339	397	399
9	343	352	417	412
10	-	-	387	425
11	-	-	430	428
12	-	-	460	420
13	-	-	470	470
14	-	-	420	-
15	-	-	480	-

Таблицы могут содержать не средние значения, а пределы колебаний (табл. 6) или статистические показатели распределения (табл. 7).

Таблица 6. Пределы размерно-весовых характеристик шемаи в Узбекистане (Гелецкий, 1991 цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007)

Возраст, годы	1+	2+	3+	4+
Длина, см	9,6–14,5	15,6–17,5	21,0–24,0	27,0–28,0
Масса тела, г	10,5–27,0	26,0–52,0	107–200	180–320

Таблица 7. Масса тела (средняя и ее ошибка) пестрого толстолобика в прудах Адыгеи (Шаговский, 1998; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007)

Возраст, годы	1	2	3	4
Масса тела, кг	2,1±0,3	4,2±0,3	6,7±0,4	10,6±0,8

Таблицы могут содержать размерные или весовые ряды рыб, имеющих одинаковый возраст, и использоваться для вероятностного определения возраста особей по их размеру. Они дают представление об индивидуальных колебаниях (табл. 8).

Графики роста представляют собой изображение данных о росте в системе декартовых координат, где по абсциссе отложен возраст, а по ординате – результаты измерений длины или массы тела (рис. 6) или результаты их обработки – средние показатели (рис. 7), пределы различий (рис. 8), доверительные интервалы.

Характер графического изображения роста длины или массы тела зависит от подробности изучения и поставленных задач. Чаще всего определяется увеличение размеров и массы тела рыбы в уловах от года к году в течение значительного возрастного ряда – в идеале от сеголеток до предельных возрастов. На таком графике видно как увеличиваются показатели размеров или массы тела рыбы данной популяции, как долго могут жить некоторые экземпляры, каких размеров они могут достигать. При более подробных исследованиях в ряде случаев удастся обнаружить и оценить сезонные изменения роста, изменения, связанные с половым созреванием.

Таблица 8. Линейно-возрастной ключ для южно-калифорнийской ставриды
(Komrovski & Slosarczyk, 1976, цит. по Богданов и Яржомбек, 2001)

Размер, см	Возраст, годы									
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
14	1									
15	5									
16	4									
17	9									
18	19									
19	6									
20	1	4								
21	2	8								
22		9								
23		35								
24		66								
25		62	1							
26		31	2							
27		22	-							
28		2	17							
29		3	20	2						
30			25	-						
31			15	2						
32			13	9						
33				29						
34				26	5					
35				17	5					
36				10	9	1				
37				3	7	-				
38					1	1				
39					-	-				
40					1	1	1			
41						-	-	1		
42						-	-	-		
43						-	-	-		
44						1	-	-		
45							1	1		
46								1		
47										
48										2
Среднее	16,8	24,3	31,1	33,5	35,9	39,5	42,5	44		48

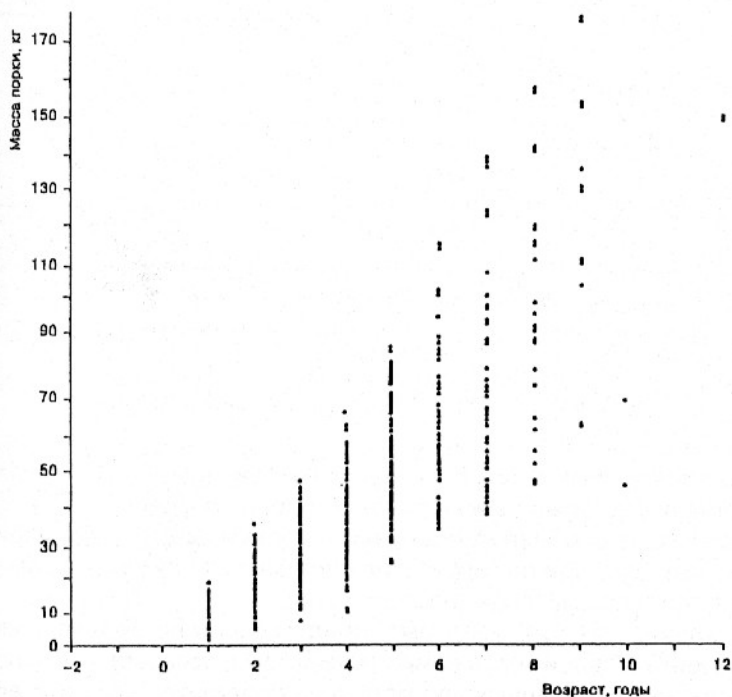


Рис. 6. Колебания весового роста меч-рыбы (Radtka & Hartlet, 1983; цит. по Богданов и Яржомбек, 1983)

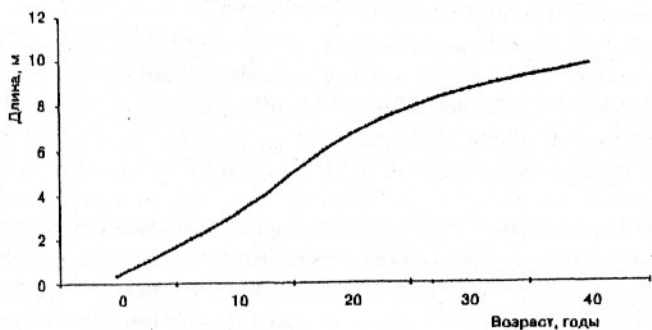


Рис. 7. Средние показатели роста длины тела гигантской акулы (Caillet & Goldman, 2004; цит. по Яржомбек, 2008)

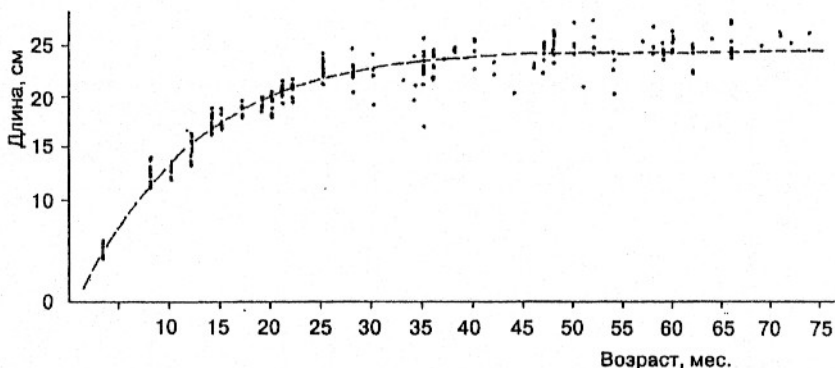


Рис. 8. Линейный рост плоской сардинеллы (Ghueno & Le Cren, 1968; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Подробное изучение роста в течение сезона или какого-либо периода жизни (например, личиночного) позволяет в наглядной форме рассмотреть особенности динамики роста и сделать предварительные выводы. При подробных исследованиях единицей времени могут выступать месяцы, недели, сутки.

Данные по росту рыб могут быть представлены исследователем **в виде линии** зависимости длины или массы от возраста на основании средних, медианных или модальных показателей и логического или математического осмысления первичных данных, которые часто остаются неизвестными читателю. При рассмотрении «сырых», не усредненных данных по росту рыб часто можно видеть, что имеется большой выбор способов аппроксимации этого «облака точек». Это делает понятным разнообразие графической интерпретации разными авторами данных по росту одних и тех же рыб. Разброс данных в «облаке точек» может быть столь велик, что приводит в уныние при попытках изобразить «общий тренд» зависимости (рис. 9).

Линия «общего тренда» процесса роста рыбы может быть проведена путем соединения средних величин (или мод, медиан) по возрастам отрезками прямых (рис. 10) или плавной линией проводя усредненную линию внутри пределов колебаний или «доверительных интервалов» средней (рис. 11) на основании логики, интуиции или воображения.

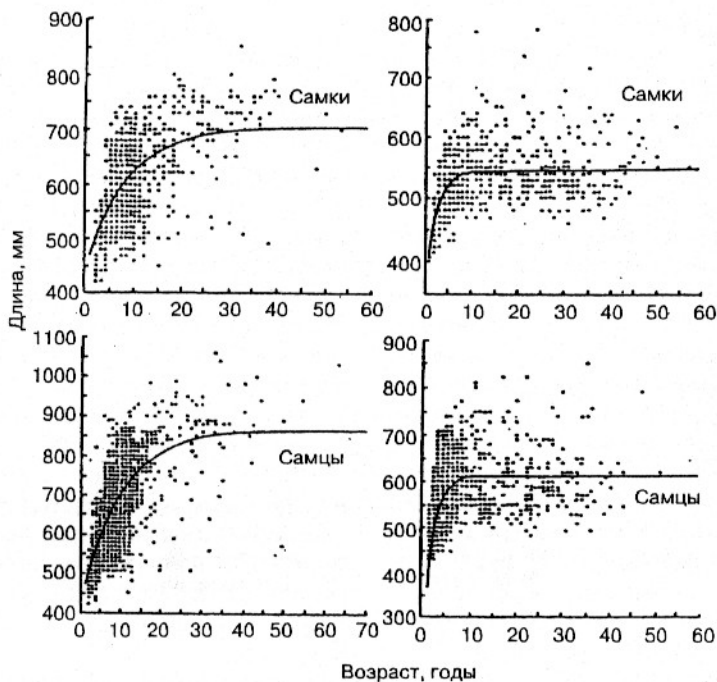


Рис. 9. Линейный рост угольной рыбы
(Kimura et al., 1993; цит. по Яржомбек, 1998)

Наиболее корректным считается проведение линии согласно какой-либо алгебраической формуле, также принятой в соответствии с «общими соображениями», параметры которой вычисляются различными статистическими методами. В настоящее время при доступности компьютерных программ можно «заказать» любую алгебраическую интерпретацию опытных данных. В этом случае, пользуясь сообщенным алгоритмом расчета, линия или любая ее точка может быть получена и воспроизведена без элементов «волютаризма». Следует иметь в виду, что величины коэффициентов формулы и общий вид суммарной кривой роста зависит от того, каких данных больше в исследуемой совокупности – о молодежи, средних возрастах или великовозрастных, как время сборов распределялось по сезонам, какие орудия лова использовались.

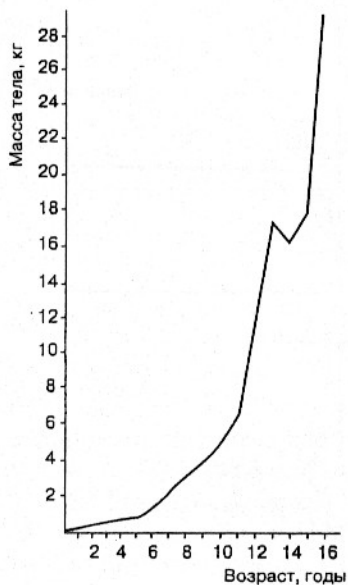


Рис. 10. Средние показатели массы тела сахалинского тайменя разного возраста (Гриценко и Чуриков, 1977; цит. по Яржомбек, 2000)

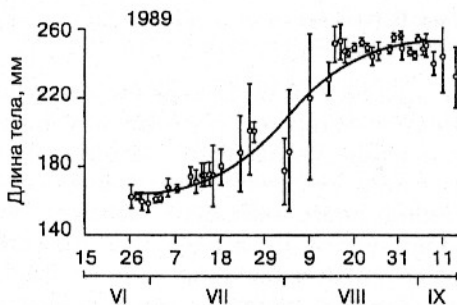


Рис. 11. Рост длины тела гольца-мальмы на Аляске с июня по сентябрь 1989 г. Аппроксимация логистической функцией (Fechheim et al, 1997; цит. по Яржомбек, 2000)

Формулы, применяемые для демонстрации общего тренда популяционного роста, различны в зависимости от интерпретации полученных материалов. Формулы представляют наиболее вероятный ход линии «общего тренда» зависимости размера или массы тела от возраста у рыб данной популяции или в исследованных пределах возрастов. В графическом виде формулы представляют линии разной кривизны.

Арифметическая прогрессия (прямая пропорциональность, линейная функция возраста, прямая линия) применяется, если увеличение длины или массы за единицу времени в *абсолютном* выражении принимается постоянным, например 0,5 мм/сут, 100 г/год и т.д.: $L_T = aT + C$, $M_T = aT + C$, где C – длина или масса рыбы при «нулевом возрасте» – в идеале это размер при вылуплении из яйца или рождении; a – увеличение длины или массы в единицу времени (1 год, 1 месяц, 1 неделя, 1 сутки, в зависимости от выбранной единицы времени); T – возраст в годах, месяцах, неделях, сутках и т.д. Имеется значительное число примеров приблизительно постоянной величины абсолютного прироста, *как правило длины тела* на ранних этапах развития (табл. 9), т. е. когда наблюдения и измерения происходят в первое лето жизни при более или менее постоянных условиях до наступления первой в жизни зимы.

Таблица 9. Примеры постоянной величины прироста у рыб (сводки, Горский, Яржомбек, 2003; Богданов и Яржомбек 2002; Ведищева и Яржомбек, 2007)

Виды рыб	Стадия	Возраст, сут	Прирост, мм/сут
Сайра	Личинки	0–60	1,2
Осетр амурский	Личинки	0–60	1,06
Калифорнийский анчоус	Личинки	15–60	0,88
Пузанок азовский	Мальки до 10 см		0,67
Шип куриный	Личинки	0–47	0,58
Японский анчоус	Личинки	0–60	0,44
Миктоф	2–6 см	100–200	0,4
Амур белый		1–9 лет	6,9 см/год

Как прямолинейную можно интерпретировать также зависимость роста длины тела от года к году у сахалинского тайменя, горбуши, арктического гольца, мальмы, таймырского валька, мальков белорыбицы, голавля в возрасте 3–14 лет, сибирского ельца, каховской красноперки, османа в возрасте 2–11 лет, белого амура в р. Амур в возрасте 1–9 лет, обыкновенного сома в возрасте 1–11 лет, шотландской мерлузы, ерша, окуня клювача в возрасте 7–25 лет, азовской белуги от 5 до 45 лет (сводки, Яржомбек, 2000; Горский и Яржомбек, 2003; Ведищева и Яржомбек, 2007). Примеры можно продолжить.

Легко понять, что если принимается прямолинейная зависимость длины тела от возраста, то зависимость массы от возраста в этом диапазоне автоматически приближается к кубической поскольку зависимость массы тела от длины пропорциональна кубу длины (длины тела в степени близкой к трем).

Арифметическая прогрессия *весового* роста (от года к году) порой наблюдается во «взрослом» возрасте – у крупной рыбы. Во всяком случае, это следует из приводимых авторами графиков. В этих случаях можно полагать, что длина тела пропорциональна возрасту в степени близкой к $1/3$ (0,333...).

Степенная функция возраста: $L_T = aT^v + C$, $M_T = aT^v + C$ аппроксимирует монотонный рост от года к году с постепенным замедлением *относительной* величины прироста, как и линейная функция, являющаяся ее частным случаем (при $v = 1$), но она криволинейная, что обычно наблюдается при описании роста длины и массы тела рыб. При показателе степени $v \leq 1$, кривая – выпуклая, «горбатая», как часто бывает при описании роста длины тела. При показателе степени $v \geq 1$ линия вогнутая – «вздыбленная», как часто бывает при описании роста массы тела. Показатель степени при параметре возраста в годах при описании линейного роста особой популяции обычно бывает в пределах 0,3–1,0, при описании *весового* роста – 1,2–3,0, т.е. приблизительно втрое больше. Параметр a – это размер или масса в возрасте одной единицы времени, например года.

Степенная функция обычно используется для описания роста, где возраст измеряется в годах, а пределов роста в исследованном возрастном интервале не наблюдается. Свободный член C представляет собой величину длины L или массы M тела, когда параметр возраста T имеет нулевое значение, т.е. длину или массу тела рыбы при выклеве (рождении) – длина или масса тела личинки.

Данные по рыбам от малькового до промыслового размера обычно аппроксимируются степенной функцией при $C = 0$, т.е. $L_T = a \cdot T^b$, $M_T = a \cdot T^b$, игнорируя длину и массу новорожденной личинки, как несущественную по сравнению с особями анализируемых размеров. При анализе роста в ходе раннего, например личиночного периода жизни, начальный размер имеет относительно существенную величину и игнорировать «свободный член формулы» нельзя.

В табл. 10 приводятся примеры весового роста рыб, выраженные как степенная функция возраста. Некоторые коэффициенты получены авторами публикаций, другие получены автором путем логарифмирования показателей функции и аргумента, ведущего к «выпрямлению» линий. Нет сомнения, что многие зависимости, истолкованные авторами как асимптотические, могут быть представлены как степенные (рис. 12).

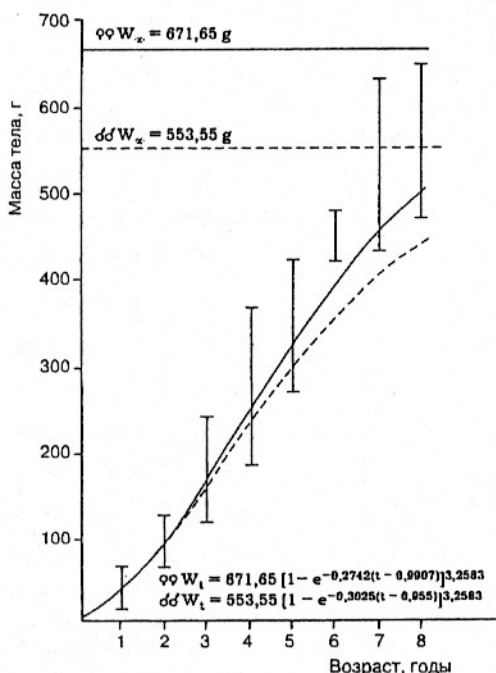


Рис. 12. Рост золотистой сардинеллы, истолкованный как асимптотический (Krzepkowski, 1981; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Анализ степенных уравнений более прост, чем анализ асимптотических зависимостей. В степенной зависимости, где возраст измеряется в годах, коэффициент размерности «а» представляет собой длину или массу тела рыбы в возрасте одного года, а показатель степени «в» – показатель «кривизны» линии, чем он ближе к единице, тем больше зависимости похожи на прямолинейные. Увы, не следует фетишизировать полученные коэффициенты. При анализе роста одних и тех же видов, чем больше «а», тем меньше «в». Ход линии при стандартном анализе зависит от того «как лягут точки» собранного материала. Анализируется не рост как таковой, а массив неких цифровых величин по правилам математической статистики.

Таблица 10. Параметры степенных уравнений $L_t = a \cdot T^b$ для роста длины тела разных видов рыб

Рыба	а, см (длина в возрасте 1 год)	в	Примечания
Храмуля, 1936–1937 гг.	4,797	0,845	Малкин, 1970
Храмуля, 1956–1960 гг.	6,266	0,736	Малкин, 1970
Храмуля, после 1960 г.	6,918	0,712	Малкин, 1970
Сайда	6,5–9,8	0,55–0,65	Сводка – Яржомбек, 1998
Белуга, самец, Волга	41,0	0,566	Горский, Яржомбек, 2003
Белуга, самка, Волга	51,0	0,491	Горский, Яржомбек, 2003
Осетр, Каспий	37,0	0,459	Горский, Яржомбек, 2003
Осетр сибирский	30,9	0,404	Горский, Яржомбек, 2003
Стерлядь, Волга	17,3	0,392	Горский, Яржомбек, 2003
Сазан, Сев. Кавказ	19,2	0,526	Ведищева, Яржомбек, 2008
Треска, Пацифика	13–26	0,48–0,79	Сводка – Яржомбек, 1998
Тресочка Эсмарка	13	0,34	Сводка – Яржомбек, 1998
Пикша	24–33	0,327–0,527	Сводка – Яржомбек, 1998
Навага карская	10,0	0,6	Сводка – Яржомбек, 1998
Навага, Пацифика	14–20	0,345–0,510	Сводка – Яржомбек, 1998
Минтай	17,0–29,5	0,298–0,600	Сводка – Яржомбек, 1998

Часто затруднительно выразить рост рыбы от малька до предельных возрастов одной степенной функцией возраста. И.И. Шмальгаузен (1928) полагал, что разным периодам жизни рыбы соответствует специфическая величина показателя степени при величине возраста. Он привел расчет «Рост леща по данным К. Терещенки», в котором предложил рост леща до полового созревания рассчитывать по формуле $a \cdot T^{2,483}$, от полового созревания (3 года) до старости (7 лет) по формуле $a \cdot T^{1,489}$, в старшем возрасте (от 7 до 13 лет) по формуле $a \cdot T^{0,827}$. То есть, итоговая линия оказывается S-образной. При попытке использовать степенную аппроксимацию роста некоторых тресковых рыб автору пришлось прибегнуть к такому же методу (Яржомбек, 1998): навага дальневосточная Западной Камчатки $L_T = 18 T^{0,493}$ до 6 лет, далее $L_T = 25,5 T^{0,26}$, навага Ямской губы $L_T = 17,5 T^{0,39}$ до 5 лет, далее $L_T = 20 T^{0,31}$. Показатели размерности в данных случаях – это как бы длина тела в возрасте 1 год, выраженная в см – 18 см, 25 см, 17 см, 20 см. Понятно, что показатель «а» – размер в возрасте, равном единице (в данном случае 1 год), может принимать абстрактное, виртуальное, а не фактическое значение, годное для расчетов в определенных границах возрастов.

Формулу, где возраст представлен в годах, нетрудно превратить в формулу, где возраст T будет представлен в сутках, а новый показатель a будет как бы представлять размер или массу тела в возрасте 1 сут.

$Y = a T_{\text{год}}^b$ – для возраста с размерностью в годах.

$Y = (a / 365^b) T_{\text{сутки}}^b$ – для возраста с размерностью в сутках, 365 – число суток в году.

Например: рост массы тела карпа в естественных условиях (Москул, 1997; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007) для возраста в годах $M_T = 137,7 T^{1,666}$. Величина 137,7 г – это как бы масса тела в возрасте 1 год. Если возраст выразить в сутках, формула принимает вид $M_T = 137,7365^{-1,666} T^{1,666} = 0,007416 T^{1,666}$, где T – возраст в сутках; 0,007416 г (7,4 мг) – как бы масса тела в возрасте 1 сутки. В данном случае 1 год это 365 сут, 2 года – 730 сут и т.д. Масса тела при выклеве в таком случае оказывается нулевой, что является вынужденным упрощением.

Большое внимание интерпретации роста массы тела рыб уделено исследователями товарного выращивания рыбы (т. е. неполю-

возрелых, быстро растущих, по аналогии с курами – «бройлеров»), прежде всего, карпа и растительноядных рыб Амурского комплекса. Сотрудники лаборатории теоретических основ рыбоводства Всесоюзного НИИ прудового рыбного хозяйства С.А. Баранов, С.Б. Купинский, В.Ф. Резников, Е.А. Стариков, Г.И. Толчинский посвятили серию публикаций (1978, 1978, 1980, 1983, 1983а) росту карпа до «товарного веса» (1 кг) при однолетнем или двухлетнем выращивании (неполовозрелые). Рост молодняка карпа при различных условиях выращивания по их представлениям может быть выражена формулой

$$M_T = (M_0^{1/3} + 1/3 \cdot K_g \cdot K_z \cdot T)^3,$$

где M_T – масса тела (г) после выращивания в течение T суток, от начальной массы M_0 ; K_g – «коэффициент генетический», имеющий значение для карпа порядка 0,2; K_z – «коэффициент экологический», принимающий значения в зависимости от благоприятности условий роста (температура, кислород, качество и количество пищи и т. д.) от 0 до 1. Произведение этих коэффициентов ($K_g \cdot K_z$) в данном случае названо общим коэффициентом массонакопления K_m . Расчет максимально возможного весового роста карпа ($K_z = 1$) производится по формуле: $M_T = (M_0^{1/3} + 1/3 \cdot 0,2 \cdot T)^3 = (M_0^{1/3} + 0,0667 \cdot \Delta T)^3$. Для более реальных условий, при вдвое меньшем коэффициенте $K_z = 0,5$ и при общем коэффициенте массонакопления $K_m = 0,1$ – по формуле: $M_T = (M_0^{1/3} + 1/30,1 \cdot \Delta T)^3 = (M_0^{1/3} + 0,0333 \cdot \Delta T)^3$. Величина начальной массы тела личинки в данном случае принимается несущественной (нулевой) и полученные ряды значений (табл. 11) описываются формулами $M_T = 0,000296 T^3$ для максимальной скорости роста и $M_T = 0,000037 T^3$ для более медленного роста, т. е. достигаемая масса в конце сезона выращивания (100 дней) различается в 8 раз ($2^3 = 8$). Реальная величина массы тела личинки порядка 1 мг (0,001 г). Однако авторами показано (Купинский и др., 1984), что расчетная формула может быть использована после достижения массы тела 140 мг (0,14 г), на что требуется порядка 10 сут. В этом случае M_0 (виртуальная масса личинки) принимает отрицательное значение $-0,197$ г. При расчете роста довольно крупной рыбы разница при выборе начальной массы невелика. При расчете роста на ранних стадиях развития приобретает большое значение и начальная масса и характер зависимости, иной по сравнению с рыбами моложе 10 сут (Купинский и др., 1984). До этого личинка растет согласно геометрической прогрессии. Применение этого подхода

авторы ограничивают также сроками, когда приближается половое созревание (см. табл. 11).

Таблица 11. Рост карпа (г), вычисленный при разных величинах коэффициента массонакопления (Км) и разных начальных массах тела

Км	Км = 0,0666	Км = 0,0666	Км = 0,0666	Км = 0,0333
Мн	M ₁₀ = 0,14 г	M ₀ = 0	M ₀ = 0,001 г	M ₀ = 0
0 сут	-0,197*	0	0,001	0
10 сут	0,14	0,30	0,45	0,037
20 сут	1,67	2,37	2,94	0,296
30 сут	6,36	8,00	9,26	1,00
60 сут	57,2	64	69	8,0
100 сут	277	296	310	37
200 сут	2293	2370	2424	296
365 сут	14147**	14400**	14586**	1800

*Виртуальная масса тела личинки в возрасте 10 сут при массе тела равной 140 мг.

**Гипотетическое годовое выращивание при оптимальных условиях. Таких результатов в течение года достигнуть невозможно, т.к. при массе тела около 3 кг наступает половое созревание карпа и замедление роста.

Если рассматривать увеличение длины или массы тела рыбы от года к году, то в ювенальный период жизни (а в ряде случаев и в течение всей жизни) кривая роста подобна параболе (спрямляется в двойных логарифмических координатах) и хорошо аппроксимируется степенной зависимостью. Показатель степени «в» вычисляется при манипуляции с логарифмами (безразлично, десятичными или натуральными) длины или массы и возраста:

$$v = (\lg L_2 - \lg L_1) / (\lg T_2 - \lg T_1), \quad v = (\lg M_2 - \lg M_1) / (\lg T_2 - \lg T_1).$$

При ретроспективной реконструкции роста длины тела – «обратном расчислении роста» по чешуе и другим регистрирующим структурам мы имеем дело с таким случаем, когда зимние остановки роста исключены, поскольку при отсутствии роста перестает расти и чешуя (но возраст продолжает увеличиваться). Нередко

при обратном расчислении линейный рост принимает вид, приближающийся к арифметической прогрессии, что дает основание для представления о потенциальной способности весового роста как кубической функции возраста (ряд лососевых рыб: вальки, сахалинский таймень, голец-мальма, арктический голец, кумжа, озерный лосось, горбуша (см. сводку, Яржомбек, 2000), кета (Яржомбек, Микова, Ведищева, 2007), чавыча (Яржомбек и др., 2007). На рис. 5 изображены средние показатели линейного роста кеты в море с разным возрастом полового созревания. Можно видеть, что при исключении «зимы» зависимость для рыб, сгруппированных по возрасту созревания от 2+ до 5+ для каждой группы, на некоторых временных участках приближается к прямолинейной. Если же вычислить единую линию зависимости для рыб с разными возрастными созревания, она неминуемо искривляется – «горбится». Это в полной мере относится и к данным по весовому росту. Степенные формулы весового роста для индивидуумов в популяции во многих случаях должны иметь показатели степени значительно большие чем для популяции и в ряде случаев приблизились бы к теоретически ожидаемой кубической зависимости (для рыб до вхождения в репродуктивный возраст). Популяционный весовой рост всегда описывается формулой с показателем степени меньше трех (табл. 12).

В тех случаях, когда материалы по росту представлены авторами в виде степенной зависимости скорости роста от массы тела, они также естественным образом превращаются в степенные зависимости массы тела от возраста.

В экспериментальных условиях скорость роста иногда выражается в виде зависимости суточного прироста от массы $ПР = A \cdot M^{-C}$, где ПР – суточный прирост, %. Легко понять, что кривая роста принимает вид $M_t = A \cdot T^{1/C}$. В экспериментах Дж. Бретта (Brett, 1983) на мальках дальневосточных лососей «В» принимало значения от $-0,33$ до $-0,69$ и масса тела росла пропорционально времени (возрасту) в степени от 1,4 до 3.

При выращивании молоди карпа в стабильных температурных и кормовых условиях А. Хамада с сотрудниками (Hamada et al., 1975) получили формулу, где масса тела увеличивалась пропорционально времени в степени 2,5. Однако во всех случаях имело место определение группового роста (в среднем для группы рыб) и зависимость для индивидуального роста отдельных экземпляров могла быть иной.

Таблица 12. Параметры степенной зависимости, описывающей отношение возраст–масса $M_t = aT^x$ для популяционного роста

Рыба, район	а, г (масса тела в возрасте 1 год)	х	Примечания
Минтай, зал. Петра Великого	13,1	1,50	Обзор, Яржомбек, 1998
Минтай, Ниигата	25,0	1,85	Обзор, Яржомбек, 1998
Минтай, Приморье	51,2	1,58	Обзор, Яржомбек, 1998
Минтай, Хоккайдо	82,0	1,32	Обзор, Яржомбек, 1998
Треска атлантическая	36–1050	1,477	Обзор, Яржомбек, 1998
Треска, Берингово море	40	2,31	Обзор, Яржомбек, 1998
Треска тихоокеанская, Хоккайдо	73	2,37	Обзор, Яржомбек, 1998
Треска тихоокеанская, Корея	152	2,29	Обзор, Яржомбек, 1998
Треска тихоокеанская, Алеуты	221	2,21	Обзор, Яржомбек, 1998
Тесочка Эсмарка	10	1,34	Обзор, Яржомбек, 1998
Сазан, Сев. Кавказ	137,7	1,666	Москул, 1995*
Лещ, Краснодарские водохранилища	50	1,55	Максимальный рост*
Путассу до 4–6 лет, разные стада	45–59	0,54–0,95	Далее масса колеблется в пределах 210–350 г**

*Цит. по Ведищеву и Яржомбек, 2007

**По данным (Isaev & Belikov, 1983; цит. по Яржомбек, 1998)

Геометрическая прогрессия характеризует равномерный относительный прирост. Геометрическая прогрессия увеличения массы тела (показательная функция возраста), используется в том случае, когда *относительный*, как правило суточный прирост длины или массы тела, принимается постоянным: $M_t = aX^T$, где X – постоянная или средняя величина относительного увеличения в единицу времени, например: на 0,1 % (1/1000), где $X = 1,001$; на 1 % (1/100), где $X = 1,01$; в полтора раза (на 50 %), где $X = 1,5$ и т.д.; T – возраст, сут; a – масса тела при «нулевом» или начальном возрасте. Экспонен-

циальный рост графически выражается в виде вогнутой, «вздыбленной» линии. Эта зависимость как правило используется для расчета средней величины относительного прироста в течение небольшого отрезка времени, измеряемого сутками, так как относительная величина прироста редко бывает длительное время постоянной. В течение длительного периода относительный прирост обычно уменьшается с возрастом и с увеличением размера организма. Классик теории роста Иван Иванович Шмальгаузен писал по этому поводу (сохраняю орфографию 1928 года): «Рост при постоянных благоприятных условиях должен бы идти с постоянной скоростью (имеется в виду постоянная *относительная* скорость А.Я.), но рост организма в целом имеет совершенно иной характер: это непрерывное падение роста». Как вариант показательной функции обычно используется экспонента $M_t = a \cdot e^{kT} = a \exp kT$. Эта функция менее понятна в обывательском смысле, но удобна для алгебраических преобразований с применением дифференциального и интегрального исчисления. Кривая роста, представляющая собой геометрическую прогрессию (постоянный относительный прирост в единицу времени, экспонента), спрямляется в полулогарифмических координатах – отношение логарифма длины или массы к возрасту в натуральном выражении. Одна формула легко превращается в другую поскольку $X = e^k$; ($e = 2,718...$).

Коэффициент кратности прироста за единицу времени X геометрической прогрессии вычисляется по формуле

$$X = (M_2 / M_1)^{1/(T_2 - T_1)}.$$

Имеется некоторое количество литературных данных, где авторы относительное ежесуточное увеличение длины или массы тела рыбы принимали постоянным. При экспоненциальном росте длины тела рост массы также оказывается экспоненциальным, только коэффициент роста длины возводится в третью степень. При увеличении длины вдвое за равные промежутки времени (например, 1, 2, 4, 8, 16), масса за те же промежутки времени увеличивается в 8 раз (1, 8, 64, 512, 4096).

Обычно экспоненциальный рост наблюдается на ранних стадиях развития – в течение времени от нескольких дней до нескольких недель от выклева. Изучая рост личинок трески и сельди, А. Фолкворд с сотрудниками (Folkvord et al., 2009) представили весовой рост (измерялась сухая масса) как процесс с постоянной от-

носительной скоростью роста. Согласно их интерпретации в течение 50 сут от вылупления максимальные показатели для личинок трески при 10 °С увеличивались каждые сутки на 14 % (в 1,14 раза), а минимальные показатели при более низкой температуре (6 °С) на 4 % в сутки (в 1,04 раза). Максимальные показатели для личинок сельди (более крупные личинки) были при 10 °С – 10 % в сутки (в 1,1 раза). Рост длины тела у разных стад анчоуса Бискайского залива до 100-дневного возраста мог быть выражен экспоненциальной зависимостью (Aldononda et al., 2010) по формулам $L_T = 0,86 e^{0,03T}$ (среднесуточный прирост длины – 3 %-ное увеличение длины за 45–100 сут от 3 до 14 см) для океанского и $L_T = 2,19 e^{0,01T}$ (среднесуточный прирост длины – 1 % от 4 до 11 см) для эстуарного стада. Авторы приводят «сырые» данные, из которых следует, что наблюдаемый разброс позволял аппроксимировать зависимости и другими формулами – от линейной до степенной зависимости от возраста в сутках.

В виде экспоненты весовой рост молоди кеты представил В.Г. Самарский (2005) $M_T = 0,0159 e^{0,0197T}$. Это означает, что масса кеты при выклеве принята равной 0,0159 г (15,9 мг), а средний ежесуточный относительный прирост равен приблизительно 2% ($e^{0,0197} = 1,0199$), так что к возрасту 380 сут при постоянных внешних условиях молодь должна иметь среднюю массу порядка 20 г. Это, по-видимому, довольно упрощенное описание процесса роста молоди кеты – относительный суточный прирост как правило по мере роста замедляется.

Экспоненциальный рост массы тела наблюдается в первые 10 сут после выклева личинок карпа (по данным обзора Купинского, Резникова и Баранова, 1983). Постоянная относительная скорость весового роста личинок карпа при разных условиях колеблется от 20 до 100 % в сутки (X принимает значения от 1,2 до 2). После достижения массы тела 140 мг весовой рост выражался как функция, близкая к возрасту в кубе.

М. Кунха с сотрудниками (Cunha et al., 2009) принимали рост в длину личинок группера (*Epinephelus marginatus*) как экспоненциальный. В первые 25 сут длина тела личинок увеличивалась на 9,2 % /сут (от 2,5 до 30 мм, увеличение массы на 30 %/сут), а затем, после метаморфоза, рост резко замедлился и следующие десять суток имел значение 2,9 %/сут (весовой рост около 9 % /сут). Также в виде экспоненты выражался линейный рост личинок сerratиды

Paralabrax maculatus (Pena & Dumas, 2009). В течение месяца при температуре 25 °С длина рыбы увеличивалась в среднем согласно формуле $L_T = 1,79e^{0,087T}$, от 1,79 до 30 мм со средней скоростью 9 %/сут (рост массы около 30 %/сут). Р. ЛеБрассер и Р. Паркер (LeBrasseur, Parker, 1964) принимали рост в длину мальков горбуши в первые 40 сут после ската в море как экспоненциальный (от 3,5 до 8,4 см). В этом случае средний линейный прирост равен 2,2 %/сут, а весовой прирост – 6,75 %/сут ($1,022^3 = 1,0675$).

Показательная функция часто используется для расчета средней величины относительного прироста между измерениями, когда характер роста неизвестен.

Линейная, показательная (экспоненциальная) и степенная функции роста используются, когда не подразумевается предел роста – при определении роста за некоторый период времени, или когда такого предела не наблюдается в течение всего исследованного возрастного ряда. Например, рост в течение недели, месяца, сезона, ряда лет.

Асимптотические функции описывают рост, при котором длина или масса тела по мере увеличения возраста «как бы» бесконечно приближается к некоторому пределу (асимптоте). Наиболее часто для описания ограниченного увеличения среднего размера или массы тела у популяции рыб используется асимптотическая функция Берталанффи (реже, Гомпертса, логиста и некоторые другие). Однако, размер или масса может по достижении какого-нибудь возраста стабилизироваться в некоторых границах, а не продолжать «приближаться к некоторому пределу». Ограниченный рост конкретной особи характерен для теплокровных животных, включая человека, а также отмечен у ряда исследованных гидробионтов (рис. 13). У многих животных типичным явлением бывает некоторое уменьшение не только популяционного, но и индивидуального размера и массы тела на старости лет. Такой тип роста в онтогенезе отображается весьма сложными эмпирическими формулами (Зотин, 2006).

У некоторых рыб, хотя таких примеров немного, остановка роста длины тела при достижении некоторого возраста не вызывает сомнений (см. рис. 8, 14, 15): желтохвостый морской окунь, красный горбыль, лагунные речные камбалы Северного моря, самцы морской камбалы Северного моря, самцы японской палтусовидной камбалы, сельдеобразые – тарпон, албула, плоская сардинелла,

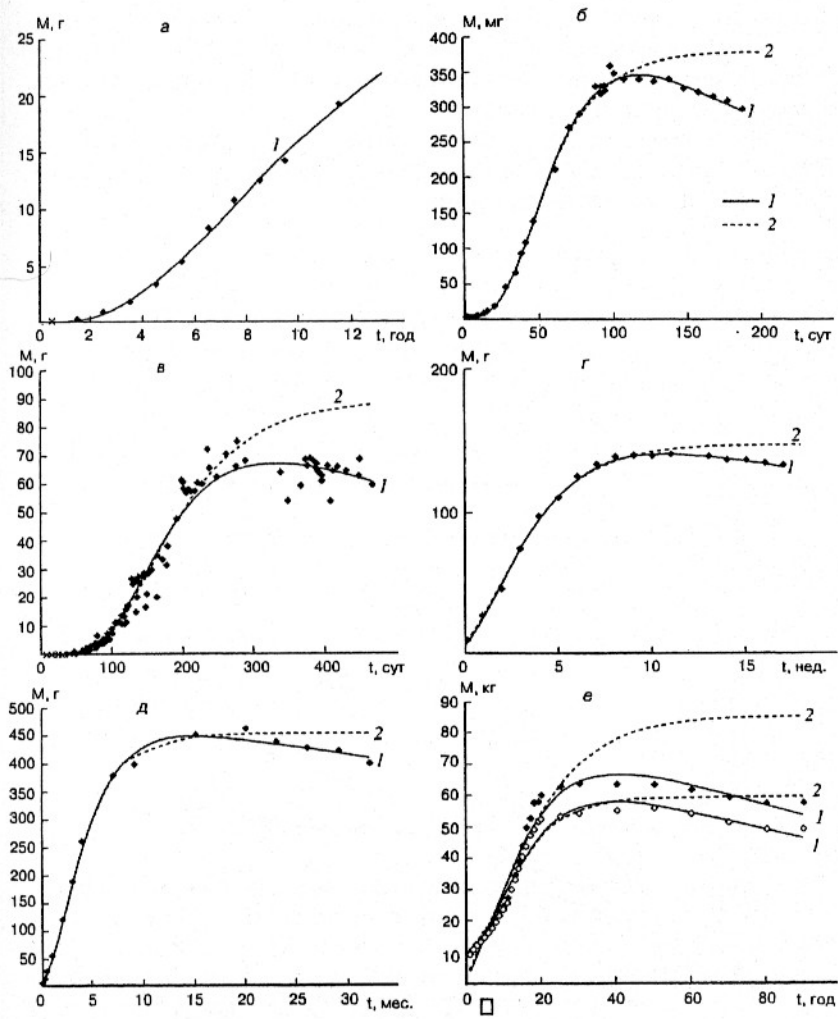


Рис. 13. Рост массы тела различных животных в течение жизни:
 а – мидия, б – *Achera domestica*, в – аксолотль, г – *Coturnus coturnus*,
 д – крыса, е – человек (мужчины и женщины).
 1 – более адекватная аппроксимация; 2 – аппроксимация асимптотической
 функцией Берталанффи

аквариальные живородки и некоторые другие. У этих видов, начиная с некоторого возраста, средняя длина или масса тела перестает увеличиваться и средние размерные характеристики особей популяции до предельных возрастов остаются довольно постоянными (табл. 13). При этом следует иметь в виду, что при репродуктивном возрасте наблюдается «репродуктивный прирост» – наращивание и вымет половых продуктов.

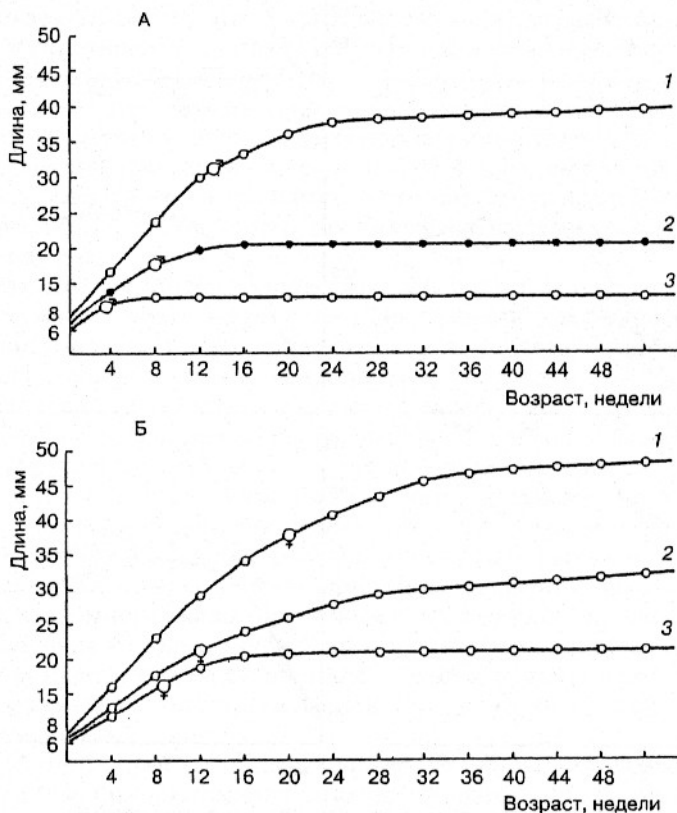


Рис. 14. Рост длины тела самцов (А) и самок (Б) пецилид в момент созревания: 1 – меченосец, 2 – гуппи, 3 – формоза (Комфорт, 1967; цит. по Яржомбек, 2007)

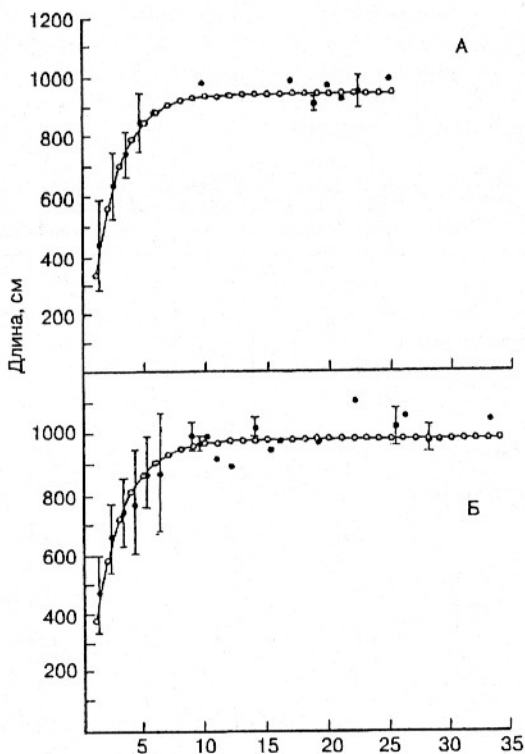


Рис. 15. Рост длины тела красного горбыля в Мексиканском заливе (А) и в океане (Б) (Murphy & Taylor, 1990; цит. по Яржомбек, 2006)

Асимптотические функции в этом случае, строго говоря, не отражают сути процесса индивидуального и популяционного роста, но в большинстве случаев удовлетворительно описывают собранный в природе материал по изменению среднего размера рыб по мере увеличения возраста.

Используемые для описания ограниченного роста асимптотические функции введены в широкую практику Л. фон Берталанффи (von Bertalanffy, 1938; цит. по Риккер, 1983) и Б. Гомпертцом (Gompertz, 1825; цит. по Риккер, 1983) и названы их именами. Формула Берталанффи предполагает, что рост длины тела начинается

как линейная функция возраста с постоянным экспоненциальным замедлением по мере приближения к некоторому пределу (асимптоте). Формула Гомпертса предполагает, что рост начинается как экспоненциальный, но также экспоненциально замедляется по мере приближения к некоторому пределу.

Таблица 13. Достижение предельных размеров у некоторых рыб

Вид	Предел роста, см	Возраст предела роста, лет
Арапайма	220	8
Тарпон, самки	150	25–30
Американский хвостокол, самцы	149	10
Красный горбыль	95	11
Скат <i>Raja miraletus</i>	65	15
Морская камбала, самки	39	15–20
Желтохвостый морской окунь		
самцы	52	25
самки	48	22
Камбала речная, лагунная	22 см	2–5 лет
Сардинелла плоская	25 см	45–50 мес.
Меченосец		
самцы	50 мм	44 недели
самки	40 мм	28 недель

Асимптотическая (с пределом) функция Берталанффи используется исключительно для описания линейного роста рыб:

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(T-T_0)}],$$

где L_{∞} – максимальная возможная средняя длина тела в изучаемой популяции; T – возраст, обычно в годах; T_0 – гипотетический возраст, при котором «виртуальная» длина тела имеет нулевое значение – может принимать при расчетах отрицательное, нулевое или положительное значение. Коэффициент k (его размерность часто обозначают 1/год) сам по себе не имеет легко понятного биологического смысла. Понятный смысл появляется при его использовании в выражении $1 - e^{-kT}$. Это выражение обозначает долю макси-

мально возможной средней длины, достигнутой к возрасту T и имеет размерность от нуля до единицы. При $T = 1$ (возраст = 1 год) это выражение означает какой части максимального размера достигает рыба в возрасте 1 год и т. д.

При $k = 0,01$ выражение $1 - e^{-kT}$ принимает значение близкое к 0,01, т. е. рыба растет очень медленно и в первый год достигает всего 1/100 максимальной длины. При увеличении коэффициента k значение выражения также увеличивается (криволинейно, отставая от увеличения k) (табл. 14).

Таблица 14. Значения коэффициента k , встречающиеся при описании роста рыб и соответствующие им значения выражения $1 - e^{-tk}$ (при $t = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 20, 30$ лет)

k	0,05	0,1	0,5	1	2	3	4
$1 - e^{-1k}$	0,049	0,096	0,393	0,632	0,865	0,950	0,982
$1 - e^{-2k}$	0,095	0,181	0,632	0,865	0,981	0,997	0,999
$1 - e^{-3k}$	0,140	0,259	0,777	0,950	0,997	0,999	
$1 - e^{-4k}$	0,181	0,330	0,865	0,981	0,999		
$1 - e^{-5k}$	0,221	0,393	0,918	0,993	0,999		
$1 - e^{-6k}$	0,259	0,451	0,950	0,997	0,999		
$1 - e^{-8k}$	0,330	0,493	0,982	0,999			
$1 - e^{-10k}$	0,393	0,632	0,993	0,999			
$1 - e^{-20k}$	0,621	0,865	0,999				
$1 - e^{-30k}$	0,777	0,950	0,999				

При $k \geq 3$ максимальный размер достигается уже на первом году жизни. При $k = 2$ в первый год размер составляет 0,865 от максимального, а дальнейшие расчеты показывают, что размер приближается к максимальному на 2–3-м году жизни, при $k = 1$ – на пятом году, при $k = 0,2$ – на 10-м году и т.д.

Формуле Берталанффи можно придать более понятный смысл, если принять, что выражение $e^{-k} = X$ есть величина постоянная. Она меньше единицы и означает, что каждый год скорость роста умень-

шается некоторым постоянным образом $1 - e^{-kT} = 1 - X^T$. Значения параметра X нелинейно зависят от величины k :

$$k = 0,05; X = 0,951$$

$$k = 0,1; X = 0,905$$

$$k = 0,5; X = 0,607$$

$$k = 1; X = 0,368$$

$$k = 2; X = 0,135$$

$$k = 3; X = 0,05.$$

Именно к параметру $e^{-k} = X$, а не к коэффициенту k больше подходит размерность «год⁻¹». Кроме того, следует понимать, что согласно формуле Берталанффи максимальная длина или масса тела (L_{∞} , M_{∞}) есть величина как бы генетически предопределенная еще до рождения, при образовании зиготы. В какой мере это верно – пока неясно.

При $T = 0$ (при рождении, выклеве) выражение $1 - e^{-kT} = 1 - X^T$ превращается в 0. То есть, если величина T не имеет какой-либо поправки, принимается, что рост начинается с несущественной величины (с нуля). Поправкой призвана служить величина T_0 . Смысл этой величины в том, чтобы кривая роста пересекала вертикальную ось координат в области значения размера рыбы при нулевом возрасте (рождении, выклеве). При эмпирическом решении уравнения регрессии T_0 принимает различные значения. Она в принципе должна иметь у икротечущих рыб очень маленькую отрицательную величину (от $-0,003$ до $-0,3$ года), длительность эмбрионального периода от 1,2 до 120 сут. У мелких тепловодных рыб эмбриональное развитие длится от нескольких часов до нескольких дней, у лососей в холодной воде – несколько месяцев (0,1–0,5 года). У хрящевых рыб (акул, скатов, химер) эмбрион развивается из огромного, как у птиц желтка, малек рождается или вылупляется из яичевой капсулы длиной от нескольких см до десятков см, эмбриональный период длится от нескольких месяцев до года и даже несколько больше. Поэтому, реальная величина T_0 у хрящевых рыб должна иметь значение порядка 1 (один год). Приводимые в научных статьях величины T_0 бывают всякими: положительными (это означает, что личинка при выклеве имеет «отрицательную длину»), с большими отрицательными значениями, например минус 3 года, а то и минус 6 лет (в этом случае размер личинки при рождении принимает нелепые величины, например 10 см для десятиперой ставриды

Caranx rhonchus, меч-рыбы, желтоперого морского окуня (Maxim & Stacu, 1976; Radke & Harley, 1983; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004; Kimura et al., 1979; цит. по Яржомбек, 2006), у которых длина личинок на самом деле имеет размер несколько мм. Эти нелепости усложняют расчеты и мало кто этим занимается. По формуле обычно аппроксимируют рост рыбы от малькового (годовалого) до предельного в уловах возраста. При наличии четырех переменных (M_{∞} , k , T , T_0) отображаться могут отрезки практически любых линий – почти прямолинейные, параболические (с показателем степени меньше 1), асимптотические. У хрящевых (химер, рыб-пил, скатов, акул) расчетные длины тела при $T=0$ (при рождении) нередко бывают близки к наблюдаемым в природе величинам при рождении или вылуплении, но встречаются и случаи несовпадения с расчетами «по Берталанффи» (табл. 15).

Таблица 15. Наблюдаемые и расчетные длины тела (см) новорожденных хрящевых (Kailliet & Goldman, 2004; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2008)

Объект	Длина при рождении, см (фактическое измерение)	Длина при возрасте T_0 , см (по формуле Берталанффи)
Капский калоринх (химера)	20	3,4–2,6
Северная химера	10	12,2
Пила-рыба малозубая	23	14–35
Скат <i>Rhinobatus productus</i>	23	14–35
Скат <i>Torpedo mucosa</i>	11,3	14
Скат <i>Torpedo personalis</i>	12,5	12
Скат <i>Raja rhina</i>	25	5,5
Акула морской ангел	25	–
Катран Митсукури	21–25	30
Акула <i>Carcharhinus cautus</i>	35	42–49
Равнозубая акула	35	58–63
Белая акула	79–89	70
Кошачья акула	9–11	10–16

При формальном подходе к расчету параметра T_0 для костистых рыб на основании данных по рыбам «промыслового» размера получаются различные величины как положительные, так и отрицательные, от близких к нулю, до нескольких единиц (лет). Это означает, что эмбриональный период длился несколько лет, или что рыба была икринкой спустя некоторый срок после своего появления «на свет Божий» или не имела заметного срока эмбриогенеза (табл. 16).

Таблица 16. Значения параметра T_0 по формуле Бераланфи для некоторых рыб (цит. по сводкам Богданов и Яржомбек, 2002, 2004; Ведищева и Яржомбек, 2007; Яржомбек, 2005, 2006)

Виды рыб	T_0 , годы	Автор
Кефаль-белянка	-3,56	Anguire et al., 1999
Золотистый окунь	-3,41	Saborina-Rei, 2004
Стрелозубый палтус	-2,59	Bakkala et al., 198
Желтохвост	-1,9	Smith & Mekjimu, 1960
Сардинелла мадейрская	-0,3131	Krzepowski, 1982
Зимняя камбала	-0,05	Baron, 1985
Лутиан <i>Lutianus griseus</i>	0	Fischer et al., 2005
Морской карась <i>Pagrus pagrus</i>	0	Manooch, Huntsman, 1977
Сабля-рыба	+0,374	Kwok & Ni, 2000
Каранкс	+1,73	Гарсия, Решетников, 1985

Легко понять, что неприемлемо большие отрицательные значения T_0 показывают, что рост в начале жизни был значительно быстрее, чем это следует из «генерального» хода вычисленной кривой увеличения размера с возрастом у рыб в уловах. Положительные величины T_0 означают, что в раннем периоде постнатального развития рыба растет медленнее, чем это следует из общей формулы. При $T_0 = 0$ рыба при выклеве как бы не имеет размера, точнее ее размер несущественный и рост в ранний период происходил приблизительно с такой же скоростью, как в промысловом возрасте.

С. Гриффитс с сотрудниками (Griffits et al., 2010) выразили рост тунца в виде асимптотических формул Гомпертса, Берталанффи, Шнута-Ричардса и логисты, благо значительный разброс данных и отсутствие сведений о раннем периоде жизни позволяли различные аппроксимации. Все линии, кроме сложной формулы Шнута-Ричардса, давали неправдоподобные значения при «нулевом возрасте» (выклеве) порядка 20–30 см. Линия Шнута-Ричардса исходила из начала координат, что тоже в принципе неверно, но не столь нелепо.

Попытка использовать формулу Берталанффи так, чтобы линия роста проходила через правдоподобную величину длины личинки при выклеве, была предпринята Е. Лопез-Вейга (Lopez-Veiga, 1979). Он предложил рассчитывать коэффициенты формулы, исходя из трех средних величин длины тела – при возрасте 0 лет, 2 года и для максимального возраста в улове, решая систему из трех уравнений для получения трех параметров формулы Берталанффи. При расчете для сельдевых с коротким жизненным циклом, принимая длину личинки при выклеве 4 мм, он получил параметр T_0 в области правдоподобных величин 0,02–0,06 года (табл. 17). Однако, в этом случае кривая линейного роста в области ранних мальковых возрастов (сеголетка, годовик) проходит ниже наблюдаемых средних величин размеров тела. Автор нашел этому объяснение в том, что в результате дифференциальной уловистости рыболовных снастей в уловах рыб ранних возрастов преобладают наиболее крупные экземпляры, а мелкие не попадают в улов и анализ. Но этот искусственный прием все-таки искажает ход «общего тренда». Можно полагать, что рост молодежи на ранних этапах развития происходит по иной закономерности нежели рост у рыб промыслового размера – быстрее, чем следует из зависимости для рыб промыслового размера и половозрелых. Возможно, это еще одно указание на понижение потенциальной способности роста при приближении полового созревания. Можно видеть также, что показатель снижения скорости роста k (при расчете Лопез-Вейга) значительно увеличивается; а максимальный средний достижимый размер изменяется слабо.

Следует также иметь в виду двусмысленность параметра T_0 в том отношении, что может иметься в виду пересечение абсциссы линией тренда и при начале постэмбрионального развития (выклеве, рождении), и при возрасте сеголетки (неполный год), обозначенном

как 0 лет. Эти величины различаются в десятки тысяч раз – от долей миллиграммов при выклеве до нескольких граммов в первое лето жизни. Эта оговорка касается всех используемых формул роста.

Таблица 17. Коэффициенты для формулы линейного роста некоторых сельдеобразных рыб, вычисленные стандартным методом (перед чертой) и с применением приема Лопез-Вейга (за чертой)

Виды рыб	k	L_{∞}	T_0
<i>Engraulis mordax</i>	0,299 / 0,49	165,52 / 158,19	-1,7144 / -0,05
<i>Sardinops melanosticta</i>	0,81 / 1,15	224 / 222,10	-0,58 / -0,02
<i>Sardinops ocellata</i>	0,2247 / 0,42	306 / 271,5	-1,505 / -0,04
<i>Sardinella jessieu</i>	0,83 / 1,13	160 / 158,30	-0,64 / -0,02
<i>Sardina pilchardus</i>	0,3065 / 0,53	207 / 190,07	-1,54 / -0,04
<i>Sardina pilchardus</i>	0,286 / 0,58	223,8 / 208,35	-2,154 / -0,03
<i>Sprattus sprattus</i>	0,53 / 0,43	164,3 / 168,5	+0,4 / -0,06
<i>Sprattus sprattus</i>	0,46 / 0,49	140 / 134,12	-0,2 / 0,06
<i>Sprattus sprattus</i>	0,37 / 0,60	179,8 / 172,95	-1,46 / -0,04

Это следует иметь в виду, рассматривая литературные данные. Тем не менее, по величине коэффициента k можно судить в первом приближении о скорости достижения рыбой дефинитивного размера, сравнивать рыб разных видов. Большие значения k характеризуют рыб, быстро достигающих максимального размера. Это крупные быстро растущие рыбы (тропическая корифена) или мелкие рыбы с коротким жизненным циклом (карпозубые-живородки, рыба-лапша, тропические бычки, миктофиды, кильки). Малые значения k указывают на медленное достижение дефинитивного размера (табл. 18).

От величины параметра T_0 ход кривой роста по формуле Берта-ланффи зависит так сильно, что расчетная длина рыб может увеличиваться быстрее у рыб с меньшими показателями k, например акула-мако достигает к 20 годам длины тела 2,5 м при $k = 0,05$, а длиннорылая акула в том же возрасте при $k=0,16$ только 1 м. При формальном подходе к использованию асимптотической формулы

Берталанффи предельные расчетные размеры (L_{∞}) нередко достигают таких значений, до которых данный вид никогда не доживает и не вырастает в длину.

Таблица 18. Величина параметра k функции Берталанффи у рыб с разной скоростью роста (T_{\max} – максимальный известный возраст)

Рыба	Район	L_{∞} , см	T_{\max} , годы	k
Корифена	о. Барбадос	127	8	3,490
Анчоус капский	Ю. Африка	21	3	1,585
Килька танганьикская	Африка	10,4	1	1,560
Камбала Читтендена	Мексиканский залив	33	5	0,780
Морской язык пятнистый	Филипины	24	6	0,650
Камбала-тюрбо	Балтика	54	14	0,269
Малорот Китахары	Воды Китая	36	6	0,140
Карп	Сев. Кавказ	88	30	0,130
Грязный ерш	Берингово море	52	23	0,086
Черный палтус	Тихий океан	159	23	0,050

Следует отметить, что исследователи в начале и середине XX в. (Putter, 1920; Brody, 1934; von Bertalanffy, 1957; цит. по Риккер, 1983) пытались объяснить первопричину асимптотического характера индивидуального роста рыб некими физиологическими явлениями – соотношением анаболизма и катаболизма, роста поверхности и массы организма. И в наше время существуют последователи этих представлений (Резников и др., 1978, Алимов, Казанцева, 2004), хотя сегодня эти представления выглядят наивно. Возможные, но не обязательно реализуемые пределы роста организма, его характер и длительность жизни определяются некой генетической программой, характерной для вида. Число дроблений недифференцированных (стволовых) клеток некоторых соматических тканей и размер клеток определяют конечный размер организма. Темп, с которым происходит осуществление запрограммированного числа дроблений, определяет потенциальную длительность жизни кле-

точного клона, а стало быть и самого организма. Якобы какое-то отношение к длительности жизни имеет число «теломер», особых повторяющихся структур в генетическом аппарате, число которых уменьшается при каждом дроблении. Увеличение организма в онтогенезе (от первичного бластомера до взрослого организма) в миллионы раз должно происходить в результате нескольких десятков митозов (дроблений на двое) – 2^{20} приблизительно равно миллиону. Истощение ресурса дроблений – это прекращение обновления клеток организма, их постепенное отмирание, старость и в конечном итоге – смерть. Однако у ряда рыб и гидробионтов наблюдается завершение жизни и в расцвете жизненных сил – после первого и единственного нереста кальмаров, ряда лососевых, угрей, миног и других видов с однократным в течение жизни нерестом.

Следует оговориться, что дробление на самых ранних стадиях эмбриогенеза происходит с уменьшением размеров бластомеров (отрицательный показатель гипертрофии). Сначала «зародышевый бугорок» делится на два крупных бластомера, потом на четыре, восемь и т.д. вплоть до «мелкоклеточной бластулы». Гипертрофия клеток (увеличение размеров) регистрируется, начиная с личиночного периода, но несомненно происходит и на стадиях органогенеза в ходе эмбрионального периода (при питании желтком). И.И. Шмальгаузен, изучая рост куриного эмбриона, полагал, что рост организма следует исчислять, начиная с момента дифференцирования органов.

Как и прочие асимптотические зависимости, формула Берта-ланффи – не более чем математическая аппроксимация совокупности числовых величин, если рассматривается не индивидуальный рост, а данные о средних показателях для исследуемой популяции. Об этом писали многие авторы и обзор этих соображений в свое время сделал М.В. Мина (1973). Примеры становления «кривой роста» более пологой по сравнению с линиями индивидуально-го роста приводит У. Риккер (1983). Как правило, при рассмотрении размерно-возрастного ряда популяции рыб выясняется, что экзemplяры, растущие быстрее, имеют более короткую длительность жизни, а более медленно – живут дольше и достигают к концу жизни таких же или даже больших размеров. Это дает основания сомневаться в некоторых случаях относительно асимптотического роста индивидуумов. Следует подчеркнуть, что редко встречаются виды, у которых разброс индивидуальных значений размера и мас-

сы при одинаковом возрасте невелик и «общий тренд» роста для популяции адекватно отражает характер индивидуального роста.

В ряде случаев применение громоздкой формулы Берталанффи не оправдано. Длина тела пропорциональна кубическому корню массы тела. Рост длины тела от года к году в популяции практически всегда имеет вид «сгорбленной» линии с уменьшающимся наклоном, которую легко принять за выражение асимптотической функции. Для проверки этой гипотезы следует данные представить в логарифмических координатах. Во многих случаях кривая линия в логарифмических координатах выпрямляется. Это значит, что зависимость может быть выражена более простой – степенной функцией с показателем степени меньше единицы. Есть и другие формулы, аппроксимирующие асимптотический рост, – формулы Гомпертса, Пюттера, Форда, Волфорда, Джонсона, Ричардса, Силлимана, логистические функции, степенные многочлены. Эти функции не менее сложны и не более осмысленны с биологической точки зрения. Предпочтение ихтиологами формулы Берталанффи, описывающей зависимость длины тела рыб в популяции от возраста в годах, дает возможность сравнивать полученные данные о росте рыб по величинам коэффициентов и констант.

Если говорить об увеличении средней массы тела рыбы в популяции от года к году, то в ранний, ювенальный период жизни, а в ряде случаев и в течение всей жизни подобен параболе (спрямляется при логарифмировании) и хорошо аппроксимируется степенной зависимостью со степенью от единицы до трех.

Формула Берталанффи иногда используется и для выражения весового роста. В этом случае масса тела выражается через длину тела $M = aL^b$. Тогда формула принимает еще более громоздкий вид, а линия тренда становится S-образной, асимптотической (рис. 16). Например, для овцеглава (*Sparidae*):

$$M_T = a \{L_\infty [1 - e^{-k(T-T_0)}]\}^b, M_T = 2731 \{1 - e^{-0,25(t-0,53)}\}^{2,89}$$

Для самок японской палтусовидной камбалы (*Itaya, Takashima, Mitsuhashi, 2009*) выведена формула

$$M_T = 1936 \{1 - e^{-0,11(t+0,86)}\}^3$$

Здесь следует заметить, что масса тела камбалы колебалась в очень широких пределах – в возрасте 14 лет от 250 до 1500 г. Это позволяло использовать для аппроксимации большой выбор функций. Представляется, что формула Берталанффи в данном случае

не являлась лучшим вариантом – асимптота массы тела равнялась 1936 г, в то время как самые большие массы тела не превышали 1500 г, средняя масса тела для наиболее великовозрастных особей была порядка 750 г и зависимость в области исследованных возрастов больше напоминала степенную, например, $M_t = 12,2T^{1,6}$.

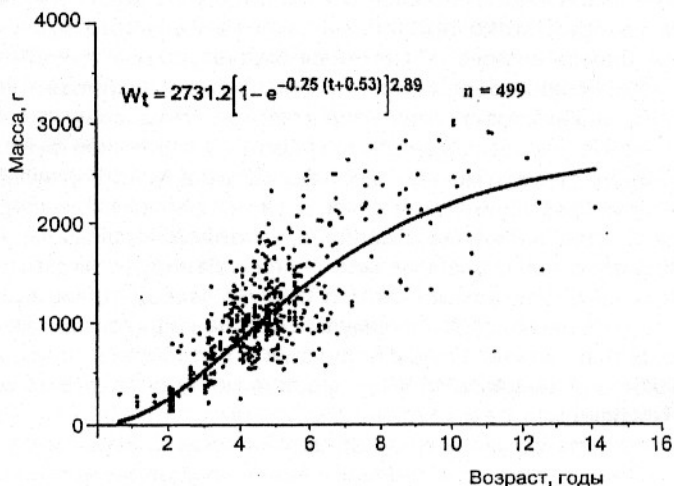


Рис. 16. Весовой рост овцеглава
(Dutra-Gianelli & Marie, 2001; цит. по Яржомбек, 2006)

Если при аппроксимации роста применяется асимптотическая зависимость роста в длину, а затем через степенную зависимость массы от длины выражается весовой рост, то и весовой рост естественным образом оказывается ограниченным некоторой асимптотой вне зависимости от того, как это происходит на самом деле. Часто наиболее великовозрастные рыбы популяции оказываются наиболее крупными (за пределами асимптоты):

японская камбала Уссурийского залива – 8 лет – 464 г, 9 лет – 626 г;

тихоокеанский черный палтус – 9 лет – 6450 г, 10 лет – 9000 г;

обыкновенная ставрида р-на Лас Палмас – 4 года – 131 г, 5 лет – 322 г.

Но в некоторых случаях наиболее старые особи в уловах оказываются не самыми крупными и по средним значениям мельче более молодых:

тупорылый осетр – 12 лет – 77,5 см, 3090 г, 13 лет – 65 см, 1940 г;
гибрид шип-севрюга – 17 лет – 172 см, 23,4 кг, 18 лет – 151 см, 17 кг;

угорь Ньюфаундленда – 17 лет – 1517 г, 18 лет – 1413 г;

сибирский чукучан – 7 лет – 505 г, 8 лет – 423 г;

серебряный карась оз. Болонь – 6 лет – 33 см, 7 лет – 28,4 см.

Возможно, это связано с постепенной элиминацией с возрастом более крупных или более мелких рыб. Общим правилом для рыб является более быстрое наступление половозрелости и более короткая жизнь у более быстро растущих особей.

Весовой рост (увеличение средней массы тела в популяции) от года к году у многих животных выражается в виде S-образной асимптотической линии. Эта линия может быть подразделена на отрезки, по которым растут разные виды рыб на разных этапах жизненного цикла.

После периода выраженного логарифмического (экспоненциального), а затем роста с зависимостью от возраста в степени более единицы, дальнейший весовой рост нередко приближается по виду к арифметической прогрессии (прямая линия). Рост рыб старших возрастных групп еще более замедляется, что и придает линии «общего тренда» S-образность и подобие асимптотической функции. Далее, рост может прекратиться.

Есть примеры видов рыб, которые проходят все стадии **асимптотического** роста, а затем длительное время до предельных известных возрастов не увеличиваются в размерах. Они худеют зимой и нагуливаются летом, выметывают половые продукты и снова их наращивают. Их рост в это время имеет характер регенерации периодических потерь.

Почему не все виды рыб демонстрируют рост по асимптотическому правилу – неясно. Если их жизненный цикл генетически предопределен, то почему они продолжают расти вплоть до предельных известных возрастов? Если они не стареют, то почему они умирают? Можно предполагать, что рост и длительность жизни определяются отдельными не связанными генетическими программами. Так полагает в частности академик В.П. Скулачев.

Особый случай предела роста – однократно нерестующие даль-

невосточные лососи, угри, миноги, саланксы и др. Они интенсивно растут вплоть до первого и единственного в жизни полового созревания и нереста. Но многие виды, растущие всю жизнь нерестятся многократно. Может быть их просто становится все меньше и меньше в результате естественной и промысловой смертности и к некоторому возрасту их просто не остается согласно статистике? Но и численность когорт (особей одного года рождения) рыб, растущих по асимптотическому правилу, тоже с возрастом уменьшается. Может быть старые рыбы живут в иных местах и не попадают в уловы?

Широко используемая формула роста Берталанффи выведена из соображений о соотношении ассимиляции и диссимиляции при индивидуальном развитии организма. Он вслед за Пюттером полагал, что рост прекращается из-за того, что ассимиляция внешнего вещества, пропорциональная массе тела в степени $2/3$ (удельной поверхности), по мере роста становится равной диссимиляции пропорциональной массе тела и накопление вещества становится равным потерям (и поэтому рост прекращается). Иными словами, рост массы тела начинается как кубическая функция возраста, но наклон линии постепенно уменьшается по мере приближения к некоторому пределу. Получилась довольно удобная формула для интерпретации асимптотического роста средней длины тела для популяции (хотя задача была поставлена для решения вопроса о росте массы тела индивидуумов). Отношение к асимптотическим формулам их критиков следуют из названия статей: «Asymptotic growth: an exempl of nonsens disguised as mathematics» (Knight, 1968), «Das asymptotische Wachstum der Fische ein Nonsens» (Kruger, 1969). Однако, несмотря на возможные ошибки, связанные с усреднением несовместимых данных, в ряде случаев популяционный рост, а возможно и индивидуальный рост рыб может иметь асимптотический характер – некоторые рыбы продолжают жить после достижения дефинитивного размера, как это имеет место у млекопитающих, птиц, насекомых, некоторых моллюсков. А.А. Зотин (2009), выращивая моллюсков-прудовиков в отдельных емкостях, обнаружил у всех асимптотический рост, описываемый формулой Берталанффи несмотря на то, что индивидуумы дорастали до существенно разных размеров.

Если анализируется выборка рыб, собранная одновременно, каждый годовой класс имеет как бы одинаковый возраст (это тоже

условно, так как рыбы родились не в один день), то для каждого возраста можно получить распределение данных, вычислить среднюю ошибку, ее средне-квадратичное отклонение, моду и т.д. В этом случае возможно анализировать плавную линию роста средних или модальных значений от года к году. Однако следует помнить, что каждый годовой класс включает в себя как быстро растущих индивидов, которые раньше пропадут из общего распределения, так и более медленно растущих, которые окажутся более долго живущими.

Подавляющее число алгебраических интерпретаций весового роста (увеличения массы как функции возраста) у большинства авторов основывается на реконструкции массы тела по длине через зависимость массы от длины

$$M = m L^n,$$

где m – коэффициент близкий к величине коэффициента упитанности; n – показатель степени близкий к 3 (несколько больше 3, если коэффициент упитанности постепенно увеличивается с возрастом или несколько меньше трех, если «коэффициент формы», т.е. упитанность, с возрастом понижается). Если бы коэффициент упитанности всю жизнь был одинаковым, степень всегда была бы равна точно 3.

Подставляя в формуле Берталанффи вместо длины соответствующее выражение массы через длину получают, естественно, также асимптотическую, но уже S-образную кривую. Примеры формул асимптотического роста массы тела рыб, как производные формул линейного роста, представляют собой довольно искусственное выражение. Если весовой рост вычисляется на основании асимптотической функции роста длины (как величина приблизительно пропорциональная кубу длины), то и весовой рост получится асимптотическим вне зависимости от того каков он на самом деле.

Весовой рост путассу из вод Исландии (Kompowski, 1978 цит. по Яржомбек, 1998):

$$M_T = 0,0007295 \{ 34,93 [1 - e^{-0,2362(T - 1,581)}] \}^{3,54}$$

– максимальная масса тела порядка 212 г.

Весовой рост путассу Северного моря:

$$M_T = 0,00962 \{ 44,46 [1 - e^{-0,1374(T - 2,9538)}] \}^{2,86}$$

– максимальная масса тела порядка 500 г.

Весовой рост морского карася (*r*) *Archisargus probatocephalus* (Dutra-Gianelli, Marie, 2001, цит. по Яржомбек, 2006):

$$M_T = 2731,2 \{1 - e^{-0,25(t+0,53)}\}^{2,89}$$

– максимальная *расчетная* средняя масса тела 2731 г.

Подобные формулы выведены для ряда других рыб – желтополосой камбалы, японской камбалы (Chen et al. 1992, цит. по Яржомбек, 2005), рогатой камбалы (Inoko, 1982; цит. по Яржомбек, 2005), золотистой сардинеллы и мадейской сардинеллы (Krzeptowski, 1982; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002).

Формула Гомпертса представляет рост, как геометрическую прогрессию, но с постоянным замедлением роста также в геометрической прогрессии по мере приближения к некоторой асимптоте. Эта «трехэтажная» формула содержит вообще те же элементы, что и формула Берталанффи

$$M_T = M_{\infty} e^{-e^{-k(T-T_0)}}$$

Формула Гомпертса ведет к асимптотической S-образной линии. Скорость достижения максимального значения размера или массы, согласно формуле Гомпертса, зависит от величины коэффициента *k*. Ниже приведены возрасты (*T*), при которых функция достигает 99% максимального значения при разных мыслимых значениях коэффициента *k* (при игнорировании величины *T*₀):

$$k = 0,1 - 50 \text{ лет}$$

$$k = 0,2 - 20 \text{ лет}$$

$$k = 0,4 - 10 \text{ лет}$$

$$k = 0,8 - 5 \text{ лет}$$

$$k = 5 - 1 \text{ год}$$

Используется также вариант двойной экспоненты (формула Лейрд-Гомпертса), где отсчет роста *как бы* начинается с размера сеголетки $L_T = L_0 \exp C(1 - e^{aT})$. В этом случае величина асимптоты имеет вычисленное значение. Эта формула довольно широко используется для описания роста длины тела рыб (Кузнецова, 1993, 1996; Neja, 1990; Krzykawski, 1991, 1993; цит. по Яржомбек, 2001, 2005).

Для выражения роста используются различные варианты логистической (также асимптотической) функции. Логистическая зависимость $L_T = L_{\infty} / (1 + 10^{a-bT})$ используется в случае описания роста в течение сезона (с прекращением роста к зиме) и для описания асимптотического роста в течение онтогенеза. П.А. Балыкин и

А.А. Бонк (1987) описали рост минтая на первом году жизни формулой $L_T = 119/1 + 10^{1,336 - 0,242T}$. Из нее следует, что личинки минтая, имея длину 5,4 мм, за год вырастали до 119 мм. Возраст выражался в месяцах.

Анализ логистической зависимости применительно к росту рыбы в течение онтогенеза показывает, что выражение $1 + 10^a$ – это кратность увеличения размера или массы от возраста сеголетки до «асимптоты» (максимального размера). Разность $a - b$ показывает как долго достигается асимптота: при разности равной 3 – 99 % максимального размера достигается через год (рыбы с очень коротким жизненным циклом), при разнице равной 0,5 – к 6 годам, 0,3 – к 10 годам, 0,2 – к 15 годам (обычные промысловые рыбы), при 0,15 – к 20 годам, при 0,1 – к 30 годам (рыбы с очень большой продолжительностью жизни).

О ФОРМУЛАХ

Приведенные выше материалы показывают, что математические упражнения с данными по росту рыб – увлекательное интеллектуальное занятие, но не это является целью исследований. Для корректного алгебраического представления роста в ходе *всей* жизни требуются как правило очень сложные формулы, которые тем не менее являются эмпирическими, описывают процесс только в упрощенном виде. Для учета всех соображений приходится порой прибегать к логике здравого смысла и догадкам.

Стремление многих исследователей выразить рост в течение всей жизни в виде одной достаточно простой формулы вполне понятно. Критерием удачности выбора формулы аппроксимирующей рост обычно является близость прохождения расчетных значений к точкам средних показателей размера или массы тела по возрастам или соответствие линии расчетной функции совокупности натуральных показателей, которые на графике выглядят как «облако точек». Разброс индивидуальных показателей как правило весьма велик и позволяет применять разные подходы к интерпретации.

Некоторые исследователи выражают собранные данные несколькими способами – на любой вкус. Г.А. Москул (1995, цит. по Ведищеву и Яржомбек, 2007) изобразил весовой рост сазана от года к году и в виде асимптотической функции Берталанффи, и в ви-

де степенной функции, подразумевающей бесконечный неограниченный рост. С. Кржикавский (Krzykawski, 1991; цит. Яржомбек, 2005) с одинаковым успехом выразил линейный рост белокорого палтуса с помощью нескольких разных формул (Берталанффи, Гомпертса, Форда-Валфорда, степенной и в виде степенного многочлена), Е.Н. Кузнецова (1996, цит. По Яржомбек, 2000) выразила рост сига с помощью функций Берталанффи, Гомпертса и логисты – все они вобщем пригодны для описания совокупности данных и ни одна из них не основана на сути процесса.

Как уже было процитировано выше (Шмальгаузен, 1928), ничем не ограничиваемый рост должен происходить с постоянной относительной скоростью – геометрическая прогрессия, экспоненциальная зависимость. Такая скорость роста наблюдается во время эмбрионального и раннего личиночного периода при росте за счет внутренних резервов (желтка). Увеличивающееся при дроблении число клеток удваивается через близкие по величине интервалы. Дальнейший рост, происходящий за счет внешнего питания, начинает испытывать влияние увеличивающегося размера организма и уменьшающейся удельной поверхности активных структур.

Логика, ведущая к формуле Гомпертса, заставляет при выведении формулы роста уменьшать постоянный показатель относительной величины роста по мере приближения к некоторому пределу.

Другой логический ход предполагает рост подобный набуханию за счет ассимиляции элементов внешней среды (воды, газов, пищи). В этом случае, в связи с приростом массы и уменьшением поверхности (масса в степени 2/3), рост должен подчиняться кубической степени возраста ($M_t = aT^3$). Эти соображения и логические построения, являются попытками применения геометрии и энергетики к индивидуальному росту. Перенесение этих соображений на массивы данных, полученных при изучении изменения с возрастом средних размеров и массы тела в популяции, может оказаться неправомерным. Отдельные индивиды популяции различаются днями рождения, возрастными периодами полового созревания, программой потенциальной длительности жизни и разными генетическими задатками потенциальной скорости роста. Совокупности показателей популяционного роста бывают «размыты». Величины массы и размера при одинаковых значениях возраста имеют большие индивидуальные различия, позволяющие применять разные способы ал-

гебраической и графической интерпретации «генерального тренда» популяционного роста.

Теоретически предсказываемая пропорциональность массы тела растущего организма от куба возраста нередко наблюдается при изучении роста молоди рыб в искусственных регулируемых условиях и на некоторых отрезках жизни при стабильных условиях до полового созревания в тропиках. Однако, даже при изучении роста в прудах «под открытым небом», ход температуры в течение «вегетационного периода» (например, с мая по октябрь) оказывает существенное влияние на вид «кривой роста». Кроме влияния увеличивающегося размера на ее конфигурацию оказывает влияние низкая температура в начале лета и понижающаяся температура в конце лета. Поэтому кривая роста за лето обычно имеет вид не монотонно «вздыбленной» гиперболы, а приобретает заметную S-образность (рис. 17).

Далее происходят процессы, связанные с зимним голоданием, и дальнейший рост до полового созревания, когда скорость роста уменьшается еще быстрее. Кроме того, некоторые факты указывают на существование эндогенных сезонных ритмов роста, которые у некоторых видов (Seatner et al., 1996; цит. по Яржомбек, 2000) оказывают влияние на рост даже при выращивании при избыточном кормлении в стабильных условиях температуры и освещенности (см. рис. 35).

В ряде случаев, рост неполовозрелых анадромных рыб (прежде всего, проходных лососевых) после ската в море получает некий гормональный стимул и происходит по иным закономерностям. Проходные лососи при массе тела в несколько килограммов и осетровые при массе в десятки килограммов до полового созревания формально остаются «молодью», а наступающее половое созревание, как показывает ряд примеров, может вести к явному замедлению роста. По мере увеличения размера тела скорость роста замедляется в любом случае. Поэтому можно говорить только о динамике этого замедления. Заметное падение скорости роста при наступлении полового созревания в данных о популяционном росте обнаруживается далеко не всегда, поскольку индивидуумы могут созревать в разном возрасте. Например, среди самок желтоперой камбалы первые зрелые особи начинают появляться в 5-годовалом возрасте, а все особи становятся половозрелыми к 10 годам. Кроме того, самцы созревают обычно на 1–2 года раньше самок.

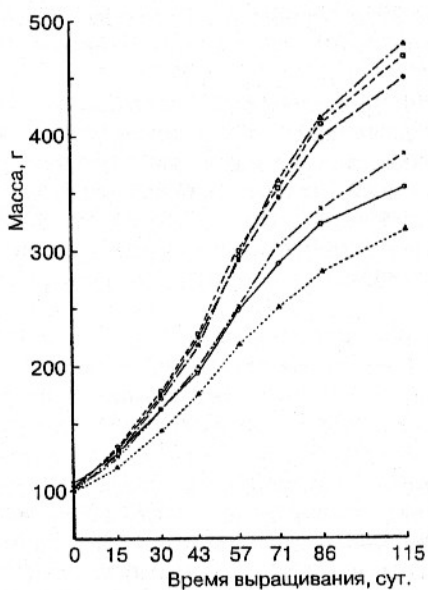
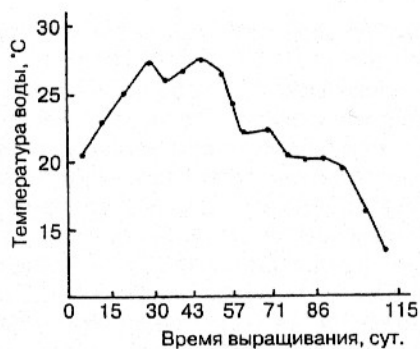


Рис. 17. Средние показатели роста карпа в садках на разных кормах в течение лета (115 сут) и график температуры воды (Ойтае, 1977)

Старческие явления ведут к дальнейшему замедлению роста. При желании все эти нюансы могут быть учтены в формуле «генерального тренда», но формула в таком случае обрастает большим

количеством функций и коэффициентов, не имеющих конкретного биологического смысла.

Весовой рост (массонакопление) в течение жизни рыб с одинаковым успехом (или неуспехом) может рассматриваться как экспоненциальный ($M_T = A X^T$) с уменьшением коэффициента прироста X или коэффициента пропорциональности A , и как рост пропорциональный кубу возраста ($M_T = AT^3$) с понижением коэффициента пропорциональности A , и как степенная функция возраста ($M_T = AT^n$) с переменным, уменьшающимся показателем степени n . Использование общеупотребительных асимптотических формул, претендующих не только на эмпирическое выражение совокупности чисел как степенных многочленов, но на функциональное выражение роста (формулы Берталанффи, Гомпертса, логиста), также предполагает наличие некоторой довольно простой связи размера и возраста в течение всей жизни. Чаще всего это оказывается не так. Поиски единой, не очень сложной формулы для всего онтогенеза, как правило безуспешны. Рыба, являясь высоко организованным существом, живет сложной жизнью. Она претерпевает различные метаморфозы – от эмбриона к личинке, от личинки к ювенальной стадии (малек, неполовозрелая особь), от ювенальной стадии к половозрелой особи, от полового созревания к репродуктивному периоду с регулярным нерестом и, при благоприятном стечении обстоятельств, к «сенильной» стадии. Эта жизненная программа со стадийными переключениями темпа клеточного дробления и роста неким образом запрограммирована в геноме. Кроме того, рост испытывает влияние внешних факторов, таких как сезон, температура, питание и другие. Экспериментальное выращивание рыб в регулируемых, оптимизированных условиях дает материал о потенциальной способности к росту. Материал, собранный в природных условиях, прогнозирует наиболее вероятные показатели размера и массы тела рыб *в уловах* в зависимости от возраста.

Линии трендов роста, изображенные согласно выведенным формулам или проведенные «на глаз», выглядят весьма элегантно. Однако, когда они начертаны на фоне необработанного «облака точек», могут вызывать уныние. Формулы, выведенные для одних и тех же видов рыб разными исследователями на основе разных данных, могут при формальном подходе давать поразительные отличия из-за того, «как лягут точки». В табл. 19 приведены данные обзора С. Механна (Mehanna, 2009) по росту длины средиземномор-

ской султанки. Особенно поражают различия в размерах при «нулевом» возрасте, которые следуют из рассчитанных уравнений Берталанффи – они отличаются более чем в 50 раз.

Таблица 19. Параметры формулы Берталанффи для султанки по расчетам разных авторов

Район	L_{∞} , см	T_0 , годы	K	Длина при «нулевом» возрасте, см
Тунис	19,95	-0,025	0,49	0,24
Египет	31,4	-0,3	0,47	6,3
Испания	34,4	-3,82	0,137	14,0

Масса тела рыб одинакового возраста часто отличается в несколько раз и линия тренда дает слишком общее представление о росте. Кривые линейного роста обычно выглядят более убедительно поскольку точки на графиках лежат более «кучно» так как длина тела пропорциональна кубическому корню массы. При различиях масс в 8 раз длина отличается всего вдвое, при различиях масс вдвое длина тела отличается в 1,26 раза.

Нередко криволинейная, экспоненциальная или степенная функция, с показателем степени более единицы («вздыбленная», вогнутая линия) средних показателей весового роста в раннем возрасте, в более позднем возрасте плавно переходит в линейную. В поздних возрастах линейная функция увеличения средней массы тела у рыб в популяции по мере увеличения возраста постепенно становится более полой, показывая более быстрое замедление роста у стареющей рыбы или вследствие явления большей продолжительности жизни медленно растущих особей. Более правильно было бы искать «всеобъемлющую» для всех возрастов формулу, а представить линию роста, как сопряжение линий разной кривизны и наклона по методам не аналитической, а начертательной геометрии.

ОТРИЦАТЕЛЬНЫЙ РОСТ РЫБ

Отрицательный рост рыб, т.е. уменьшение размеров и массы тела, может встречаться в различных случаях:

1) при ампутациях (откусывании частей тела хищником, отрезании в лабораторных условиях);

2) при нересте – выметывании половых продуктов;

3) при заметном обезвоживании в результате осмотического «вытягивания» воды в гипертонической среде или при стрессовом диурезе;

4) при метаморфозе личинок ряда сельдеобразных, камбал и угрей;

5) при истощении в результате недостаточного питания или голодания;

6) при опорожнении пищеварительного тракта после насыщения.

В качестве курьезных примеров ампутаций можно было бы привести случаи поимки рыб с откушенными хвостами и челюстями.

Вполне ощутимые потери массы при нересте могут наблюдаться у рыб с большой массой гонад (сельдевых, лососевых, карповых, тресковых, осетровых и др). «Волнистость» динамики массы тела в течение жизни в значительной степени обусловлена выметом гонад (эмбрионов у живородящих), что особенно при весеннем нересте отражается на снижении массы в результате зимнего голодания. Потеря массы происходит у производителей рыб в рыбоводных хозяйствах при искусственном взятии икры. Потеря массы в результате вымета половых продуктов у дальневосточных лососей в данном случае малоинтересна, так как этим процессом заканчивается их существование. Оценить возможную потерю массы за счет икрометания и зякуляции можно из сведений о массе гонад на последних стадиях зрелости. Это достаточно объективные сведения для самок рыб с единовременным икрометанием или коротким нерестовым периодом (табл. 20).

У самцов рыб при искусственном размножении в ряде случаев получают несколько порций молок. Во время естественного нереста самцы также могут выпускать порции молок неоднократно и продуцировать половые продукты в течение нерестового периода. У тресковых рыб масса семенников может достигать трети тела, но объем всех зякулятов, по-видимому, может быть еще больше.

Таблица 20. Масса зрелых гонад у рыб (% массы тела)

Виды рыб	Самцы	Самки
Карп	2–9	10–25
Белый толстолоб	0,4–0,5	10–15
Лещ	1,6–6,0	17–26
Судак	0,8–6,0	15–22
Сельдь	3–14	4–25
Кета	3–13	До 29
Форель	До 5	До 20
Треска	До 30	До 30
Минтай	–	8
Осетровые	5	20

Масса семенников у сельди порядка 10 %, но сумма выделяемой спермы, по-видимому, больше. На нерестилищах дальневосточной сельди квадратные километры акватории бывают мутными от спермы. У самцов радужной форели за 40 дней нерестового периода рыбоводы получают до 20 зякулятов общим объемом 80 мл. Если принять среднюю массу производителя за 500 г, это составит примерно 16 %. У крупных карпов (3 кг) можно получить за один прием 25 мл спермы, у осетровых весом 10–20 кг – до 1 л (5–10%).

Ряд видов рыб имеет растянутый на месяц и более нерестовый сезон с небольшим разовым выметом половых продуктов. В этом случае для оценки генеративной продукции требуются некоторые расчеты. Г.Е. Шульман и С.Ю. Урденко (1984) на черноморских рыбах показали, что «генеративная продукция» (выметанные половые продукты) самок составляет у рыб с многопорционным нерестом (хамса, султанка, шпрот, мерланг) 33–49 % общей продукции. При этом летненерестующие рыбы (султанка, хамса), участвуя в нересте, продолжают расти. Поэтому зимняя потеря массы у хамсы и султанки связана исключительно с голоданием. Зимняя потеря массы зимненерестующих шпрота и мерланга представляет собой сумму зимних потерь половых продуктов и «сомы». Весенний нерест океанической сельди следует за зимним голоданием. Стало быть «волнистость» динамики ее массы также связана с двумя формами потерь вещества (рис.18, 19). Корректно разделить эти процессы непросто.

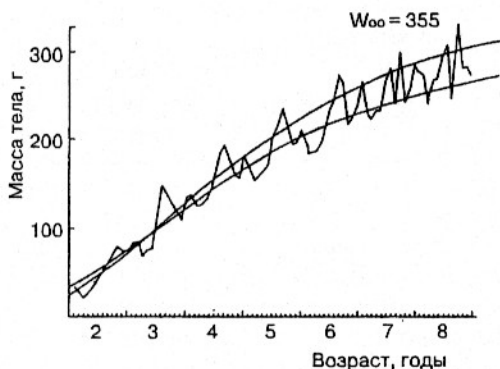


Рис. 18. Месячные колебания средней массы тела сельди банки Джорджес с двумя линиями аппроксимации по Берталанффи – до и после нереста (Antong & Waring, 1980; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

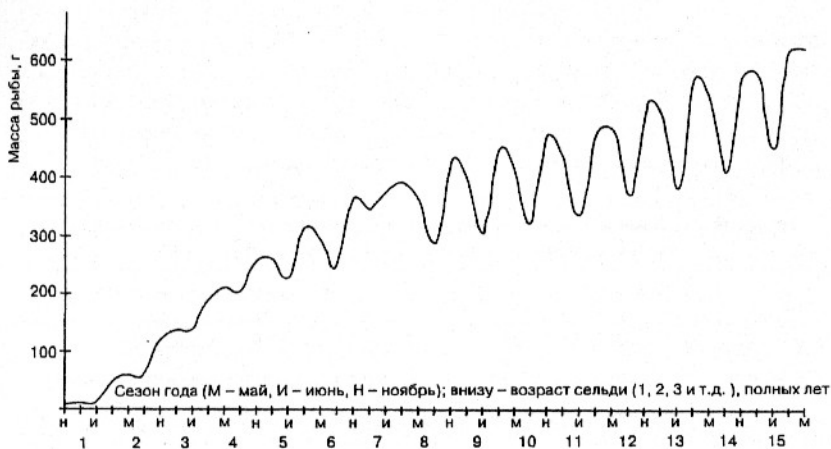


Рис. 19. Рост средних показателей массы тела корфо-карагинской сельди (Науменко, 1993, цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Метаморфоз при превращении личинок в мальков у угреобразных и сельдей, имеющих лептоцефалообразную личинку, сопровождается уменьшением размеров. Можно полагать, что имеет место

уменьшение обводненности тела, уменьшение размеров клеток, составляющих как «мягкие ткани», так и осевые органы. Не исключены и явления типа апоптоза – отмирания клеток с дальнейшим замещением их другими клетками, как при метаморфозе насекомых. Имеется пример количественного описания такого процесса при метаморфозе личинки тарпона (Tsukamoto & Okiyama, 1993; цит. по Яржомбек, 2000) и большеглазой сельди *Elops saurus* (Карлес, 1967; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002).

Обезвоживание и потеря массы тела имеет место при скате проходных рыб из пресного водоема в море (лососи, угри). По данным В.Я. Любаева (2002) при переводе сеголеток кижуча (4–5 г) из пресной воды в морскую необратимое, смертельное обезвоживание у мальков не готовых к скату в море достигает 60 % массы тела. Мальки, достигшие покатной стадии (18–20 г), теряют 10–13 % массы.

Потери массы рыбы при живорыбных перевозках обнаружены посредством индивидуального мечения и взвешивания (Митюшкин, 1987). Авторы «Временной инструкции по массовому индивидуальному мечению живой товарной рыбы» для определения фактического изменения массы за время промышленных перевозок показали (табл. 21), что живая рыба может заметно терять до 6 % массы тела (в среднем 0,5–2,0 %), а снулая – увеличивать массу в результате обводнения до 12 % первоначальной массы тела.

Таблица 21. Изменение массы тела в живорыбном вагоне за время перевозки по данным индивидуального мечения и взвешивания

Рыба	Условия перевозки	Изменение массы тела
Карп	48 ч, 13 °С, снулость 42 %	От –3,5 % до +3,5 %, в среднем –1,5 %
Карп	48 ч, 5–6 °С	От –5,5 % до +2,5 %, в среднем –1,5 %
Щука	60 ч, 3–5 °С, снулость 71 %	Живая: от –4,5 % до +2,5 %, в средн. –2 % Снулая: от –1,5 % до +11,5 %, в средн. +3 %
Сом	60 ч, 13 °С, снулость 19 %	Живая: от –3,5% до +3,5 %, в средн. –0,5 % Снулая: от +2,5 % до +7,5 %, в средн. +5 %
Сом	60 ч, 13 °С, снулость 72 %	Живая: от –2,5 % до +1,5 %, в средн. –0,5 % Снулая: от –0,5 % до +7,5 %, в средн. +2,5 %

Потери живой массы рыб при перевозке по всей видимости связаны с потерей слизи, чешуи и усиленным диурезом (мочеотделением), вызванным стрессом.

Сведений об **уменьшении длины** тела рыб в процессе голодания мало. Имеется упоминание об уменьшении длины тела при зимовке карпа в книге Ф.М. Суховерхова и А.П. Сиверцева (1975): карп-сеголетка – уменьшение длины тела – 7,5 %; карп-годовик, уменьшение длины тела – 3,5–4,0 %. По сообщению Г.А. Богданова (1966) средняя длина тела самок беломорской сельди Кандакшского залива (16 см) после нереста оказывалась на 0,5 см (3 %) меньше, чем до нереста. Об уменьшении длины тела кеты в зимнее время (рис. 20) в океане можно судит по данным, которые приводит Т. Исиды с сотрудниками (Ishida et al., 1998), хотя они вызывают сомнение.

В принципе, уменьшение длины тела рыбы при голодании и потере массы вполне возможно потому, что позвоночник это не «железный стержень», а живая структура способная к резорбции. Такие исследования требуют индивидуального мечения и длительного наблюдения.

Экспериментальное изучение **потерь массы тела рыб** проводилось во время зимовки прудовых рыб (Steffens, 1964; Баженова и Маханько, 1975), а также при физиологических исследованиях обмена веществ при голодании (Бретт, 1983; Яржомбек, 1996; Бурлаченко и др., 2002; Berdall & Jonston, 1983 и др.). Экспериментальные данные для определения потерь энергии у не очень истощенной рыбы (потеря 10–20 % вещества в энергетическом выражении) при полной «пищевой депривации» (голодании) получены нами в широком диапазоне температур воды на прудовом карпе и радужной форели. Это позволило получить зависимость трат от температуры для рыб в довольно широком диапазоне массы тела – от личинки до рыб «товарной массы» (табл. 22). Зимой обменные процессы и потери массы в 3–5 раз ниже, чем летом. Кроме того, зимой рыба менее подвижна, что снижает траты вещества. Нормативные потери массы товарного карпа (0,4–0,8 кг) при содержании без кормления с начала октября до середины мая (170 сут) составляют 9,6 % (Суховерхов, 1953). При экспериментальном голодании потери массы по мере истощения рыбы постепенно уменьшаются. Тем не менее, при зимовке (250 сут) мелких мальков карпа (1–7 г) траты вещества должны даже при нулевой температуре теоретически привести

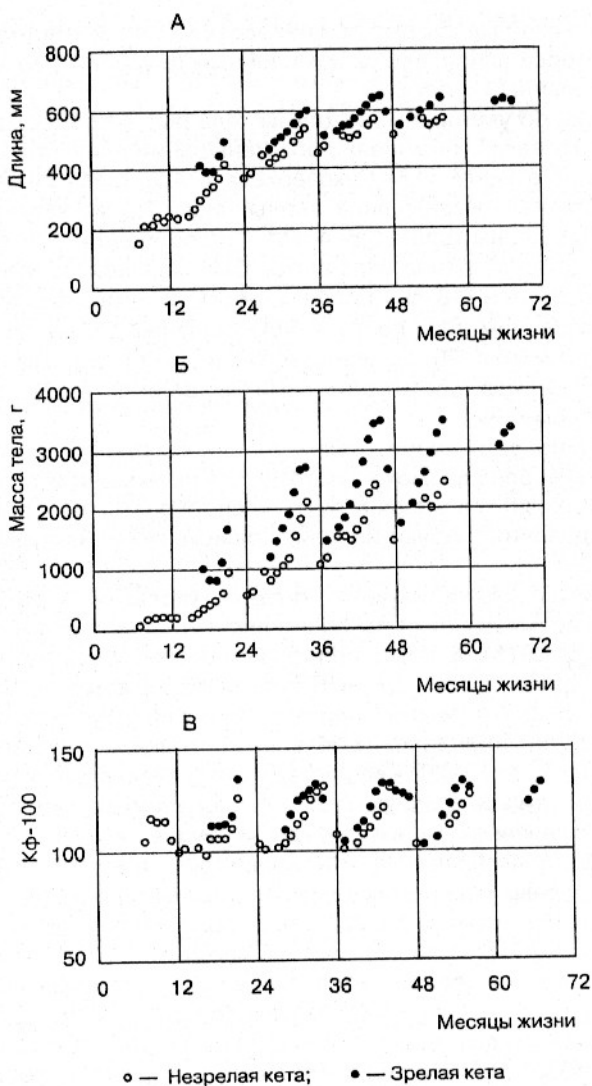


Рис. 20. Сезонные изменения длины (А) массы тела (Б) и коэффициента упитанности (В) кеты в северо-западной части Тихого океана

к «аннигиляции» организма, а практически к гибели от истощения при потере половины сухой массы. Траты вещества при голодании форели приблизительно вдвое больше, чем у карпа.

Таблица 22. Потери массы тела карпа при разных температурах воды, % в сутки

Масса тела, г	0 °С	10 °С	17 °С	24 °С	30 °С
1–2	0,46	0,93	1,90	3,90	3,10
6–7	0,60	1,20	1,46	1,82	2,12
150–350	0,10	0,21	0,29	0,62	0,80

В естественной среде температура зимовки и зимней голодовки переменная – с осени и всю зиму понижается, весной повышается. Годовая динамика температуры воды в месте обитания рыбы зависит от географической широты местности и особенностей водоема. Для разных рыб и в разных водоемах период потери массы (зима) может изменяться от нуля до 2/3 года.

В зимовочный период рыба может не прекращать питания, что снижает величину зимнего истощения. Поэтому прогнозировать «отрицательный рост» за зимовку в естественной среде, пользуясь экспериментальными данными по потере массы вследствие голодания при стабильной температуре и полной «пищевой депривации», затруднительно. Представляют интерес фактические сведения об изменении массы тела за зиму по данным промысла в естественных водоемах и в экспериментах. Таких данных немного и они не всегда надежны (табл. 23).

При рассмотрении данных табл. 23 можно видеть, что в ряде случаев авторы не отмечают (или не замечают) зимнего уменьшения массы тела. Евгений Михайлович Крохин изучал прежде всего рост молоди нерки в летнее время для оценки ее рациона. Зимнее истощение его просто не интересовало, хотя оно совершенно определенно имело место (Яржомбек, 1964, 1998). Мальки нерки в оз. Вашингтон теряли за зиму 11–12 % массы тела, которой они достигали к осени (Wetherley & Gill, 1995; цит. по Яржомбек, 2000). У. Риккер графически изобразил (по данным И.Б. Бирмана, 1969) рост горбуши в море с зимним замедлением, но без уменьшения массы, но это может быть связано с недостаточной изученностью рыбы в

Таблица 23. Потери массы тела рыбы за зимовку (цит. по Яржомбек, 1998, 2000, 2006; Богданов и Яржомбек 2002; Ведищева и Яржомбек, 2008)

Вид, пол	Масса тела, г или возраст	Зимние потери, %	Автор
Навага беломорская, самки	75	15	Николаев, 1953
	200	26	
Беломорская навага, самцы	100	18	Николаев, 1953
Тресочка Эсмарка	15–45	≤ 5	Albert, 1994
Минтай берингово- морский	600	5	Hollowed, Megrey, 1989
	1000	10	
Скорпена черноморская	19,2–25,3	33	Шульман, 1977
	46,1–60,3	24	
	82,7–108,7	23	
	123,4–162,0	22	
Кета (море)	1000–3000	50	Ishida et al., 1998
Нерка молодь оз. Дальнее	10–20	0	Крохин, 1957
Нерка оз. Вашингтон	12–17	11–12	Wetherley & Gill, 1995
Горбуша, море	10–200	0	Ricker, 1964
Голец, аквариальная	220	17	Seatner et al., 1996
Карп (пруд)	100	3–5	Бекин, 1989
Карп (зимовал)	100	7–12	Бекин, 1989
Карп (зимовал)	20	12	Маханько, 1974
Карп	Сеголетки	16–17	Суховерхов, Сисерцев, 1975
Карп	Годовики	6–7	То же
Щука	Товарный размер	10	—»—
Лещ азовский, самки	2+	44 (43 – порка)	Константинова, 1958
	3+	26 (23,7-порка)	
	4+	12,5 (11-порка)	
	5+	26,1(22,5–порка)	

Вид, пол	Масса тела, г или возраст	Зимние потери, %	Автор
Лещ азовский, самцы	2+	27,8(13 – порка)	Константинова, 1958
	3+	38(25 – порка)	
	4+	38(25 – порка)	
	5+	33(28 – порка)	
	6+	37(32 – порка)	
Растительоядные рыбы (зимовал)	1–4 года, 0,85–11 кг	3,5–8,0	Шаговский, 1998
Растительоядные рыбы (пруд)	1–4 года, 0,85–11 кг	2–2,5	—»—
Сардина-иваси	На 2–5 году жизни	4–13	Швидкий, Вдовина, 1993
Сельдь атлантическая	5–25 лет	11–33 (вместе с потерей половых продуктов)	Науменко, 1999
Сельдь тихоокеанская	3–8 лет	17–22 (вместе с потерей половых продуктов)	Anthong, Waring, 1980
Тюлька азовская	1–3 г (1–2 года)	50	Майский, 1955
	4 г (3 года)	20	

зимний период. Р. ЛеБрассер и Р. Паркер (LeBrasseur, Parker, 1964) специально подчеркивали, что «рост длины и массы горбуши Центральной Британской Колумбии – перманентный процесс без периода полной остановки». Лососи в океане имеют возможности мигрировать в районы с разной температурой и кормностью. Возможно, разные стада проводят зиму в разных условиях. Фарнел и Бретт (Furnel & Brett, 1986) изобразили графически рост нерки в море с замедлением, но также без зимней потери массы, однако это было сделано чисто теоретически, исходя из сведений о температуре воды на основании сведений о росте молоди в пресной воде. Яржомбек и Кловач (1997) при расчете рациона кеты в море, также принимали (для упрощения расчетов), что зимой масса тела кеты остается постоянной.

С другой стороны, есть данные об очень больших зимних потерях массы. Неполовозрелая кета (1000–3000 г) зимой (Ishida et al.,

1998; цит. по Яржомбек, 2000) якобы теряла до 50 % массы и несколько процентов длины. Коэффициент упитанности у нее также уменьшался приблизительно в 1,4 раза (см. рис. 20). Возникает подозрение, что это связано с селективностью разноглубинного трала, который зимой улавливал больше маломерной и слабо упитанной рыбы или с уловами рыбы разного качества в разных районах моря – материал собирался по мере движения исследовательского судна от Японии к Аляске. Потери массы молодью нерки массой 13 г (Бретт, 1983) при голодании снижались приблизительно от 0,1 % в сутки при 1 °С до 0,5 % в сутки при температуре около 20 °С.

У пойкилотермных существ величина «отрицательного роста» при голодании зависит от температуры окружающей среды. При низкой температуре потери низкие, а с повышением температуры они увеличиваются (табл. 24).

Таблица 24. Температурные зависимости трат вещества и энергии для молодежи некоторых рыб умеренного климата. За единицу приняты траты при 20 °С. Данные для ротана и полосатого окуня получены респирометрическим путем (Яржомбек, 1998)

Виды рыб	0 °С	5 °С	10 °С	15 °С	20 °С	25 °С	30 °С	32 °С
Форель	0,16	0,24	0,39	0,66	1	0,92	–	–
Карп	0,20	0,30	0,42	0,67	1	1,26	1,42	1,07
Ротан	0,13	0,20	0,37	0,70	1	1,30	1,30	–
Полосатый окунь	0,24	0,34	0,69	0,83	1	1,17	1,30	–

По данным Н.А. Константиновой (1958; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007) азовский лещ за зиму терял от 12,5 до 44, в среднем 34 % массы. Это определено не было связано с потерей икры и молок, поскольку потери массы порки (рыбы без внутренностей) были также весьма высоки – от 11 до 43, в среднем около 25 %.

Величина зимних потерь массы определено зависит от возможности питаться в зимнее время (или в конце осени и начале весны). Рыба зимой даже в подмосковных водоемах не теряет пищедобывательного поведения, что доказывается эффективностью подледного ужения. Данные А.Г. Бекина (1998) показывают, что карп весом 100 г при зимовке в нагульных прудах с хорошей кормовой ба-

зой терял за зиму 3–5 % массы, в то время как в зимовальных прудах, где питаться было нечем терял от 7 до 12 % массы тела. По данным С.В. Шаговского (1998; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007) ремонт и производители растительоядных рыб (белый и пестрый толстолобики, белый амур) в зимовальном пруду, где отсутствовала пища, теряли за зимовку 3,5–8,0 % массы, а при зимовке в нагульных прудах, где они имели возможность питаться, теряли всего 2,0–2,5 %. Во всяком случае, при попытках расчета скорости роста в ходе «вегетационного периода» учет компенсации зимних потерь должен заметно увеличивать расчетную величину летнего прироста.

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ РОСТ РЫБ

Исследование массива данных, собранных для возрастных групп от молодежи до наиболее старых, дает представление об увеличении размеров и массы тела в популяции рыб по мере увеличения возраста. Это ценные сведения для прогнозирования состава улова, биомассы промыслового запаса. Однако полученные таким образом данные показывают отнюдь не характер роста «средней статистической рыбы». Виртуальная «средняя» рыба не доживает до предельных возрастов. Она живет значительно меньше. В демографии средняя длительность жизни людей выясняется «по датам на надгробиях» или в архивах актов гражданского состояния. Материалы из уловов рыб – это нечто более похожее на «возраст покойников в братских могилах». В стабильной по численности популяции каждый экземпляр к исходу жизни оставляет вместо себя *одного* заместителя. Плодовитость рыб огромна. Отход наиболее велик на ранних этапах жизни. Средняя продолжительность жизни в таком случае составляет, по-видимому время, ограниченное в лучшем случае месяцами, а может быть и сутками. Истории жизней индивидуумов, составляющих популяцию, различаются. Поэтому для рыб трудно найти эквивалент подобный, например, «среднему американцу». Ростовые характеристики рыб в широком диапазоне возрастов представляют собой так называемый «популяционный или видовой рост», отличающийся от индивидуальных «историй роста».

Конкретное, со взвешиваниями и измерениями, исследование индивидуального роста в течение всей жизни возможно разве что на мелких аквариальных рыбах или путем ретроспективного «обратного расчисления» по регистрирующим структурам. Значительное уточнение сведений для суждения о взаимоотношениях индивидуального и популяционного роста позволяет разделить улов рыб на группы (медленно растущие и быстро растущие, рано созревающие и поздно созревающие, разные экологические группировки, самцы и самки). Имеется ряд показательных примеров такого разделения. Рыбы одного вида с разными возрастами полового созревания серьезно отличаются по росту как друг от друга, так и от общего, популяционного тренда.

Рост длины быстро растущего каспийского осетра до возраста 6 лет происходит по параболе $L_T = 29 T^{0,6282}$, при средних показателях роста до 9 лет – $L_T = 29 T^{0,5579}$, медленно растущий до 15 лет – $L_T = 29 T^{0,5085}$. У рыб с более быстрым ростом, жизнь короче и достигаемые конечные размеры меньше. После достижения этих возрастов рост не прекращается, но очень сильно замедляется и происходит по общей для всех более пологой параболе $L_T = 40 T^{0,4091}$ (табл. 25). Разумеется, это грубое деление популяции. Наверное есть промежуточные типы роста между быстрым, средним и медленным. Данный материал показывает одну из причин рассеивания «облака точек», как результат индивидуальных различий в скорости роста.



Рис. 21. Рост нерки в море (Furnell & Brett, 1986; цит. по Яржомбек, 2000)

Наиболее быстро растущие особи кеты, нерки, кижуча, чавычи быстрее созревают и «покидают размерно-возрастной ряд» лососей-одногодок в море (рис. 21).

Понятно, что «общий тренд» популяционного роста, построенный по разнообразному материалу, будет отличаться от всех индивидуальных «кривых роста» и испытывать влияние того, какие рыбы попали в анализируемую совокупность.

Таблица 25. Рост длины тела (см) каспийского осетра по данным обратного расчисления. В скобках «средняя для средних» – генеральный тренд (Леманович, 1971; цит. по Горский и Яржомбек, 2003)

Возраст, годы	Быстрый рост	Средняя величина скорости роста	Медленный рост
1	29	29	29 (29)
2	43	40	39 (40,7)
3	56	50	45 (50,3)
4	69	59	51 (59,7)
5	80	66	57 (67,7)
6	89	75	62 (75,3)
7	94	83	69 (82)
8	96	91	75 (87,3)
9	–	98	80 (89)
10	–	106	86 (96)
11	–	113	91 (102)
12	–	119	97 (108)
13	–	124	104 (114)
14	–	–	109 (109)
15	–	–	115 (115)
16	–	–	121 (121)
17	–	–	126 (126)
18	–	–	131 (131)
19	–	–	135 (135)
20	–	–	139 (139)
21	–	–	142 (142)
22	–	–	146 (146)

Полученные путем ретроспективного «обратного расчисления по чешуе» показатели линейного роста кеты (табл. 26) (Яржомбек,

Микова, Ведищева, 2007) показывают, что кета, растущая быстрее, созревает в более раннем возрасте при меньшем размере. Такие же результаты получены на кижуче (рис. 22) (Ведищева, Яржомбек, 2008), чавыче (рис. 23) (Яржомбек, Ведищева, Нестеров, 2008) и кете (рис. 24). Данные по чавыче показывают, что кроме того, встречаются тугорослые медленно растущие долго живущие особи, не достигающие больших размеров. Это вносит дополнительный «шум» в данные популяционного роста.

Таблица 26. Рост кеты (см) разного возраста созревания по данным обратного расчисления по чешуе. Выделены рыбы с особенно большой массой тела

Год жизни	Возраст полового созревания					
	2+	3+	3+	4+	4+	5+
1-й	28,9	27,5	26,1	28,8	26,6	26
2-й	44,7	41,1	42,1	40,3	40,2	39,7
3-й	63,1	52,6	54,4	48,4	51,3	48,4
4-й		62,9	69,5	57,3	61,6	57,4
5-й				66,1	72,2	66,5
6-й						72,7
Масса, кг	3,3	3,2	4,8	3,8	5,3	4,9
Кф	1,3	1,29	1,43	1,32	1,41	1,28

В естественных условиях особенно велик отход рыб в раннем онтогенезе на стадиях свободного эмбриона, личинки и мелкого малька. Поэтому средняя, «популяционная» продолжительность жизни очень коротка. Правая часть «генерального тренда» отражает рост долгожителей, как правило более тугорослых особей. Средние величины середины совокупности испытывают большее влияние быстро растущих особей с меньшей продолжительностью жизни. Кроме того, как правило, собранный материал не является результатом тотального или хотя бы пропорционального улова. Все орудия лова имеют дифференциальную уловистость, селективность по размерам рыб. На средний размер рыб в выборке из сетевого улова оказывает размер ячеи (Яржомбек, Бредихина, 2009). При анализе траловых уловов следовало бы учитывать потерю для анализа мелких и крупных экземпляров – минтай с массой тела порядка 500 г улавливается на 40 %, рыбы мельче 200 г и крупнее

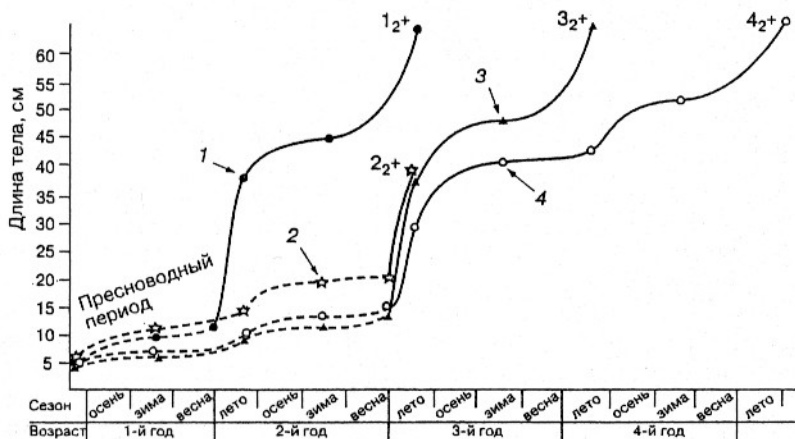


Рис. 22. Линейный рост нерестового северокурильского кижуча с разной скоростью роста и разной длительностью пресноводного периода по данным «обратного расчисления роста по чешуе» с учетом остановки роста зимой (Ведищева, Яржомбек, 2008):

- 1 – рыба с нерестовым возрастом 2+ при одном пресноводном году жизни;
- 2 – «каюрки»; 3 – рыба с нерестовым возрастом 3+ при двух пресноводных годах;
- 4 – рыба с нерестовым возрастом 4+ при двух пресноводных годах

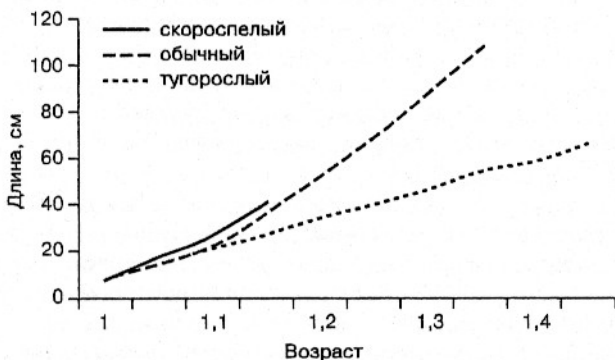


Рис. 23. Рост экземпляров чавычи с разной скоростью роста по данным «обратного расчисления по чешуе»

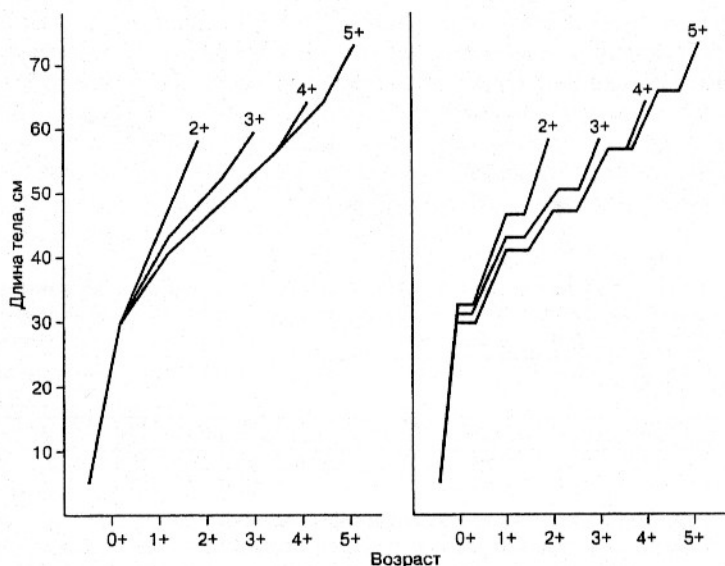


Рис. 24. Данные «обратного расчисления» линейного роста кеты с разным возрастом созревания. Справа – изображение с учетом зимней остановки роста

2400 г имеют вчетверо меньшую улавливаемость (Яржомбек и Карпенко, 2006). Поэтому общая формула (и линия), характеризующая рост популяции, дает неполную информацию о характере и закономерностях роста и имеет ограниченную ценность как для понимания индивидуального роста, так и для понимания популяционного роста. Тем не менее, такие сведения являются удовлетворительными для решения ряда практических задач, связанных с прогнозированием показателей промысла определенными орудиями лова.

На изучаемую характеристику популяционного роста могут оказывать и другие факторы селективности. А.М. Каев и Л.В. Ромасенко (2010) показали, что средние размеры кеты на нерестилищах зависят от типа нерестового водоема. В ходе нерестовой миграции в мелководных ручьях хищники и чайки «выбирают» более крупных рыб, мелкие особи легче избегают поимки и травмирования. При изучении популяционного роста это вносит в расчеты определенную ошибку.

ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РОСТ РЫБ

Индивидуальные различия в росте

Даже потомки одной пары рыб («разнояйцовые близнецы») никогда не бывают в одном и том же возрасте совершенно одинакового размера и массы. Различия по массе тела между особями в популяции и даже в группе как правило бывают не менее, чем вдвое, а часто в несколько раз. Различия по размеру тела обычно имеют характер нормального (колоколообразного, симметричного) распределения. Нарушение симметрии со стороны больших значений рассматривается как показатель различий в скорости роста в результате наличия преимуществ у части группы. Причины обгона и отставания в росте индивидов, обитающих в одном водоеме, могут быть разными. Причины экологического характера – различия в температурных зонах обитания, в пищевой обеспеченности, влиянии болезней. Эти причины также могут быть обусловлены генетическими различиями – большей или меньшей потенцией роста, большей или меньшей агрессивностью в конкуренции за ограниченные кормовые ресурсы (Yamagishi, 1969; цит. по Бретт, 1983). Исследования на карпах в лабораторных и прудовых условиях на однородном материале показали, что ассиметрия в распределении – появление более быстро растущих особей («тоби-кои» – выделяющиеся карпы у японских исследователей, «шют-карп» в англоязычной литературе) – объясняется возникновением конкурентных отношений при ограничении в количестве кормовых единиц, если кормовые объекты достаточно крупные по величине. При мелких кормовых организмах (зоопланктон, представленный ветвистоусыми и веслоногими) явления «тоби-кои» не обнаруживаются.

Индивидуальные различия в длине и массе тела одновозрастных рыб (при определении возраста по регистрирующим структурам) в уловах как правило значительны. Азиатская горбуша, приходящая на нерест формально в одном возрасте (первое лето в море, зима и второе лето в море), имеет длину тела от 25 до 65 см и массу тела от 0,3 до 4,3 кг (рис. 25). Одной из причин таких различий может быть длительность периода роста в первое и второе лето жизни –

скат в море может происходить с мая по июль включительно, возврат на нерест также не одновременный, поэтому длительность периода роста может различаться для разных (но как бы одновозрастных) особей от 8 до 12 мес. Разные особи могут оказаться в районе морского нагула в разных температурных и кормовых условиях. Особи отличаются друг от друга и генетически обусловленной потенциальной способностью роста. Наши исследования (Яржомбек и др., 2006) феноменального по размерам самца горбуши из р. Хайлюля (Камчатка) показали, что при массе тела 4,2 кг он имел вполне обычный возраст при определении по чешуе. Расчеты (Яржомбек, 2000) показывают, что различия по массе тела горбуши в нерестовом возрасте не могут быть объяснены только длительностью «вегетационного периода». Можно предполагать наличие в популяции рыб с очень большими генетическими различиями в потенции роста.



Рис. 25. Масса тела производителей приморской и амурской горбуши (слева – самцы, справа – самки). Пунктир – нечетные годы (Takagi et al., 1982; цит. по Яржомбек, 2000)

Различия в длине тела одновозрастных рыб в полтора–два раза и в штучной массе в несколько раз – не редкость. Можно привести несколько показательных примеров из сообщений, где представлены не только «общие тренды» роста, но и «сырые данные» индивидуальных измерений. Навага Карского моря по данным Покровской (1958, цит. по Яржомбек, 1998) при возрасте 1–3 года различается по длине тела более чем вдвое: 1 год – 6–14 см, 2 года – 10–22 см,

3 года – 14–30 см. С возрастом различия в размерах наваги уменьшаются возможно в результате преимущественной элиминации мелких особей, а в предельно больших возрастах в результате более ранней возрастной гибели более быстро растущих особей. Различия в длине 10-годовалой наваги 32–44 см, а 12-годовалой всего 42–44 см.

Как сообщают Д. Кимура с соавторами (Kimura et al., 1993; цит. по Яржомбек, 1998) размеры угольной рыбы у западного побережья США в 11-годовалом возрасте колеблются от 51 до 81 см, в 35-годовалом возрасте от 49 до 86 см. Поскольку масса тела есть функция куба длины различия в массе одновозрастных особей угольной рыбы могут достигать почти 6-кратной величины. Масса тела великовозрастного минтая (14–19 лет) в траловых уловах у Западной Камчатки колеблется от 450 до 1800 г (Яржомбек, 1998). Масса тела берингоморской трески в возрасте 9 лет колеблется от 3 до 15 кг (Яржомбек и др., 1997). При этом, следует отметить, что рыба добывалась в течение приблизительно двух холодных месяцев и различия в возрасте были несущественны. Большие индивидуальные различия наблюдаются не только у рыб холодных морей, но и в тропических морях (Ioyd & Watarai, 1973; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004). На рис. 6 (Erchard, 1986; цит. по Богданов и Яржомбек, 2004) показаны различия в индивидуальной массе меч-рыбы – одновозрастные рыбы отличаются по массе тела не менее чем втрое. По-видимому, различия в длине тела в ранних возрастах в 1,3–1,5 раза (масса в 2–3 раза) и на 1/6 – в 1,4 раза (масса в 1,6–1,9 раза) в зрелом возрасте является общим правилом для рыб, если даже пределы колебаний не сообщаются. Это заставляет осторожно относиться к данным об «общих трендах роста», выраженных в виде линий и формул.

Сравнение «обычных», «выдающихся» и «феноменальных» экземпляров кеты в море (Яржомбек, Микова, Ведищева, 2007) показало, что отстающие по темпу роста экземпляры проводят в море большее количество лет и могут иметь к моменту полового созревания большую массу и длину тела. Феноменально крупные и мелкие экземпляры у горбуши, кеты, чавычи это, как правило, самцы (Яржомбек, Ведищева, Нестеров, Хотько, 2008). Наиболее быстро растущие особи кеты, нерки, кижуча, чавычи быстрее созревают и «покидают размерно-возрастной ряд» лососей-одногодков в море (см. рис. 21). Исключительно быстро созревающие в море особи

(обычно самцы) встречаются у лососей всех видов. Автору лично пришлось анализировать пришедшего на нерест в лето ската из лагуны Тунайча (юго-восточный Сахалин) – самца кеты весом 150 г. Изредка встречаются самцы горбуши, прожившие в море всего одно лето и созревающие при массе тела порядка 150–200 г. На Северных Курилах, на Командорах и в других местах обычны производители кижуча – «каюрки», приходящие на нерест после одного года в море (Яржомбек, 2000) при массе тела порядка 0,5 кг.

Созревающие без ската в море особи лососей – «карлики», жилые экземпляры кижуча, нерки, симы, семги, курицкого лосося в пресной воде обгоняют в росте своих «проходных» собратьев, хотя нельзя исключить, что их более быстрый рост как раз и обусловлен изменением пресноводного типа развития, который у лососей определенно связан с пониженной (по сравнению с ростом после смолтификации) потенциальной способностью роста (см. рис.14). Наиболее быстро растущие мальки северокурильского кижуча во время пресноводного периода жизни скатываются в море в возрасте 1+, проводят в море год и возвращаются на нерест. Еще более быстро растущие, но остающиеся еще на год в пресной воде мальки проводят в море всего одно лето и возвращаются на нерест «каюрками» - маломерными, длиной до 40 см, массой менее 1 кг производителями.

Гигантизм и карликовость встречается у разных видов рыб. В уловах речного окуня оз. Вандермир обнаружены особи (одна на 10000), которые по достижении 5–6-годовалого возраста и размера 15–17 см не перестают расти, а достигают длины 37–42 см. Они доживали до 12–14 лет (Le Cren, 1992; цит. по Яржомбек, 2006) и в отличие от типичных особей, питающихся зоопланктоном и мелким зообентосом, становились хищниками. По всей вероятности изменение спектра питания не причина, а следствие особенности роста. Гиганты время от времени отмечаются у белуги, белокорого палтуса, трески, кеты, чавычи, горбуши (Яржомбек, Микова, Ведищева, 2006; Яржомбек, Ведищева, Нестеров, Хотько, 2007; Яржомбек, Ведищева, Нестеров, 2008).

Как гигантизм, так и карликовость по-видимому связаны прежде всего не с особенностями питания, а с генетическими задатками. По сообщению К.А. Савваитовой с соавторами (2000), в оз. Черное (остров Онекотан, Курилы) озерный голец-мальма существует в виде двух форм – мелкой и крупной. Основная масса гольцов (мел-

кие) растет медленно, созревает в возрасте 3+–5+ имея массу тела 70–110 г и длину 20–25 см, после этого их рост «почти прекращается». Крупные гольцы растут сравнительно быстро, достигают размера до 70 см и массы 2–3 кг. Созревают крупные особи в возрасте более 7 лет и доживают до 18 лет. Крупные и мелкие «расы» или «касты» рыб питаются объектами разного размера в соответствии с собственными размерами. Речной окунь бассейна Енисея образует также тугорослые морфы «травяного окуня», особи которых растут медленнее и достигают меньших размеров (табл. 28). Измельчавшие расы османа в засушливые годы описал Ю.Ю. Дгебугадзе (2001; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007). Карликовые особи с 5-годовалого возраста начинают отставать от типичной формы и к 8-годовалому возрасту становятся в значительно мельче – 15–18 см против 27–33 см. Есть пример образования быстро и медленно растущей кунджи (Nakano, 1990; цит. по Голубцов, 2010). Быстро и медленно растущие формы образовались через 26 лет, после формирования водохранилища на реке.

Огромная плодовитость и возможность естественного отбора из большого разнообразия при смене поколений у рыб позволяет вычлняться, а в ряде случаев и доминировать различным генотипам в соответствии с условиями обитания. Искусственный отбор породных рыб в рыбоводстве направлен на селекцию быстро растущих и однообразных по росту сортов. Крупномасштабное товарное выращивание семги в Норвегии в значительной мере связано с селекцией на скорость роста (Зиланов и Лука, 2009). До селекции семга достигала товарной массы 4 кг за 21 мес. После селекции в течение пяти поколений семга стала достигать этой массы за 14 мес.

Давление промысла может серьезно повлиять на характер популяционного роста. В.А. Спиридонов и К.А. Згуровский (2007) пишут о некогда очень крупной ньюфаундлендской треске: «Триста лет промыслового воздействия на популяцию трески шло таким образом, что рыба, которая была генетически предрасположена к тому, чтобы, достигнув небольшого размера созреть и успеть дать потомство, пока ее не выловили, получает преимущество. Поэтому и отошли в область легенд экземпляры трески в шесть футов длиной и двести фунтов весом».

Наследуемость скорости роста можно продемонстрировать результатами работы Й. Нильссона (Nilsson, 1993; цит. по Яржомбек, 2000). Гольцы из трех разных шведских озер (O, P, X), где они име-

ли разную скорость роста, скрещивались в разных сочетаниях. Потомство, имеющее «кровь» быстро растущих самцов и самок озера Х, росло быстрее потомства кроссов между только Р и О (табл. 27). Ген быстрого роста Х явно был доминантным. Сильнее влияли гены самца.

Таблица 27. Наследуемость скорости весового роста (г) арктического гольца из озер Х, О и Р. В обозначении кроссов первая буква обозначает принадлежность самки

Скрещивания	1+	2+	3+
ХХ	393±9,5	493±13,8	1106±34,0
РХ	325±9,6	427±17,5	834±24,6
ХР	289±7,3	342±10,7	703±19,6
ОХ	350±14,0	458±20,5	1014±45,8
ХО	292±12,8	376±20,0	847±33,6
ОО	233±8,2	290±19,1	667±24,0
РР	242±8,8	289±10,8	494±15,2
РО	264±9,0	302±13,8	625±33,6
ОР	222±8,9	266±15,8	521±20,3

Различия в росте при выращивании рыб (каarp, форель) в рыбководных хозяйствах может создавать проблемы, связанные в частности с каннибализмом, и вызывать необходимость периодической сортировки выращиваемых рыб. По-видимому, это связано не только с явлением типа «тоби-кои» (результат конкуренции за корм), но и с генетическими различиями. Л.С. Сергеева (1985) сообщает, что при бассейновом выращивании радужной форели, сеголетки при средней массе тела 38 г имели различия от 4 до 75 г. Скорость роста может изменяться в результате искусственного отбора при доместикации. Большое индивидуальное разнообразие дает большие возможности для селекции. Селекция обычно направлена на выведение быстро растущих линий. Селекционная порода «форель Дональдсона» при некоторых условиях выращивания обгоняет стандартную породную радужную форель в несколько раз (Новоженин, 1985).

Расы, отличающиеся скоростью роста

Поскольку в естественных популяциях всегда существуют особи с генетически детерминированной разницей в потенциальной способности к росту можно априори ожидать наличие отдельных популяций, сезонных и географических рас с различной скоростью роста. Наличие в генофонде вида значительного спектра генетических задатков позволяет вычленение отдельных популяций с замедленным или ускоренным ростом в результате отбора, дрейфа генов, эффекта основателя. Как полагают М.И. Шатуновский с соавторами (2009) это является приспособлением к кормовым и температурным условиям. Весьма показателен рост леща в широком диапазоне обитания от Молдовы до Карелии (рис. 26, Шатуновский и др., 2009). В южных популяциях возраст леща не превышает 9–11 лет, а достигаемая средняя масса тела превышает 4 кг. В то же время в северных озерах, несмотря на достигаемый 17–20-летний возраст, масса тела редко превышает 3 кг. В обзоре авторы упоминают популяции карликового «камышового» леща, созревающего при длине тела 12–15 см (до 100 г) с малой длительностью жизни и медленным ростом.

Полиморфный вид арктического гольца (*Salvelinus alpinus complex*) образует множество форм и некоторые из них описаны как отдельные виды. В качестве примера особенно крупного можно привести гольцов Таймыра (Михин, 1955; цит. по Яржомбек, 2000), которые доживают до 12–18 лет и достигают средней массы 6–12 кг. В качестве особенно мелких представителей того же комплексного вида можно представить гольцов из оз. Черное на северокурильском о-ве Шумшу. Некоторые половозрелые особи имеют длину всего 12 см (Савваитова и др., 1999). Карликовые медленно растущие формы описаны у речного окуня, алтайского османа, карасей, плотвы, сига, камбал и многих других промысловых видов.

Есть примеры, когда рыбы популяций, обитающих в менее благоприятных условиях (например, при более низкой температуре), живут дольше, но дорастают до меньших размеров, например, лещ Восточной Европы, атлантическая треска. Треска Кельтского моря, известная до возраста 6 лет, достигает массы 15 кг, а треска Лабрадора, доживая до 15 лет, достигает всего 12 кг. Лещ в модлавских водоемах встречается в возрасте до 9 лет, достигая массы бо-

лее 4 кг, лещ Карелии может иметь возраст 26 лет, но массу всего порядка 2 кг. Надо полагать, эти различия закреплены в генофонде местных популяций.

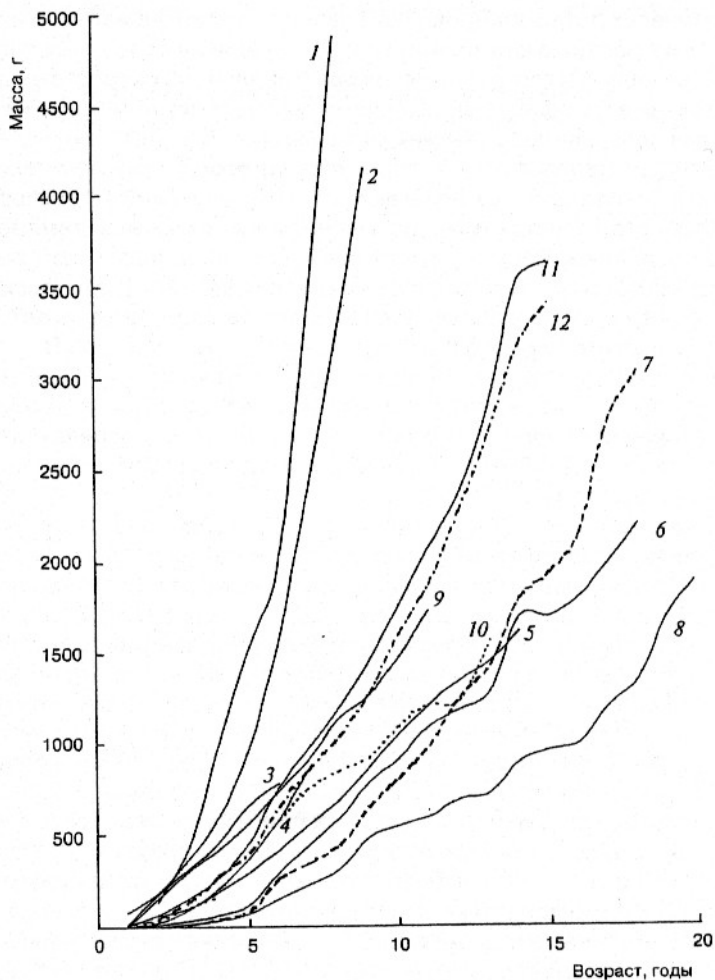


Рис. 26. Весовой рост леща в разных водоемах Восточной Европы (Шатуновский и др., 2009)

Представления о том, что ускорение роста некоторых экземпляров вызвано переходом к питанию более крупными объектами, например к хищничеству, представляется сомнительными. Глупо утверждать, что высокорослость спортсменов-баскетболистов является следствием занятиями баскетболом. Это определенно результат селекции генотипически особенных людей по их физическим данным применительно к жизненным задачам. Полагаю, что появление в популяции рыб (окуней, голецов, лещей и др.) групп более крупных и долгоживущих особей связано с тем, что условия водоема позволяют части популяции, с выдающимися наследственными задатками, успешно использовать особую «трофическую нишу», например, окунь бассейна Енисея (табл. 28).

Таблица 28. Рост речного и озерного окуня в бассейне Енисея, г
(Красикова, 1958; цит. по Яржомбек, 2006)

Возраст, годы	Низовья Енисея	Озеро Карасинское
1	17	–
2	23	–
3	41	–
4	65	–
5	105	108
6	315	123
7	415	214
8	420	263
9	570	323
10	731	475

Рост самцов и самок

Различия в скорости роста и размерах между самцами и самками у рыб могут иметь разный характер. У многих видов такие различия не обнаружены – они невелики или отсутствуют, например, у многих карповых рыб. У ряда видов рыб четко обнаруживаются по-

ловые различия в росте. Крайним случаем полового диморфизма являются некоторые глубоководные удильщики, карликовые самцы которых якобы прирастают к телу больших самок. Карликовые пресноводные самцы имеются у ряда проходных лососей – нерки, кижуча, симы, семги, каспийского лосося. Такие самцы нередко называются неотеническими, т. е. созревающими без перехода во взрослое состояние, в данном случае без морского периода жизни и без достижения крупного размера. В мальковом возрасте карликовые производители лососевых и резидентные формы в пресноводных водоемах не отстают, и даже обгоняют в росте от своих проходных «собратьев», которые после ската в море сильно вырастают (Гриценко и др., 1999; Варнавская, Куренков, Варнавский, 2005).

У некоторых видов самцы могут быть крупнее самок. У дальневосточных лососей самцы-производители в среднем мельче самок, но они более разнообразны по размерам.

У сомовых половой диморфизм (более крупные самцы) по-видимому является правилом. У канального сома самцы с 2-летнего возраста обгоняют в росте самок (табл. 29). У амурской косатки-плети самки с 4-годовалого возраста мельче самцов и живут на 2–3 года меньше (Егорова, 1958; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007). Это связано по-видимому с «агонистическим» поведением агрессивных самцов и охраной нерестовых гнезд. Также самцы крупнее самок у тилапий и других цихлид со сложным репродуктивным поведением.

Таблица 29. Средние показатели массы тела самцов и самок канального сома при выращивании, г (Гепецкий, 1991; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007)

Пол	Возраст, годы			
	0+	1+	2+	3+
Самцы	25,5	412	1098	2052
Самки	43,3	310	809	1010

У живородок-карпозубых самки почти всегда крупнее самцов (табл. 30), и достигают максимального возраста, как правило в более позднем возрасте, хотя отмечены и исключения.

Таблица 30. Предельные размеры самцов и самок живородок

Виды рыб	Самцы	Самки
Гуппи	23 мм, 243 мг, 90 сут	27 мм, 420 мг, 300 сут
Меченосец	40 мм, 200 сут	50 мм, 1 год
Формоза	12 мм, 56 сут	20 мм, 112 сут
Гамбузия	40 мм	80 мм
Моллинезия парусная	36,4 мм, 100 сут	27,7 мм, 70 сут

У осетровых рыб самцы как правило растут медленнее самок. Каспийская белуга по данным В.Н. Распопова (1993; цит. по Горский и Яржомбек, 2003) имеет довольно явственные различия по средним показателям роста одновозрастных самцов и самок – анализировались волжские производители. Средние показатели массы тела 10–15-летних производителей-самцов на несколько килограмм меньше, чем у самок. У 30–50 летних производителей эта разница достигает десятков килограмм – 20–30 % (табл. 31). Несколько меньшая длина тела найдена у самцов азовской белуги (Бабушкин, 1964; цит. по Горский и Яржомбек, 2003). Эти различия могут начать проявляться с определенного возраста еще до полового созревания.

У американских осетров – атлантического (*A. oxyrinchus*), белого (*A. transmontana*), зеленого (*A. medirostris*) самцы по достижении половозрелости несколько мельче самок (Eenennam & Doroshov,

Таблица 31. Весовой рост производителей каспийской белуги.

Формула для самок $M_t = 0,598 \cdot T^{1,6574}$, для самцов $M_t = 0,607 \cdot T^{1,5966}$

Возраст, годы	Масса тела самок, кг	Масса тела самцов, кг
10	27	24
15	53	46
20	86	73
30	168	139
40	271	219
50	392	313

2001; McKenzie, 2001; цит. по Горский и Яржомбек, 2003). Следует отметить также, что самцы атлантического осетра встречались в возрасте до 20 лет, в то время как самки доживали до 40 лет.

В отличие от осетров и белуги, у азовской севрюги, по данным Э.М. Лемановича (1971; цит. по Горский и Яржомбек, 2003), самцы несколько крупнее самок. По другим осетровым (азиатские осетры, стерлядь, шип) авторы половых различий в росте не отмечали.

При выращивании европейского угря в японском рыбоводном хозяйстве (Kobayashi, 1979; цит. Ведищева и Яржомбек, 2007) самцы за 20 мес. достигали массы тела порядка 200 г, самки – до 1 кг.

У пелагических океанских рыб рост самцов и самок в отдельности изучался разными авторами (обзор Богданова и Яржомбека, 2002, 2004). Существенные различия найдены не во всех случаях, а если они и были, то как правило невелики (табл. 32).

Таблица 32. Различия между самцами и самками scombroидных рыб

Виды рыб	Результаты сравнения самцов и самок
Ставрида обыкновенная	Различия незначительны
Ставрида перуанская	Самцы незначительно мельче
Ставрида австралийская	Различия незначительны
Тунец синеперый	Различия незначительны
Тунец малый атлантический	Различия незначительны
Скумбрия атлантическая	Различия незначительны
Макрель королевская	Самцы значительно крупнее самок с 2 лет
Макрель испанская	Самцы крупнее самок в возрасте 1–5 лет
Макрель японская	Самцы значительно крупнее самок
Меч-рыба	Самцы значительно крупнее самок
Марлин полосатый	Различия незначительны
Марлин синий	Самцы с 5–6 лет крупнее самок
Парусник тихоокеанский	Самцы с 3 лет крупнее самок

У большинства сельдеобразных рыб в тех случаях, когда такая цель ставилась, обнаружено, что самки крупнее самцов (табл. 33).

Таблица 33. Обнаруженные различия в росте самцов и самок у сельдеобразных

Виды	Авторы цит. по Богданов и Яржомбек, 2002
Большеглазый пузанок, Каспий	Чан, 1972
Алеза средиземноморская	Sabatie, 1990
Шед североамериканский	Cheek, 1968
Сельдь-сероспинка	Watton, 1983
Менхеден золотой	Oerlotto, 1970
Сельдь-круглобрюшка	Исарев, 1976
Сардинелла	Чешева, 1998
Альбула	Crabtree et al., 1996
Тарпон	Tsukamoto & Okiyama, 1993

Для камбалообразных характерны более быстрый рост и продолжительность жизни самок (обзор – Яржомбек, 2005). У ряда видов эти различия разительны: японская камбала (*Limanda yokohamae*), двуцветная камбала (*Kareus bicoloratus*), звездчатая камбала (*P. stellatus*), морская камбала (*P. platessa*), камбала Герценштейна (*Cleistenes herzensteini*), камбала Григорьева (*Eopsetta grigorijewi*), тюрбо (*Rombus maximus*), калкан черноморский (*R. maeoticus*), морской язык (*Solea solea*), язык-семилевис (*Cynoglossus semilaevis*). В качестве примера можно привести рост черноморского калкана, у которого самцы в предельном возрасте 13 лет могут достигать 3,8 кг, а самки в том же возрасте превышают 5 кг, а в предельном возрасте 15 лет – 9,4 кг. У японской палтусовидной камбалы самки в предельном возрасте (14 лет) имеют массу тела от 250 до 1500 г (в среднем 1000 г). Самцы в том же возрасте не бывают больше 300 г. Характер роста самцов и самок также различен. У самок остановки роста не заметны, масса тела самцов стабилизируется при возрасте более 7 лет (Itaya, Takashima, Mitsuhashi, 2009). У других промысловых видов эта разница не столь велика.

У тресковых рыб (в тех случаях, когда это сравнение проводилось) самцы растут медленнее, чем самки и жизнь их короче (Яр-

жомбек, 1998). Это минтай, атлантическая треска, тихоокеанская треска, навага, путассу, менек.

У морских окунеобразных самки как правило несколько крупнее одновозрастных с ними самцов (шайнер, султанка, эпигонусы, сиганус золотоголовый). Значительное число подобных примеров приводит для тихоокеанских донных рыб А.М. Токранов (2009): камчатский крючкорог, ицеллы, керчаки, триглопсы, шлемоносцы. Он же приводит примеры, когда одновозрастные самцы и самки мало отличаются по размерам (пестрый и белобрюхий получешуйники). Но есть примеры, когда самцы окунеобразных заметно больше самок. У цихлид самцы растут быстрее самок и достигают больших размеров.

У скорпенообразных по большей части самки несколько больше одновозрастных с ними самцов (скорпена, золотистый морской окунь, розовый морской окунь, пагетский морской окунь, оливковый морской окунь, желтохвостый морской окунь). У ряда видов разница в размерах самцов и самок незначительна (окунь-клювач, окунь Джордана, голубой морской окунь, окунь Штейндахера). У красного берикса самки несколько крупнее самцов.

У хрящевых рыб – химер, рыб-пил, скатов, акул – разница в росте между самцами и самками одинакового возраста как правило невелика или незначительна. В ряде случаев самцы несколько меньше самок одного с ними возраста (на несколько процентов). Предельные размеры самок как правило больше, так как самки обычно живут на несколько лет дольше чем самцы.

Половое созревание и рост рыб

Поскольку общим правилом для рыб является уменьшение скорости роста с возрастом и по мере увеличения размеров тела, то влияние полового созревания должно выражаться в изменении хода кривой роста или прироста – более сильное замедление роста по сравнению с предыдущим периодом.

У большинства животных половое созревание наступает незадолго до прекращения или сильного замедления роста. Найти очевидные примеры замедления роста рыб именно в результате полового созревания удастся далеко не всегда. Рыбы даже одной популяции созревают не в одинаковом возрасте. И при изучении популяции возраст созревания в значительной степени «размазан» и все явле-

ния, рассматриваемые чаще всего на примерах роста длины тела, происходят на фоне «асимптотического роста». Однако имеется ряд примеров, которые представляются достаточно убедительными.

Линии роста длины тела каспийского пузанка (Чан Хыу Кионг, 1972; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002) мало информативны в этом отношении, но рассматривая весовой рост, можно видеть достаточно явственное замедление роста самцов с возраста 2 года и самок с возраста 3 года. Довольно показательна в этом отношении кривая весового роста долгинской сельди (Агапов, 1938; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002). Так же можно истолковать данные Г.С. Юрьева (1979; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002) по росту черноморского шпрота, калифорнийского анчоуса (рис. 27), черноморской хамсы, европейской сардины.

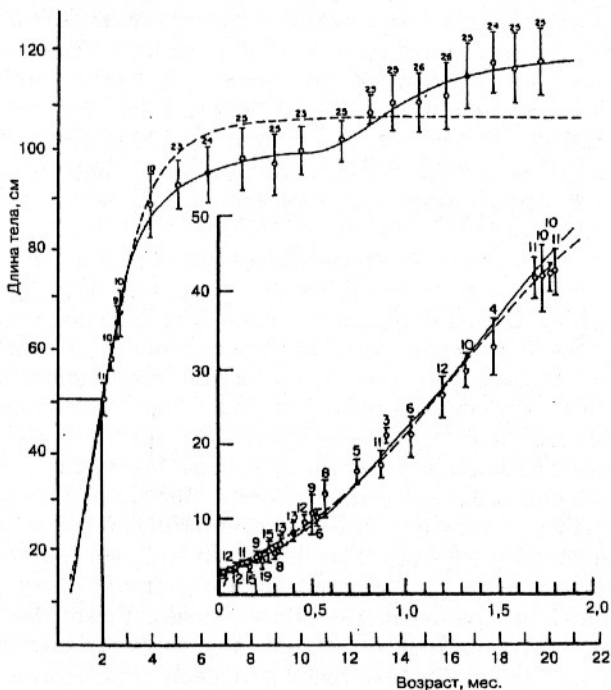


Рис. 27. Рост длины тела калифорнийского анчоуса (Sakagawa & Kimura, 1978; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Кроме того, как уже упоминалось выше, в тех случаях, когда линейный рост рыбы выражался при помощи функции Берталанфи и параметр T_0 принимал большие отрицательные значения (больше 0,1) можно подозревать, что на ранних этапах большинство исследованных костистых рыб росло по иной закономерности, чем рыбы более старших возрастов, а именно более быстро, чем им полагалось по линии общего тренда.

Весьма показательные результаты дает исследование данных по росту белого толстолобика. Данные по росту молоди на Кубе, при температуре близкой к оптимальной, взяты из работы Р. Фернандеса (1991; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007). Данные по росту толстолобика в р. Амударья от массы около 1 кг и до более чем 20 кг взяты из работы Н. Таксынбаева (1999; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007). Суточный прирост при массе более 1 кг уменьшается по мере роста значительно быстрее, чем у молоди. Зависимость величины суточного прироста от величины массы тела для толстолобиков с массой тела от 1 г до 1 кг можно выразить формулой $ПР(\%) = 0,087 M^{-0,34}$. Для рыб с массой от 1 до 20 кг формула принимает вид $ПР(\%) = 204,5 M^{-0,78}$, т. е. при увеличении массы тела вдвое скорость роста молоди понижается в 1,25 раза, а крупных рыб в 1,67 раза.

Представления о том, что замедление роста рыб в связи с наступлением половозрелости связаны с сокращением использования энергии и вещества пищи на соматический рост при использовании части ресурсов на рост генеративных структур представляются механистическими. Довольно смешным кажется утверждение, что замедление роста у юношей в период полового созревания вызвано использованием пищи на увеличение размеров гениталий. Определенно, такое замедление роста как у людей, так и у рыб является реализацией специфической генетической программы. Рост массы тела включает в себя и рост массы генеративной ткани, для накопления которой требуются те же вещества, что и для роста соматических тканей. Кроме того, известно, что кастрирование животных не ведет к неограниченному росту. Расчет (Яржомбек, 1996) показывает, что генеративные расходы половозрелых рыб составляют 1/10–1/3 годового энергетического и вещественного бюджета ассимиляции у половозрелых рыб. Это действительно должно оказывать влияние на баланс вещества и энергии, но не у созревающих, а регулярно нерестующих рыб.

Компенсаторный рост рыб

Некоторые авторы описывают явление, называемое «компенсаторным ростом», т. е. ускорение роста рыб после вынужденного голодания. Рыбы, обитающие в водоемах с выраженной сезонностью, голодают каждую зиму. Поэтому компенсаторные явления, если таковые имеются, должны иметь место у всех видов, но само явление должно выявляться путем сравнения. Может быть в экспериментальных условиях изголодавшиеся рыбы демонстрируют большую жадность к корму и голодание вызывает активизацию соматотрофной гормональной системы. В.Г. Самарский (2005), выращивая молодь кеты при разных сроках голодания, специально обращал на это внимание и компенсаторного роста не обнаружил. Некоторое подобие компенсаторных явлений можно заметить в данных Р. Мейджора с соавторами (Major et al., 1978; цит. по Яржомбек 2000). По данным этих авторов чавыча, прожившая меньшее время в реке («морская») и имеющая при скате меньший размер, догоняет по размеру «речную», прожившую в реке более длительное время и скатившуюся в море, имея большие размеры тела.

Рост на разных стадиях онтогенеза. Метаморфозы

В онтогенезе (индивидуальном развитии) рыбы можно выделить ряд стадий или этапов, периодов: эмбриональный, личиночный, ювенальный, половое созревание, репродуктивный, сенильный. Скорость и характер роста в течение этих периодов различаются. Переходы от одного периода к другому имеют характер метаморфозов – морфологических и физиологических изменений организма разной степени выраженности.

Эмбриональный период – рост клеточной части эмбриона в яйцевой оболочке или в утробе материнского организма (у живородящих). В икринке эмбрион развивается за счет питательных веществ желтка и кислорода внешней среды. У живородящих эмбрион может развиваться не только за счет желтка, но и за счет плацентарных ресурсов и дыхательной системы матери.

От свободного эмбриона (с желтком) к личинке – рост за счет внешних поступлений питательных веществ и воды).

От личинки (заметно отличающейся внешне от малька) к мальку

(маленькой рыбке, мало отличающейся по форме от рыбы близкой к половозрелости) – рост за счет питания и обводнения.

От малька к особи, приступившей к половому созреванию.

От созревающей к регулярно нерестующей рыбе.

От репродуктивного возраста к стареющей рыбе.

Особые случаи метаморфозов: инверсия пола (смарида), смена среды обитания (аналромные лососи, угри).

Метаморфозы несомненно имеют генетическую программу и осуществляются посредством гормональных механизмов. Действие гормональных влияний на рост может быть как отрицательным с временным или постоянным замедлением роста, так и положительным – ведущим к ускорению роста. Сам метаморфоз на уровне особи может по-видимому происходить довольно быстро – в течение нескольких суток, но его влияние на рост на уровне популяции определяется ретроспективно в течение более длительного времени.

Эмбриональный рост

Представляется любопытным с какой скоростью происходит рост за счет желтка. В данном случае можно объединить процесс «эмбрионального развития» (до выклева из оболочки) и процесс роста «свободного эмбриона». Можно сделать очень приблизительные расчеты с использованием правдоподобных величин, принимая вслед за И.И. Шмальгаузенем, что в это время происходит «ничем не ограничиваемый рост» с постоянной относительной скоростью. Для того чтобы рассчитать среднюю скорость весового роста нужно знать начальную массу тела, конечную массу тела и промежуток времени, за который произошел рост. Конечная масса здесь – это масса личинки после рассасывания желточного мешка. Время – это период в сутках от оплодотворения до рассасывания желточного мешка. Что касается начальной массы – вопрос сложнее. Растет «нежелточная», клеточная масса яйца. У «мезолецитальных» яиц (каarp, сельдь, треска) желток составляет приблизительно $3/4$ яйца, а «живая» часть соответственно $1/4$. У «полилецитальной» икринки форелей и лососей «живая» часть составляет приблизительно $1/10$ (Новиков, 1991). У акуловых живую часть можно принять за $1/100$ массы зародыша. Результаты расчетов приведены в табл. 34. Несмотря на приблизительность расчетов можно утверж-

дать, что чем меньше по абсолютной величине эмбриональная часть яйца, тем быстрее рост (в относительном выражении).

Таблица 34. Средняя относительная скорость эмбрионально-личиночного роста у некоторых рыбообразных существ

Рыба	Начальная масса, мг	Конечная масса, мг	Время роста, сут	Скорость роста, % в сут
Карп	0,125	0,7	8	24
Радужная форель	10	100	50	4,7
Колючий скат (яйцо)	80	5000	365	1,1
Кунья акула (живород.)*	100	110000	365	1,9

Примечание. Расчет сделан по данным Б.Саиди с сотр. (Saidi, Bradaj, Bouain, 2009), которые в течение года с июня по июнь измеряли среднюю длину эмбрионов акулы и привели конечную длину тела при рождении – 28 см. При коэффициенте формы (упитанности) 0,005 этой длине соответствует масса тела приблизительно 110 г. Начальная масса протоплазматической части яйца (100 мг) принята «из общих соображений».

Однако имеются данные, указывающие на то, что и в течение «желточного» периода развития скорость роста организма может уменьшаться. По данным (Hayes, 1943; цит. по Риккер, 1983) рост семги от оплодотворения до рассасывания желтка находится в степенной зависимости ($T^{1,5}$) от возраста в сутках и постепенно уменьшается от 50 до нескольких % в сутки, по-видимому вследствие увеличения массы эмбриона, а затем и личинки.

Рост на ранних стадиях постнатального онтогенеза

В практике ихтиологии и товарного рыбоводства, при выращивании карповых и лососевых рыб, бытуют термины: эмбрион, свободный эмбрион, личинка, малек. Эмбрион – до выклева. Выклюнувшуюся из яичевой оболочки особь с желточным мешком часто справедливо называют свободным эмбрионом. Личинка – после выклева, включая время после использования желтка, пока она еще совсем маленькая. У ряда видов личинки внешне сильно отличаются от малька и превращение в малька происходит или постепенно, или в ходе довольно быстрого метаморфоза. Мальком час-

то считается рыбка, у которой появилась чешуя – у карповых и лососевых при длине тела 2–3 см. Угри и сельдеобразные имеют в раннем постнатальном периоде стадию лептоцефала. Личинками камбалообразных можно считать пелагическую стадию развития, когда рыбки имеют симметричную форму тела. У миног личиночной является продолжающаяся несколько лет стадия пескоройки. У угрей лептоцефал имеет длину до нескольких сантиметров. У миног личинки-пескоройки несколько лет живут в грунте и сильно отличаются внешне и по физиологическим признакам от взрослых особей. За время обитания в грунте они вырастают от длины в несколько миллиметров до размера сравнимого с половозрелой особью (табл. 35). Рост пескороек можно рассматривать как сравнительно медленный.

Таблица 35. Сведения о размерах миног в онтогенезе

Вид	При выклеве	Пескоройка	Половозрелая
Речная (проходная форма)	3,2 мм, 0,034 мг	8–15 см, до 4,56 г Развитие 4–6 лет	До 48 см, 150 г, в море – 1 год
То же (жилая форма)	–	2–3 г	до 25 см, 150 г
Украинская минога	–	До 20 см, 4–6 лет	До 23 см, 1 год
Сибирская минога	–	4 года	До 62 см, 240 г, 1–3 года в море
Дальневосточная ручьевая	–	1–2 года	12–23 см, 1 год
Каспийская минога	–	15–20 см	16–25 см, 7–11 г
Морская минога	–	5–10 г, несколько лет	100–200 г, 12–20 мес

Обычно исследователи пишут о росте личинок (larvae) костистых рыб, прослеживая период от выклева до 15–60 сут (табл. 55). Это по-видимому рост и личинки, и мелкого малька.

Имеется довольно много экспериментальных данных о росте в длину личинок разных видов рыб, поскольку представляется возможным выращивать их в условиях аквариума. По этим данным можно получить приблизительные сведения о весовом росте, полагая, что масса тела есть функция куба длины, а форма тела за время между измерениями изменялась несущественно (табл. 36).

В некоторых случаях приводится масса тела личинок. Их, разумеется, не взвешивают поштучно, а определяют среднюю массу в выборке.

Данные табл. 36 показывают, что скорость весового роста личинок некоторых рыб в начале личиночного периода бывает огромна – до увеличения массы за сутки на треть и больше. Возникает подозре-

Таблица 36. Скорость роста личинок рыб. КУ – коэффициент упитанности, принятый для расчета массы по длине

Виды рыб	Возраст, сутки	Размер, мм (прирост, мм в сут)	% массы в сутки
Сайра (КУ = 0,002)	0–60	8→80 (1,2)	55→7,1
Угорь-лептоцефал (КУ = 0,001)	Февраль–декабрь	7,5→63 (0,17)	1,6→5,6
Вьюн (КУ = 0,002)	0–17	5→7,1 (0,12)	7→5
Карп	10	8→27 (1,9)	55→21
Сардина европейская	0–65	5→30 (0,38)	22→3,8
Радужная форель 14 °С	8–16	-	5,5
Радужная форель 14 °С	16–29	-	4,5
Радужная форель 16 °С	Более мес.	-	2,2
Кета личинки, мальки 6 °С	0–30	-	2
Сардина южноафри- канская	Январь–май	3,7→23,2 (1,7)	6,1→2,7
Анчоус калифорнийский	0–60	2,5→50 (0,79)	80→4,7
Анчоус японский	0–60	2,5→28 (0,43)	47→4,6
Анчоус европейский, до 60 мм	0–100	5,5→60 (0,59)	32→2,9
Сардина европейская	0–60	-	42→2,5
Сайра	0–60	8→79 (1,2)	28→5,6
Осетровые	0–20	-	20→10
Пузанок взовский	0–60	10–46 (0,6)	18→5,4
Сельдь-финта	10–90	4–54 (0,6)	9,4→5,6
Паралихт летний (камбала)	0–50	3–13 (0,22)	25→5,6

ние, что в это время имеет место не рост, связанный с питанием, а значительное обводнение организма. Иначе личинка должна была бы пропустить через кишечник чудовищное количество пищи – в несколько раз больше собственной массы при высокой величине усвоения пищи. Это невозможно, исходя из сведений о рационах личинок (Яржомбек, 1996):

Карп (7 мм)	– до 100 %
Анчоус калифорнийский (2,5 мм)	– 80%
Угорь атлантический (2 мм)	– 55 %
Сайра (8 мм)	– 55 %
Анчоус японский (2,5 мм)	– 47 %
Щука (7 мм)	– 37 %
Анчоус европейский (5,5 мм)	– 32 %
Летний паралихт (2 мм)	– 25 %

При кормовом коэффициенте живых кормов порядка 10, скорость весового роста, определяемая питанием, не может быть более 10 % в сутки (1/10 рациона). Скорость роста в конце личиночного периода, как правило уменьшается до нескольких процентов в сутки.

У ряда видов рост личинок весьма медленный, например, у лептоцефалов угря (табл. 37), пескороек миноги (см. табл.35).

Таблица 37. Рост лептоцефалов угря в Атлантике

Время	Длина тела, мм	Масса тела, мг	Средний весовой прирост за период, % в сутки
Февраль	7,5 (7–8)	2,11	–
Апрель	22,5 (20–25)	57	5,55
Июнь	32,5 (30–35)	172	1,85
Сентябрь	52,5 (50–52)	724	1,61
Декабрь	62,5 (60–65)	1221	1,88

Метаморфоз при переходе от личиночного периода к мальковому, сопровождающийся изменением скорости роста, может быть продемонстрирован рядом примеров. Динамика роста личинок и ранних мальков может идти не по плавной кривой, а иметь период резкого замедления, связанного с ярко выраженным метаморфозом. Такой метаморфоз наблюдается у угрей при превращении

лептоцефала в малька. В это время длина и масса рыбки сильно уменьшается. Подобный процесс описан у сельдеобразных рыб с лептоцефалоподобной личинкой. Личинка тарпона (*Megalops atlanticus*) при вылуплении имеет длину порядка 0,5 см. Лептоцефал достигает длины более 3 см. При метаморфозе его длина уменьшается приблизительно вдвое, а затем интенсивный рост возобновляется (рис. 28) (Tsukamoto & Okiyama, 1993; цит. Богданов и Яржомбек, 2002). Подобное явление описано для банано (*Elops saurus*). Банано вылупляется с длиной тела 0,5 см, лептоцефал достигает длины 4,5 см, при метаморфозе его длина уменьшается до 2 см, а затем рост продолжается (Карлес, 1967; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002).

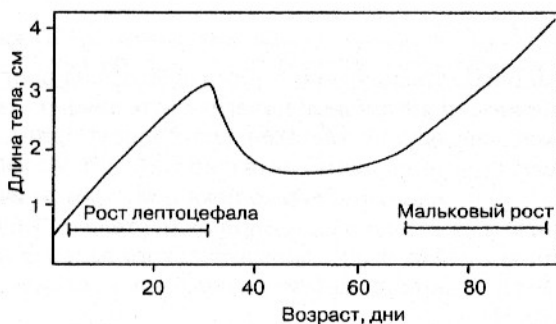


Рис. 28. Переход от личиночного к мальковому периоду у тарпона (Tsukamoto & Okiyama, 1993; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

Замедление роста, обнаруженное при личиночном развитии сельди-пузанка (табл. 38), возможно также связано с метаморфозом. Временное замедление роста длины тела отмечено у личинок сайры (Watanabe & Kiji, 1991; цит по Ведищева и Яржомбек, 2007). Сначала рост в абсолютном и относительном выражении был очень быстрым (до 40 % увеличения массы), затем скорость роста падала и снова увеличивалась, чтобы потом естественным образом уменьшаться по мере роста организма. Возможно в возрасте 16 сут (длина 24 мм) имеют место явления подобные метаморфозу (табл. 39).

Таблица 38. Рост личинок и ранних мальков пузанка азовского

Даты	Длина, мм	Масса, мг*	Прирост массы, % в сутки
29 мая	10	5	
12 июня	22	53	18,40
21 июня	25	78	4,37
06 июля	30	135	3,72
10 июля	35	214	12,3
26 июля	46,3	496	5,37

* Масса рассчитана при КУ = 0,005

Ярким примером метаморфоза, отражающегося на росте, является превращение симметричных пелагических личинок камбал в донных ассиметричных рыб. Метаморфоз сопровождается остановкой или резким замедлением роста (табл. 39, 40). У камбалообразных личинками можно считать рыб пока они симметричны, живут в толще воды и не «легли на дно» при длине тела от 1,5 до 5 см.

У других видов камбал такого драматического явления не обнаружено, возможно, период метаморфоза был исследователями пропущен (табл. 41).

Таблица 39. Рост личинок и мальков морской камбалы при 5–7 °С (Журавлева, 1996; цит. по Яржомбек, 2005)

Возраст, сут	Длина, мм	масса, мг	Прирост массы, % в сутки	Примечания
0	6,58	1,42*	–	Выклев
8	8,17	2,72*	8,54	
44	10,1	5,15	1,74	Начало метморфоза
55	11,3	10,25	3,10	Конец метаморфоза
60	14,5	41,6	32,9	
90	28	286	6,6	
150	48	1368	2,6	

* Масса рассчитана при КУ = 0,005

Таблица 40. Рост личинок и мальков камбалы-ерша
(Берестовский, 1989; цит. Яржомбек, 2005)

Дата	Длина, мм	Прирост массы, % в сутки
Апрель	5	–
Май	6	1,84
Июнь	15	9,6
Август	30	3,5
Сентябрь	44	3,9

Таблица 41. Рост личинок американской зимней камбалы согласно формуле
 $L \text{ (мм)} = 3 + 0,06 T$ (по-видимому до метаморфоза)

Возраст, сутки	Длина, мм	Прирост массы, % в сутки
0	3	
10	3,6	5,6
20	4,2	4,73
30	4,8	4,07

У молоди карповых рыб обнаружено изменение характера роста от экспоненциального к зависящему от возраста в некоторой степени, близкой к кубической. С.Б. Купинский с соавторами (1983) назвали это явление «разгоном» в связи с оценкой величины введенного ими «ростового коэффициента», величина которого в первую неделю после выклева увеличивается. Авторы собрали и обсудили сведения о росте личинок прудового карпа, имевшиеся в литературе на то время. Максимальные показатели роста в первую неделю после выклева (от 1 до 100 мг) демонстрируют огромный постоянный ежесуточный прирост до величин порядка 100 % (удвоение) в сутки. Правда, в большей части литературных данных прирост приблизительно в 3–5 раз меньше, но все равно очень высокий (20–30 %).

Изображение процесса роста в полулогарифмических координатах указывает на то, что в данном случае рост не может быть опи-

сан одной функцией возраста – линия спрямляется до значений массы тела порядка 100–150 мг, а далее становится криволинейной. Кратность увеличения массы за сутки в первые несколько дней колеблется в пределах 1,62–2,03 (табл. 42). В полулогарифмическом масштабе линия роста приближается к прямолинейной, т. е. рост в данном случае приближается к экспоненциальному – с близкими величинами кратности увеличения за каждые сутки (геометрическая прогрессия) $M_t = 1,866^T$. Прирост сначала увеличивается от 70 до 100 % в сутки, а затем постепенно уменьшается до 62 %. Далее «коэффициент массонакопления» становится приблизительно постоянным до конца лета.

Таблица 42. Максимальные показатели роста личинок карпа в первую неделю после вылупления

Дни развития	Масса тела, мг	Кратность увеличения массы за сутки	Суточный прирост, %
0	1		
1	1,7	1,7	70
2	3,2	1,88	88
3	6,4	2,0	100
4	13,0	2,03	103
5	26	2,0	100
6	49	1,88	88
7	89	1,82	82
8	145	1,62	62

Изменение формы «кривой роста» обнаруживается и у других видов при подробном изучении этого периода. Линейный рост калифорнийского анчоуса до двух недель от выклева имеет гиперболический характер, после двух недель и до двух месяцев – имеет вид прямолинейной зависимости (см. рис. 27).

Метаморфоз в процессе полового созревания

Замедление роста при явственном сдвиге процесса созревания гонад является по-видимому общим правилом, но не всегда опре-

деляется достаточно четко. Прежде всего, следует отметить, что при выражении роста асимптотической формулой Берталанффи, константа T_0 в большинстве случаев принимает значение более 0,5 (года). Из этого следует, что размер рыбы «в нулевом возрасте» как бы принимает нелепо большие значения, а на самом деле указывает, что рост на первом–втором годах жизни был быстрее, чем следует из «генерального тренда», вычисленного в основном по данным о рыбах промыслового размера. Это подтверждается давними выводами И.И. Шмальгаузена о понижении показателя степени возраста в степенной зависимости массы от возраста леща. С.А. Баранов с сотрудниками (1987) предлагали в качестве оценки скорости роста «коэффициент массонакопления» для карпа до массы тела порядка 1 кг. Далее коэффициент понижается – по-видимому в связи с началом действия гормонов полового созревания и ослаблением действия гормонов роста. Такое явление имеет место и для других карповых – объектов культивирования, выращивание которых происходит под пристальным вниманием и контролем. Исследование «диких» рыб в естественной среде не всегда подтверждает это явление (Васнецов, 1934, Богданов, 2002).

Репродуктивный период

У многих видов рост продолжается в ходе репродуктивного периода, хотя и медленнее, чем это должно происходить по данным в ювенальном периоде. Из этого рассуждения исключаются виды, нерестующие один раз в жизни, например, дальневосточные лососи, у которых перед нерестом прекращается рост, а после нереста кончается жизнь. У ряда видов репродуктивный период сопровождается значительным замедлением или даже остановкой соматического роста. Это некоторые сельдеобразные, морские окуни, камбалы и другие. В ряде случаев при наступлении репродуктивного периода рост так резко и значительно замедляется, что выразить его единой зависимостью затруднительно. Гиргосов и Овчаров (1992; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002) описали резкое уменьшение скорости роста светящегося анчоуса (*Myctophium nitidulum*) в возрасте ≈ 200 сут, связанное с половым циклом и расходом вещества в ходе нереста (рис. 29).

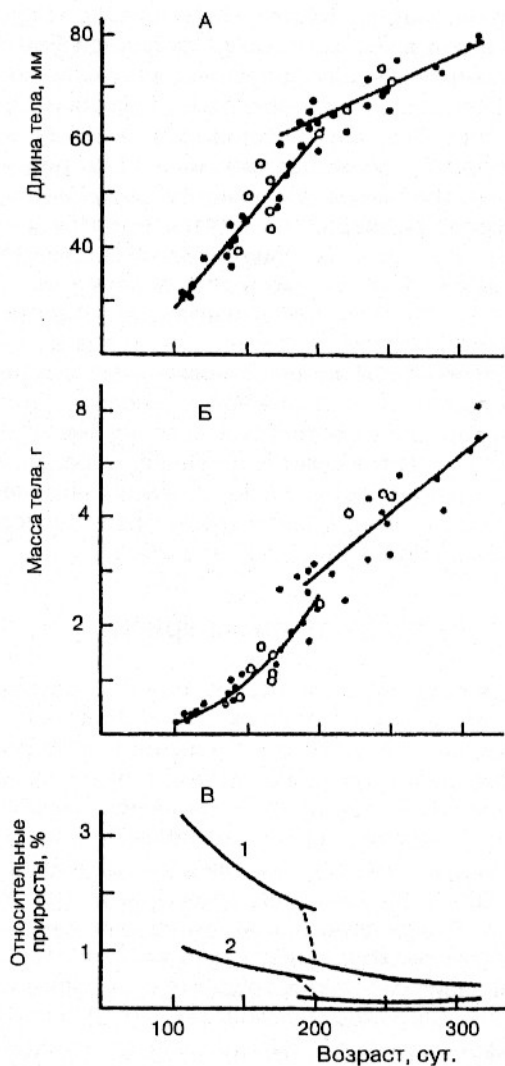


Рис. 29. Рост длины и массы тела, а также изменение скорости роста у светящегося анчоуса в связи с половым созреванием

Сенильный (старческий) период

Для выделения этого периода пока мало данных. Большинство рыб не доживает до старости по причинам биологической детерминированности (нерестующие один раз в жизни) или по статистическим причинам в результате естественной и промысловой смертности. Гибель дальневосточных лососей после нереста сопровождается клеточной деградацией, которую не удавалось остановить ни принудительным кормлением, ни медикаментами. Однако, некоторые рыбы, как и некоторые пресмыкающиеся (удава, крокодилы, вараны, черепахи), моллюски, киты «растут до самой смерти». Можно было бы предположить, что явление старения «не предусмотрено» природой некоторых видов, что у этих видов теломерная активность постоянно поддерживает клеточные дробления. Так или иначе, у большого ряда видов популяционный рост, т.е. увеличение средних размеров особей по мере увеличения возраста, продолжается вплоть до предельных возрастов. В.В. Васнецов (1934), исследуя характер роста многих европейских и азиатских карповых рыб, обнаружил старческое замедление роста только у леща, подтвердив вывод И.И. Шмальгаузена (1928). При настоящем уровне знаний нет возможности решить представляет ли это явление избыточную возможность роста для статистической продолжительности роста особей составляющих вид, или это результат более длительной жизни тугорослых особей. Во всяком случае признаки старости в большей степени проявляются на физиологическом и биохимическом уровне (Лав, 1976).

Метаморфоз, связанный со «смолификацией» лососевых

При скате из рек в моря и озера метаморфоз, связанный со «смолификацией» лососевых, выражается очень эффектно. Рыбы начинают расти значительно быстрее, чем при тех же размерах до ската. Неизвестно имеет ли место это явление у других анадромных видов. Мальки проходных лососей (семга, стальноголовый лосось, дальневосточные лососи – нерка, кижуч, чавыча, сима, кета, горбуша, проходные кумжи Каспия, Балтики, Черного моря, проходные гольцы Сибири и Дальнего Востока) некоторое время –

от нескольких месяцев до 5 лет обитают в пресноводных водоемах как мальки, а затем уходят на нагул и созревание в море. Скот проходных лососевых рыб из пресноводных водоемов в море сопряжен с метаморфозом. Перестройка организма в это время многообразна. Изменяется окраска покровов – пропадают темные пятна и полосы на боках – признак «пестрятки», окраска становится серебристой, как положено «серебрянке». Перестраивается осморегуляторная система с пресноводного на морской тип. В корне меняется поведение. Мальки семги перестают быть придонными, затаивающимися, агрессивно охраняющими домашний участок, становятся стайными обитателями толщи водной массы. Пелагические мальки озерной нерки уходят в реки, берущие исток в озере, и скатываются в море. Одним из примеров такого метаморфоза является увеличение потенциальной способности роста мальмы (рис. 30).

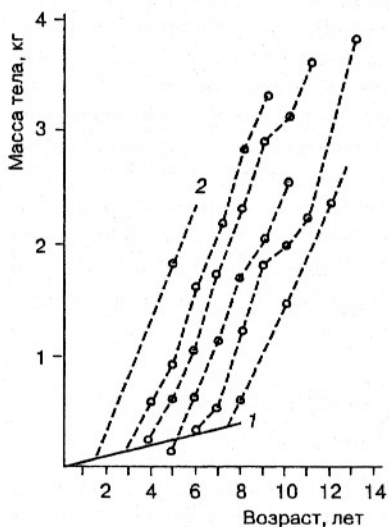


Рис. 30. Весовой рост проходной мальмы с разной длительностью пресноводного периода жизни (De Cicco, 1991; цит. по Яржомбек, 2000):
1 – рост в пресной воде,
2 – рост в море

Судя по всему, рост проходных лососей во время пресноводного малькового периода жизни каким-то образом заторможен и это торможение прекращается после предпокатного метаморфоза – «смолтификации».

Исследования Дж. Бретта и его окружения (Бретт, 1983) дали исчерпывающий материал по потенциальной способности мальков нерки в пресной воде. При оптимальных температурных, кислородных и кормовых условиях получены по-видимому максимально возможные показатели роста $PR(\%/сут) = 6M^{-0.43}$.

Показатель степени в формуле значительно отличается от

«канонического» – 0,33, но, рассматривая экспериментальные данные, можно видеть очень значительный разброс и вопрос о достоверности различий остается открытым. Экстраполируя данные и сравнивая их с фактическими показателями роста нерки в море (табл. 43) можно видеть, что в море нерка растет значительно быстрее, чем она должна была бы расти в пресной воде при такой же массе тела. Можно видеть также, что в естественных условиях молодь нерки в озерах росла медленнее, чем в оптимальных условиях эксперимента.

Таблица 43. Точный прирост нерки в аквариуме при оптимальных условиях ($6M^{-0,43}$ % в сутки), в озере и в море

Аквариум		Озеро		Море	
1,75 г	4,72 %	1 г→2,5 г (30 сут)	3,1 %*		
15,5 г	1,85 %	13 г→18 г (60сут)	5,4 %**		
540 г	0,40 %			466 г→614 г (30 сут)	0,90 %
1774 г	0,24 %			1660 г→1889 г (40 сут)	0,41 %
2444 г	0,21 %			2345 г→2593 г (30 сут)	0,37 %

*оз. Бэйбин (Аляска) (Wetherley & Gill 1995; цит. по Яржомбек, 2000)

**оз. Дальнее (Камчатка) (Крохин, 1961; цит. по Яржомбек, 2000)

Сравнение роста молоди нерки в оптимальных условиях в пресной воде и в море (Ueno et al., 1996; цит. по Яржомбек, 2000) при морском возрасте: 0+ – 348 г, 1+ – 890 г, 2+ – 2000 г, коэффициент массонакопления «по Баранову» в среднем 0,18 (время роста принято 100 сут, при 200 сут коэффициент вдвое меньше, т.е. 0,09), для нерки в пресной воде – порядка 0,02. Коэффициент роста «по Баранову» для морской кеты – в среднем 0,243, т.е. в несколько раз больше, чем для пресноводного периода.

Э.Е. Калужный (1983) обнаружил, что выращивание личинок горбуши с двухнедельного возраста в солоноватой воде ускоряет их рост в полтора–два раза. Он связывал это явление с благотворным влиянием солености, в частности на подавление развития пресноводных паразитов. Однако, мне кажется, что здесь имел место ос-

морегуляторный метаморфоз, как и в случае нерки, ведущий к увеличению потенциальной способности роста.

Подобные сведения имеются по сравнению выращивания мальков кеты в пресной и соленой воде – следовательно после «смолтификации», осморегуляторного метаморфоза (Лю Вэй, Сао Гуанмин, Пан Вэйдун, 2006). В экспериментальных условиях мальки кеты в соленой воде имели прирост на 10 % больше, чем в пресной воде.

Специальные и случайные эксперименты показали возможность роста и созревания проходных лососей в пресной воде. Рост в этом случае более медленный и созревающие производители мельче, чем при нормальном образе жизни.

Случайно оброненная в Великих озерах при перевозке небольшая партия оплодотворенной икры горбуши дала начало пресноводной популяции (Kwain, 1972). Половозрелая горбуша в озерах Супериор, Гурон и Мичиган имела среднюю массу тела 666 г при колебании средних величин в разные годы от 486 до 918 г (средняя масса тела производителей американской анадромной горбуши – порядка 1500 г). М.И. Сакун и Г.А. Персов (1984) специально исследовали возможность выращивания половозрелой горбуши в пресной воде в Карелии и Ленинградской области. Зрелые производители имели массу тела порядка 0,5 кг. Эти данные показывают, что снятие ограничения роста может быть неполным и происходить без осморегуляторного метаморфоза. Не исключено, что при выращивании анадромных рыб в пресной воде происходит естественный отбор генотипов с замедленным темпом роста, так как трофический фактор вряд ли имеет значение.

«Снятие ограничения роста» может наблюдаться не только при скате в море, но и при скате в озеро. Ускоряется рост кумжи, уходящей из речки в оз. Пиринга (Владимирская, 1957; цит. по Яржомбек, 2000), онежского лосося после ската из рек (Прозорова, 1966; цит. по Яржомбек, 2000). По-видимому метаморфоз, ведущий к увеличению потенциальной способности роста, может иметь место у лососевых рыб при смолтификации без осморегуляторного метаморфоза (рис. 31).

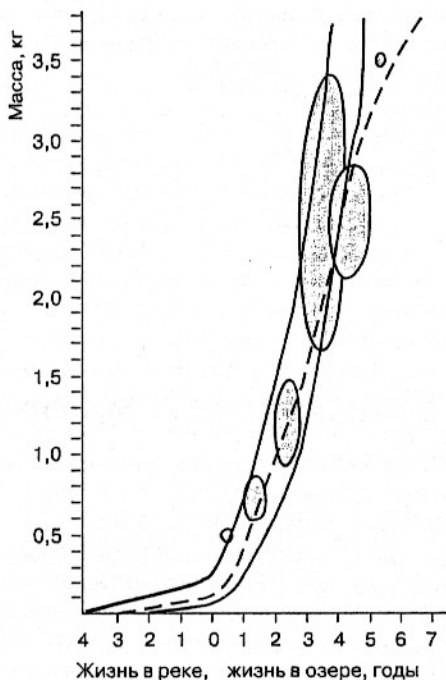


Рис. 31. Весовой рост кумжи в реке и после ската в оз. Пиринга. Заштрихованные зоны – оз. Пятуер

Инверсия пола

При маскулинизации самок смарид их рост заметно ускоряется. Любопытные сведения имеются о черноморско-средиземноморских смаридах. Смариды являются протогиническими гермафродитами. Сначала все особи – самки. Начиная со второго года жизни – большая часть рыб становится самцами и ускоряет рост (табл. 44).

Таблица 44. Рост длины тела средиземноморской смирады *Spicara smaris* (Tsangridis & Filippusis, 1992; цит. по Яржомбек, 2007)

Возраст, годы	Средняя длина тела, мм	% самцов
0,5	62	0
1	139	0,06
2	159	25
3	184	80
4	199	100

СКОРОСТЬ РОСТА МАССЫ ТЕЛА, ПРИРОСТ

Скорость массонакопления (роста массы тела) – относительный прирост, выраженный в долях массы тела или в процентах в единицу времени, – важнейший показатель индивидуального, группового и популяционного роста рыб. Он необходим также для многих хозяйственных расчетов – для оценки эффективности использования кормов, планирования использования площадей прудов, водоподдачи в бассейны, времени реализации продукции и других важных хозяйственных дел. Поэтому имеется значительный по объему экспериментальный материал по росту карпа, растительноядных рыб Амурского комплекса (толстолобиков, амуров), а также нескольких видов американских чукучановых (рыбы-буффало), сомовых, форелей, лососей, осетровых и других объектов аквакультуры. В контролируемых условиях выращиваются объекты «пастбищной аквакультуры» – молодь рыб, которую в конце выращивания выпускают в естественные водоемы (семга, горбуша, кета, нерка, кижуч, белуга, осетры, стерлядь и др.). Темп роста этих объектов является показателем успешности методики выращивания, благоприятности создаваемых условий, количественной и качественной характеристики кормления. Значительное количество данных имеется по росту в аквариальных условиях личинок морских и пресноводных рыб, поскольку это относительно легко выполнимая задача.

Скорость весового роста – необходимый элемент в экологических расчетах при анализе пищевых и энергетических потоков, трансформации энергии в естественных экосистемах.

При наличии роста размер и масса рыбы увеличивается $M_2 > M_1$. Это увеличение может быть выражено в абсолютных величинах (миллиграммах, граммах, килограммах) $(M_2 - M_1) > 0$, или как *отношение* – кратность прироста «в разы» $(M_2/M_1) > 1$.

Наиболее распространенными показателями скорости роста являются годовой и суточный прирост в течение года или какого-либо периода (эксперимента, сезона роста). Эти величины используются для сравнения и различных расчетов.

Годовой прирост в абсолютном выражении – это разность между массой тела данного и предыдущего годов. Он, как правило, вычисляется при наличии табличных данных о средних показателях массы тела в популяции или группе. В более редких случаях, например при вторичной поимке меченой рыбы, может быть вычислен индивидуальный показатель прироста.

Относительное увеличение массы тела за год может быть выражено как *отношение* масс тела в смежные годы жизни (табл. 45).

Таблица 45. Примеры относительного увеличения массы тела от года к году до 8 лет у некоторых видов рыб

Виды рыб	0→1	1→2	2→3	3→4	4→5	5→6	6→7	7→8
Сардина плоская	$>10^4$	2,77	1,56	1,16	1,1	1,01	1,0	1,0
Сардина иваси	$>10^4$	2,45	1,4	1,2	1,1	1,1	1,08	–
Кефаль-лобан	$>10^4$	3,4	1,8	2,0	1,4	1,3	1,2	1,3
Бычек четырехрог	$>10^4$	1,9	5,7	2,0	1,2	1,2	1,2	–
Окунь речной	$>10^4$	2,5	1,4	1,5	1,3	1,6	1,6	1,8
Карп прудовый	$>10^4$	25	2	–	–	–	–	–
Сазан, Краснодар. водохранилища	$>10^4$	6,7	3,3	2,1	1,6	1,5	1,4	1,4
Акула-мокой	>10	2,9	1,9	1,5	1,36	1,28	1,17	1,15

Можно видеть самые различные «паттерны» динамики популяционного роста. У плоской сардинеллы средняя масса тела у особей в популяции перестает увеличиваться (рыбы перестают расти) достигнув 5-годовалого возраста. У иваси увеличение средней массы тела продолжается до предельных возрастов. У лобана и четырех-

рогой рогатки увеличение средней массы тела с возраста 4–6 лет становится экспоненциальным – одинаковое относительное увеличение массы от года к году. У некоторых видов рост может не замедляться, а ускоряться, возможно, в связи с переходом к хищничеству (рогатка – на третьем году, окунь – на шестом году). Увеличение массы на первом году жизни – от личинки до малька как правило бывает огромным – от 1 мг и менее до 10 г и более – в десятки тысяч раз. При товарном выращивании породного карпа в прудах за первый год (за первое лето) от личинки до годовика рыба вырастает от 1 мг до 20 г – в 20000 раз (прирост на 1999900 % от начальной массы), за второй год – от 20 г до 500 г – в 25 раз (на 2400 %), за третий год – от 500 г до 1 кг – вдвое (на 100%). У акулочных рыб увеличение массы тела в первый год происходит в 10–20 раз, но они рождаются или выклеваются из яйца уже весьма крупными.

При наличии формулы «общего тренда» роста, масса тела для каждого возраста может быть вычислена и данные представлены в табличном виде для расчетов годовых приростов в абсолютном и относительном выражении. Если рост представлен в виде линии, проведенной «на глаз», средние годовые величины могут быть получены «с помощью циркуля-измерителя и линейки». Весовой прирост за год может быть вычислен по данным о росте длины тела, полагая, что между соседними годами коэффициент формы (упитанность) изменяется несущественно. Для определения *относительной величины весового прироста* вместо массы может быть использована длина тела в кубе. Относительный прирост за год =
$$= (K_y L_2^3 / K_y L_1^3) - 1 = (L_2^3 / L_1^3) - 1.$$

Относительный прирост за год может быть отнесен к начальной массе или к средней величине за год. Если прирост относится к средней величине массы тела в течение года, то возникает вопрос о методе ее расчета. При постулировании линейного изменения массы тела по времени – это средняя арифметическая величина между начальной и конечной массами.

Рост массы тела от года к году в ряде случаев аппроксимируется линейной функцией (арифметической прогрессией), но как правило не в течение всей жизни, а в «среднем возрасте» – после интенсивного роста в мальковый период и до старческого замедления роста (табл. 46). В этом случае средний ежегодный прирост в *абсолютном выражении* принимается одинаковым.

Таблица 46. Примеры равномерного абсолютного увеличения массы тела от года к году

Рыба, водоем	Возраст, годы	Прирост, кг/год
Белуга, Каспий	5–35	6
Калуга, Амурский лиман	5–45	6
Русский осетр, Каспий	20–50	3,3
Севрюга, Азовское море	5–18	1,3
Черный амур, оз. Болонь	4–10	1,17
Черный буффало, самки	До 13	1,15
Черный буффало, самцы	До 13	0,6
Сазан, Краснодарские водохранилища	2–8	0,5
Кугум, Каспий	4–8	0,4
Золотой карась, оз. Сассык	2–6	0,23
Голавль, средняя Волга	7–14	0,2
Лещ, Краснодарские водохранилища	До 10	0,125
Чукучан, Колыма	До 8	0,1
Минтай, Зап. Камчатка	2–22	0,03–0,1
Озерный голянь, Полярный Урал	2–5	0,06
Тарань, Азовское море	2–7	0,05
Двукрылая летучая рыба	Первый год жизни	0,06 (5 г/мес)
Летучий полурыл, тропики	3 года жизни	0,14

Если годовой прирост относится не к начальной массе тела, а к средней за год, относительная величина прироста естественным образом оказывается меньше. Так совокупность данных по весовому росту западно-камчатского минтая позволяет выразить средние показатели роста от 5 до 15 лет линейной формулой $M_t = 80T$, т. е. ежегодный прирост равен 80 г (Яржомбек, 1998). В таком случае, в относительном выражении ежегодный прирост принимает разные значения в зависимости от способа расчета (табл. 47).

Таблица 47. Скорость роста западнокамчатского минтая от года к году

Возраст, годы	Масса тела, г	Прирост в % к начальной массе	Прирост в % к средней массе
4	320	–	–
5	400	25	22,2
6	480	20	18,4
7	560	16,7	14,4
8	640	14,3	13,4
10	800	11,1	10,5
15	1200	7	6,9

Средний суточный прирост за год в абсолютном выражении формально может быть представлен как $1/365$ часть годового прироста, $(M_2 - M_1) / 365$. Это означает, что рост принимается происшедшим в соответствии с арифметической прогрессией – каждые сутки рыба как бы увеличивалась на одинаковую весовую величину. Для получения среднего относительного прироста средне-суточный абсолютный прирост относится к средней арифметической массе тела за год $1/2(M_1 + M_2)$. Но это корректно только для аппроксимации роста арифметической прогрессией. Однако рост в течение года чаще всего имеет динамику отличную от прямолинейной.

Если рост в течение года принимается соответствующим геометрической прогрессии $M_t = aX^t$ или $M_t = ae^{kT}$, а суточный прирост выражается в виде постоянной суточной кратности увеличения массы (X или e^k), то по формуле

$$\text{ПР (\% в сутки)} = [(M_2/M_1)^{1/365} - 1] \cdot 100$$

получается постоянная величина для периода.

Весьма часто для вычисления среднего прироста за период используется формула некогда предложенная И.И. Шмальгаузенем (1928):

$$\text{ПР (\% в сутки)} = [(\ln M_2 - \ln M_1) / (T_2 - T_1)] \cdot 100.$$

При малых величинах суточного прироста (например 1–2 % в сутки) она дает величины очень близкие к тем, что получаются при использовании предыдущей формулы. При более быстром росте различия величин, вычисленных по разным формулам, существен-

ны. Это является следствием некоторого недоразумения, которое никем (и мной в том числе, и большим грамотеем в математике У. Риккером) не замечалось в течение нескольких десятков лет с 1928 г. Дело в том, что выражение $k = (\ln M_2 - \ln M_1)/(T_2 - T_1)$ дает не суточный прирост, а показатель степени при основании натуральных логарифмов в формуле экспоненциального роста. От серьезных ошибок в расчетах суточного прироста спасало удивительное арифметическое явление. При малых величинах суточного прироста при экспоненциальной аппроксимации роста $M_T = ae^{kT}$, что может быть представлено как $M_T = a(e^k)^T$ или то же самое $M_T = aX^T$, $X = e^k$, «к» близко по величине к « $(M_2/M_1)^{1/T} - 1$ », но ошибка возрастает по мере увеличения суточного прироста (табл. 48).

Таблица 48. Величины прироста, вычисленные «по Шмальгаузену» и исходя из гипотезы о геометрической прогрессии роста

к - прирост «по Шмальгаузену»	$X=e^k$	Прирост, % 100($e^k - 1$)
0,0100 (1%)	1,01005	1,005
0,0200 (2%)	1,0202	2,02
0,0500 (5%)	1,0517	5,17
0,1000 (10%)	1,10527	10,527
0,2000 (20%)	1,221	22,1
0,3000 (30%)	1,35	35

Величина *относительного* среднего за год суточного прироста есть отношение величины *абсолютного* среднего за год суточного прироста $(M_2 - M_1)/365$ к средней за год массе тела M_{cp} . Эти величины различаются в зависимости от формы «кривой роста» в течение года. Если кривые роста вогнутые, «вздыбленные» (экспонента, степенная зависимость с показателем степени больше единицы, сложная линия «с зимним провалом»), то средняя величина массы тела меньше средней арифметической $0,5(M_2 + M_1)$ и расчетная относительная величина среднесуточного прироста возрастает. Если кривые роста выпуклые, «горбатые» (асимптотические функции, степенные зависимости с показателем меньше единицы), средняя масса тела больше средней арифметической и рас-

четный среднесуточный прирост уменьшается. Весовой прирост за год может быть вычислен по данным о росте длины тела, полагая, что между соседними годами коэффициент формы (упитанность) изменяется несущественно. В этом случае для определения *относительной величины весового прироста* вместо массы можно быть использовать кубы длин тела полагая, что различия в величинах коэффициента формы несущественны. Относительный весовой прирост за год равен $(L_2^3 / L_1^3) - 1$.

Если рост в течение года аппроксимируется какой-либо функцией, то средняя масса может быть определена по формуле «средней величины функции» через определенный интеграл. Среднее значение функции (размера, массы) на отрезке времени от T_1 до T_2 вычисляется по формуле

$$M_{cp} = 1/(T_2 - T_1) \int_{T_1}^{T_2} f(T) dT.$$

Конкретно для арифметической прогрессии $M_T = 0,5 (T_2 - T_1) -$ средняя арифметическая.

Для степенной функции $M_2 = aT^a + M_1$,

$$M_{cp} = [a(T_2^{a+1} - T_1^{a+1}) / (T_2 - T_1)(a+1)] + T_1.$$

При показателе степени меньше единицы значение массы несколько больше средней арифметической. При показателе степени больше единицы, средняя несколько меньше средней арифметической.

При показательной функции $M_2 = M_1 X^T$ относительный суточный прирост имеет постоянную величину $X = (M_2 / M_1)^{1/T}$.

Рост в течение ростового периода, например, в течение лета, периода экспериментального выращивания, периода между мечением и вторичной поимкой рыбы также может использоваться для расчета среднего суточного относительного прироста.

При изучении роста рыб диких популяций в тропических и субтропических водоемах, где температура воды круглый год близка к оптимальной, рост может быть представлен в виде плавной возрастающей кривой по календарным датам (см. рис. 5). В этом случае суточный прирост в межгодовые периоды может быть рассчитан обычным способом, для любой пары смежных суток, принимая за модель арифметическую или геометрическую прогрессию, которые дают практически одинаковые результаты.

Если рост происходит только в летнюю часть года, то длитель-

ность ростового периода оказывается короче и скорость роста оказывается больше, чем при расчете с принятием равномерного распределения прироста в течение года. Если предположить, что в зимнее время происходит потеря массы, то суточный прирост летом оказывается еще несколько быстрее (рис. 32). Любая интерполяция данных между измерениями в достаточной степени условна, но может быть удовлетворительной для поставленных задач.

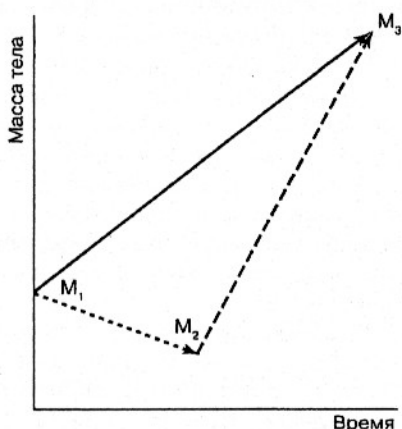


Рис. 32. Схема расчета роста с учетом длительности «лета» и зимних потерь

M_1 и M_3 – масса тела, увеличивающаяся в течение года

M_2 – масса тела после зимних потерь

$M_1 \rightarrow M_3$ – траектория наблюдаемого годового прироста массы тела

$M_1 \rightarrow M_2$ – траектория зимнего падения массы тела

$M_2 \rightarrow M_3$ – траектория летнего прироста массы тела

На рис. 32 демонстрируется упрощенная логика расчета скорости роста с учетом длительности вегетационного периода и зимних потерь. В данном случае и зимнее уменьшение массы тела (отрицательный рост), и летний рост приняты как линейная функция времени. На самом деле эти процессы должны описываться криволинейными функциями и расчет довольно приблизительный, и скорость роста на самом деле может быть несколько иной.

Можно принять правдоподобные длительности «вегетационного периода», например – 120 сут (1/3 года). В таком случае величины среднего суточного прироста в течение теплого времени года естественным образом увеличиваются приблизительно втрое по сравнению со среднегодовым приростом. Однако, этот прирост рассчитан без учета компенсации зимних потерь. Если принять правдоподобную величину зимних потерь – 10% массы, то средний суточный прирост в течение «вегетационного периода» (120 сут) должен быть увеличен еще приблизительно на 1/5–1/6.

А.А. Горяинов и А. В. Лысенко (2004) получили ценные сведения при исследовании меченых рыб при вторичной поимке на примере кеты, помеченной и измеренной в Беринговом море 4 июля. За 100 сут она проплыла 3,5 тыс. км до залива Петра Великого со средней скоростью 0,405 м/с, т.е. близкой к максимально возможной скорости миграции. За это время она выросла от 55,5 см (1493 г) до 60,5 см (1934 г). Ее средний суточный привес, несмотря на энергетические расходы, связанные с интенсивным направленным движением, был значительным – 0,259 %.

При исследованиях роста в аквариальных условиях и в рыбоводных емкостях и прудах определение относительного суточного прироста является весьма распространенным действием.

Расчетная величина среднего суточного прироста, исходя из арифметической или геометрической прогрессий, очень мало отличается при небольшом приросте – не более чем в 1,5–2,0 раза за период. При увеличении массы тела втрое различия становятся ощутимыми (приблизительно 10 %). Дальнейшее увеличение разницы между начальной и конечной массой тела ведет к увеличению различий, зависящих от метода расчета. Принятие кубической зависимости массы тела от возраста (в соответствии с некоторыми теоретическими соображениями) значительно увеличивает расчетную среднюю скорость роста (табл. 49). Поэтому, желательно, чтобы в ростовом эксперименте контрольные измерения массы проводились при увеличении не более, чем вдвое. Видно также, что расчет среднего прироста в течение первого лета жизни по начальной и конечной массе тела (в десятки тысяч раз) дает малоинформативные результаты.

В экспериментальных, обычно регулируемых или хотя бы контролируемых условиях (прежде всего температуры и питания) определяются средние показатели весового роста группы подопыт-

Таблица 49. Расчет среднего прироста (в % за сутки) при разных отношениях M_2/M_1 и $T=100$ сут

M_2/M_1	Линейная аппроксимация	Экспоненциальная аппроксимация	Кубическая аппроксимация
1,1	0,09524	0,09536	0,13
1,2	0,1818	0,18225	0,25
1,3	0,2609	0,263	0,366
1,5	0,4	0,4063	0,578
2,0	0,667	0,696	1,03
3,0	1,0	1,1	1,67
10	1,6	2,330	3,29
100	1,96	4,7	4,38
1000	1,996	7,15	4,5
10000	1,9996	9,647	4,51

ных рыб и показатель величины индивидуальных различий – пределы колебаний, стандартная девиация или ошибка средней. Определение увеличения длины тела применяется в таком случае при изучении роста мелких объектов, которых трудно точно взвешивать (личинки – скумбрия (рис. 33), макреле-тунец (рис. 34), калифорнийский анчоус (см. рис. 27) и значительно проще измерять. По длине тела можно с большей или меньшей степенью точности реконструировать массу тела используя специально измеренную или правдоподобную величину «коэффициента упитанности» $KУ = M/L^3$. Ниже приведены такие величины для личинок, рассчитанные при $KУ = 0,005-0,01$, что довольно обычно для личинок многих рыб:

2 мм → 0,004–0,008 мг

4 мм → 0,032–0,054 мг

7 мм → 1,715–3,43 мг

10 мм → 5–10 мг

15 мм → 17–34 мг

20 мм → 40–80 мг

25 мм → 78–156 мг

30 мм → 135–270 мг

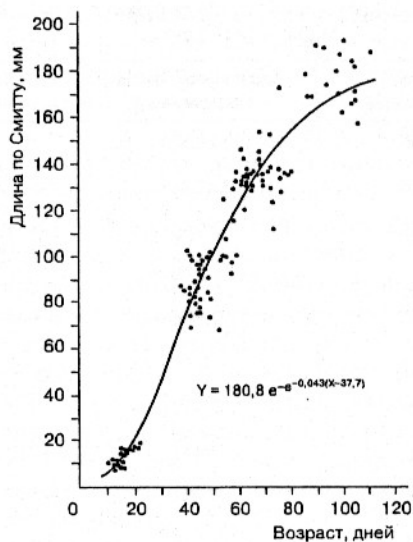


Рис. 33. Кривая роста молоди атлантической скумбрии

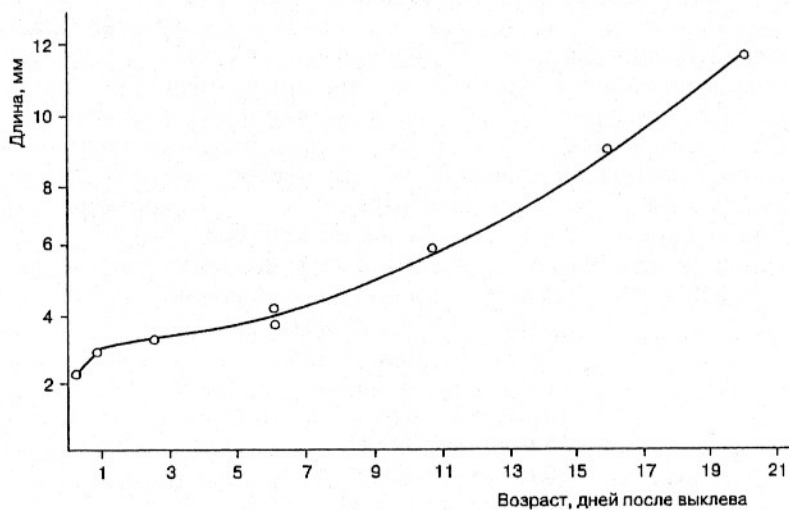


Рис. 34. Рост в длину макреле-тунца в первые три недели жизни

Реальные соотношения длины и массы тела мелких мальков и личинок могут, естественно, колебаться в зависимости от условий роста. В табл. 50 приведены некоторые сведения о коэффициентах упитанности на ранних стадиях постнатального онтогенеза амурской кеты (Хватский и Кушанова, 2008). Упитанность как правило увеличивается по мере развития личинок, но на самых ранних стадиях личиночного периода может быть несколько больше, чем у мальков, по-видимому в связи с наличием остатков желтка. Следует напомнить, что у кеты, растущей в море, при массе тела от нескольких десятков грамм до нескольких килограмм средний коэффициент упитанности колеблется от 0,01 зимой до 0,0135 летом. Обычно в течение жизни у рыб коэффициент упитанности увеличивается с возрастом, например у горбуши (LeBrasser & Parker, 1964):

3,7 см (0,365 г)	– 0,0059
4,5 см (0,612 г)	– 0,0067
5,9 см (1,496 г)	– 0,0078
7,3 см (3,396 г)	– 0,0086
20,2 см (87,05 г)	– 0,0103
23,3 см (914 г)	– 0,0113
45,2 см (1184 г)	– 0,0129
49,4 см (1808 г)	– 0,0150

Таблица 50. Размер, масса тела и коэффициенты упитанности личинок и ранних мальков кеты

Длина тела, мм	Масса тела, мг	Коэффициент упитанности
33,3	301	0,00815
33,3	277	0,00750
35,4	203	0,00456
40,0	606	0,00415
47,0	504	0,00485
51,4	910	0,00670
52,4	1143	0,00794
Средняя величина		0,00698

У рыб, доживающих до позднего возраста, «коэффициент формы» (коэффициент упитанности) меняется в течение жизни, достигая максимума в половозрелом возрасте и снова снижаясь у наиболее старых особей. Из данных табл. 51 следует, что у осетра от годовалого возраста до 18–23 лет коэффициент упитанности увеличивается приблизительно вдвое. Это является причиной того, что формула зависимости массы от длины, вычисленная для рыб разных размеров – от самых мелких до самых крупных, обычно не является в точности кубической. Показатель степени как правило колеблется в пределах 2,8–3,2.

Таблица 51. Изменение коэффициента упитанности азовского осетра в зависимости от возраста и средней массы тела по данным В.В. Коркош и С.М. Проненко (1998), цит. по Горский и Яржомбек (2003)

Возраст, годы	Масса тела, кг	Коэффициент упитанности
1	0,26–0,48	0,0063
2–8	0,6–8,2	0,0073–0,0086
9–17	6,1–30	0,0088–0,0095
18–21	24–45	0,0106–0,0112
22–23	47,6–50	0,0122–0,0133
25–27	48–49	0,0094–0,0105

В аквариальных условиях рыба выращивается при более или менее постоянной, близкой к оптимальной для роста температуре, поскольку скорость роста даже вблизи температурного оптимума заметно зависит от температуры воды. Примером может служить влияние температуры на скорость линейного роста анчоуса: 25 °С – 0,52 мм /сут; 25,5 °С – 0,6 мм /сут; 26,2 °С – 0,71 мм/сут; 26,8 °С – 0,78 мм/сут. Контрольные измерения и взвешивания проводятся через небольшие промежутки времени и проблем с выбором расчетной формулы не возникает – используется линейная или экспоненциальная зависимость, а средняя за эксперимент величина вычисляется как простая или взвешенная средняя арифметическая по отрезкам времени между контрольными измерениями.

В прудах и других водоемах на открытом воздухе опыты проводятся летом в течение «вегетационного периода». В этом случае «линия роста» отражает постепенное увеличение массы тела или длины. Данные о росте являются материалом для вычисления скорости роста. Если имеются сведения о среднем размере рыб в начале и конце сезона, ход кривой роста остается неизвестным. Если в течение лета делается несколько контрольных анализов, кривая роста может быть проанализирована и изменения скорости массонакопления определены.

Данные Х. Оомаэ (Ohmae, 1977) демонстрируют рост товарного карпа от 100 до 475 г в течение 115 сут лета (см. рис.17). В этом случае расчет средней скорости роста за все 115 сут выращивания, используя какую-либо математическую аппроксимацию, вряд ли стоит проводить – линии роста имеют явственную S-образность, ни арифметическая, ни геометрическая прогрессия, ни степенная функция эту линию не выражают, а использование более сложных формул здесь не оправдано. Тем более, что приведены данные по средним массам тела через несколько дней, а температура сначала повышалась от 20 до 27 °С, а потом понижалась до 13 °С. Сам автор данной работы интересовался только вопросом какой корм обеспечивает более быстрый рост, но при необходимости скорость роста может быть рассчитана, выражена в цифровом виде и осреднена за сезон. В конкретном случае среднесуточный прирост (в наилучшем варианте) в абсолютном выражении составил $(475-100)/115 = 3,26$ (г в сутки), 1,13 % в сутки при использовании арифметической прогрессии; 1,36 % в сутки при использовании геометрической прогрессии, 3,14 % в сутки при использовании кубической аппроксимации. При использовании промежуточных измерений получают данные, показывающие, что прирост в течение лета постепенно уменьшался от 2,47 до 0,47, в среднем 1,54 % в сутки (табл. 52). В данном случае это наиболее полная и верная информация. Средний суточный прирост был на 13 % больше, чем при принятии экспоненциального роста, на 36 % больше, чем при принятии равномерного абсолютного прироста и вдвое меньше, чем при принятии кубической зависимости роста от времени. Подобные данные имеются и для других рыб, например при выращивании гольца (рис. 35) (Seatner et al., 1977; цит. по Яржомбек, 2000). Но в этом случае изменение скорости роста происходило не в результате изменения температуры, которая была стабильна, а,

как полагают авторы, по причине некоторого эндогенного сезонного ритма роста.

Таблица 52. Рост карпа в течение лета (с рис. 17)

Сутки роста	0	15	30	43	57	71	85	115
Т, °С	20	23	27	26	21	21	18	13
Масса тела, г	100	137	185	236	299	358	412	475
Прирост, % в сутки	–	2,47	1,99	1,86	1,68	1,28	1,00	0,47

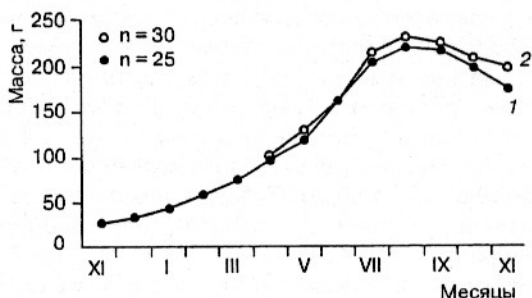


Рис. 35. Весовой рост гольцов при естественном (1) и стабильном (2) световых режимах

Рост длины тела у многих рыб при экспериментальных исследованиях на протяжении длительного времени может иметь прямолинейный характер зависимости длины тела от возраста, и выражается исследователями, например, в виде размерности мм/сут (табл. 53). Как более или менее постоянный по абсолютной величине прирост и рост рыб в длину, описываемый арифметической прогрессией, наблюдается нередко на ранних стадиях развития, но также и у рыб, достигших «изрядных» размеров. В этом случае весовой рост должен быть пропорциональным приблизительно кубу возраста.

При «обратном» (ретроспективном) определении роста в длину по чешуе пропадает «ступенчатость» роста, так как зимой может не увеличиваться и длина тела и размер чешуи (см. рис. 23). В таком

случае истинный характер роста приходится домысливать, исходя из предполагаемой длительности «вегетационного периода» (см. рис. 22, 24).

Таблица 53. Случаи прямолинейной зависимости длины тела от возраста

Виды	Обстоятельства	Скорость роста, мм/сут
Калифорнийский анчоус, личинка	Первые 60 сут, аквариум	0,72
Японский анчоус, личинки	Первые 60 сут, аквариум	0,47
Сайра, личинки	60 сут, аквариум	1,3
Куриный шип, личинки	Аквариум	0,81
Амурский осетр, личинки	Аквариум	1,1
Миктофиды	200 сут, море	0,2
Азовский пузанок	До длины 10 см	0,53
Белуга	От 5 до 45 лет	0,11
Белый амур	От 1 до 9 лет	0,20

Уменьшение скорости роста рыб в онтогенезе по мере увеличения размера является общим правилом для рыб (с некоторыми исключениями). Мелкая (более молодая) рыба имеет возможность расти быстрее (иметь более высокий показатель относительного суточного прироста), чем более крупная рыба того же вида в аналогичных условиях.

Причины, по которым потенциальная способность к росту уменьшается по мере роста массы, остаются пока не до конца ясными. Это определено не связано прямо с уменьшением общей удельной поверхности тела по мере роста размера, хотя такая корреляция имеет место. Скорее, это генетическая программа, направленная на соответствие потенциальной способности роста сорбционным возможностям организма (питание, дыхание), которое выражается в аллометрических изменениях удельной (отнесенной к массе) площади сорбционных поверхностей органов и транспортных путей, ответственных за усвоение вещества внешней среды – кислорода и пищи. Таковыми являются жабры, кровеносная и пищеварительная системы. Действительно, снабжение массы тела дыха-

тельной поверхностью уменьшается приблизительно в полтора раза при увеличении массы тела в 10 раз (Яржомбек, 2007), т. е. приблизительно пропорционально массе тела в степени $-0,2$. Но это скорее уменьшение пропорциональное рутинному уровню метаболизма. При физической или пищеварительной активности дыхательная система позволяет увеличивать сорбцию кислорода в несколько раз, однако при этом увеличивается нагрузка на сердечную мышцу. Кроме того, использование кислорода на окисление определяется не только площадью жаберной поверхности. Водоподача к жабрам регулируется интенсивностью дыхательных движений. Подача кислорода от жабр к внутриклеточным митохондриям, где происходит его использование, определяется интенсивностью кровотока и диффузией от кровеносных капилляров в клетки тканей.

Что касается оснащённости организма поверхностью пищеварительной системы, то здесь вопрос еще менее ясен. При сохранении изометрических соотношений органов в процессе роста от личинки до взрослого состояния оснащённость организма пищеварительно-всасывающей поверхностью должна была бы уменьшаться пропорционально массе в степени $-1/3$. Однако в ходе онтогенеза пищеварительная система совершенствуется и усложняется. Длина кишечника личинки карпа, которая может расти со скоростью около 30 % в сутки, порядка половины длины тела. Длина кишечника карпа «товарной массы», скорость роста которого около 1 % в сутки – несколько длин тела. То есть оснащённость пищеварительной системой скорее всего обгоняет изометрические геометрические соотношения. Кроме того, рост нельзя рассматривать как простое наполнение объема тела внешними поступлениями. Как увеличение числа клеток организма (гиперплазия), так и рост размеров клеток (гипертрофия) управляются некими внутренними процессами через посредство гормональной системы, которые безусловно зависят от поступления «сырья» (питания), но отнюдь не в исключительной мере. Интенсивность питания при обилии пищи управляется через механизм аппетита, т.е. при участии внутренних сенсоров и нервной системы. Следует отметить, что потребление кислорода гомогенатом (фаршем) в несколько раз больше, чем целым организмом, очевидно по причине большей доступности кислорода для клеток измельченной ткани.

Тем не менее, формальный и в общем механистический подход,

предполагающий, что скорость массонакопления в абсолютном выражении пропорциональна удельной поверхности организма, т. е. массе в степени $2/3$, а в относительном выражении массе в степени $-1/3$, в целом ряде случаев оказывается приемлемым. Этому случаю соответствует пропорциональность массы тела от возраста в третьей степени.

Абсолютный прирост – первая производная массы как функции возраста (1):

$$M_T = aT^3 \quad (1)$$

$$M_T' = 3aT^2 \quad (2)$$

далее, из (1) $T^3 = M_T a^{-1}$ и далее,

$$T = (M_T a^{-1})^{1/3}, T = a^{-1/3} M_T^{1/3}. \quad (3)$$

Далее, подставляя в выражение (2) значение T из формулы (3)

$$\text{абсолютный прирост} = 3a (a^{-1/3} M_T^{1/3})^2 = 3a^{1/3} M_T^{2/3} \quad (4)$$

Относительный прирост – отношение абсолютного прироста, как функции достигнутой массы (4) к самой достигнутой массе :

$$3a^{1/3} M_T^{2/3} M_T^{-1} = 3a^{1/3} M_T^{-1/3} \text{ или } 3a^{0,333} M^{-0,333}. \quad (5)$$

Легко понять, что константа $3a^{0,333}$ в выражении (5) – это коэффициент, который может служить мерой скорости весового роста (массонакопления), если согласиться с тем, что масса всегда увеличивается пропорционально кубу возраста, а меняется испытывая различные влияния «коэффициент роста». Этот коэффициент в таком случае может иметь «разгон» (Купинский и др., 1983) в ходе раннего личиночного периода, постоянную величину у молоди до полового созревания, уменьшение при половом созревании и принимать значения, пропорциональные обратной величине куба возраста, когда рост прекращается.

В связи с этим, следует напомнить, что широко используемая формула Берталанффи основана на постулате, что массонакопление пропорционально массе тела в степени $2/3$ с постепенным уменьшением по мере приближения массы к некоторой асимптоте (пределу).

Скорость роста, происходящая в зависимости от возраста в третьей степени, широко используется в прудовом рыбоводстве для оценки скорости роста карповых рыб товарного размера до полового созревания – по аналогии с курами, «бройлеров».

Дж. Бретт (1983) привел небольшой обзор, имевшихся к тому времени экспериментальных данных по скорости роста ряда лосо-

севых рыб (табл. 54). Скорость роста в экспериментах уменьшалась по мере увеличения размера рыбы, данные в таблице приведены в виде коэффициентов степенного уравнения $PR(\% \text{ в сутки}) = aM^{-b}$. Поскольку масса тела выражается в граммах, то смысл коэффициента a – это суточный прирост в % для рыбы с массой тела 1 г. Смысл показателя степени « b » в крутизне наклона линии уменьшения скорости роста по мере самого роста рыбы. В некоторых экспериментах (ручьевой голец, кижуч, нерка) показатель степени был весьма близок к $-1/3$. В других случаях он имел значительно большую (до двукратной по модулю) величину. Величина показателя степени в данном случае имеет большое значение для интерполяции и экстраполяции. Конкретно, при степени $b = -0,1$ удвоение массы тела уменьшает скорость роста в 1,07 раза (несколько округленно) и далее:

-0,2	- 1,15 раза	-0,5	- 1,41 раза
-0,3	- 1,23 раза	-0,6	- 1,52 раза
-0,33	- 1,26 раза	-0,7	- 1,62 раза
-0,4	- 1,32 раза	-1,0	- 2 раза.

То есть, если линии зависимости прироста от массы при разных величинах « b » в логарифмическом масштабе не параллельны, то они где-нибудь пересекаются и скорость роста таких рыб при некотором размере может иметь равную величину.

Таблица 54. Скорость роста лососевых рыб по данным разных авторов

Виды рыб	Масса тела, г	Температура воды (Т), °С	a , % в сутки	b
Ручьевой голец	1,5–60	11	4,66	-0,33
Ручьевой голец	2,5–350	10	6,49	-0,47
Горбуша	5,0–60	15	9,78	-0,45
Кижуч	0,3–75	15,5	5,53	-0,34
Кижуч	0,3–75	10,5	3,94	-0,3
Нерка (дикая)	0,3–75	10,5	3,46	-0,39
Нерка (дикая)	0,3–75	15,5	4,47–7,72	-0,39 – -0,49
Нерка (культурная)	50–190	15,0	26,31	-0,69
Для дикой нерки				-0,41±0,04

Примечание. Горбуша выращивалась при солености 28‰, культурная нерка – при 10‰, прочие – в пресной воде.

С.А. Баранов и Л.А. Богданова (1978) выразили максимально возможную абсолютную величину суточного прироста неполовозрелого карпа формулой зависимости от массы тела $PR_{abc} = 0,2 M^{2/3}$. Относительный прирост в таком случае

$$PR_{отн} = 0,2 M^{2/3} / M = 0,2 M^{-1/3}.$$

При современном уровне знаний трудно сказать сколь надежны полученные в экспериментах сведения о зависимости роста от массы тела даже для «бройлерного» возраста рыб в оптимальных для роста условиях. Можно ли принять какую-либо модель (например, степенное уравнение с постоянным показателем степени), или различия имеют объективный характер? Рассмотрение экспериментальных данных показывает большой разброс и возможность различий в толковании.

Значительные изменения в физиологическом статусе рыбы, такие как наступление полового созревания, смена пола (у смарид), смолтификация у проходных лососей, возрастное прекращение роста у некоторых видов, определенно меняют характер зависимости, полученной для мальков. Поскольку на фоне уменьшения скорости роста по мере увеличения массы тела могут оказывать влияние и другие внутренние факторы, представить зависимость скорости роста в виде простой степенной формулы в течение всего онтогенеза не представляется возможным. Общая зависимость имеет более сложный характер, связанный с особенностями роста в течение жизни.

ВНЕШНИЕ ВЛИЯНИЯ НА РОСТ РЫБ

Температура и рост. Сезонность роста

Рыбы – пойкилотермные животные. При снабжении пищей по потребности рост рыб специфическим образом зависит от температуры. В самом общем виде весовой прирост, как функция температуры, может быть выражен следующим образом. При некоторых низких температурах рыба не ест или не усваивает пищу. В этом случае наблюдается «отрицательный рост» – истощение. Истощение тем медленнее, чем ниже температура. При повышении температуры до некоторой величины появляется аппетит и способность к перевариванию и усвоению пищи. Отрицательный рост по мере

подъема температуры начинает постепенно компенсироваться питанием. При некоторой температуре питание компенсирует потери массы и прирост принимает нулевые значения. Дальнейшее повышение температуры (при питании адекватном потребностям) ведет к появлению прироста, а затем к увеличению прироста вплоть до достижения температурного оптимума роста. Например, по данным К.Е. Федоровой и Л.С. Богдановой (1978), выращивание горбуши от личинки (200 мг) до малька при 5–6 °С в течение 140 сут приводило к массе 750 ± 36 мг (0,95 % в сутки), а при 10–11 °С – к массе 2070 ± 99 мг (1,58% в сутки). Это значит, что температурный коэффициент «Q-10» имел вполне правдоподобное значение порядка 3. При превышении температурного оптимума аппетит снижается в результате «ухудшения самочувствия». При некоторой высокой температуре в области температурного шока питание и рост прекращаются (рис. 36).

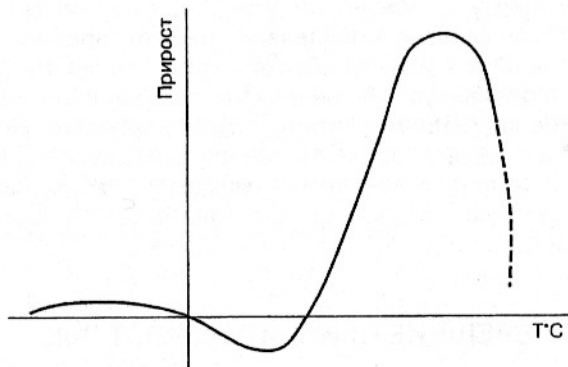


Рис. 36. Схема изменения скорости роста рыбы в диапазоне температур

Температурный оптимум роста в экспериментальных условиях смещается в зависимости от интенсивности кормления (питания). По данным Дж. Бретта (Brett, 1979) при питании *ad libitum* оптимум роста мальков нерки с массой тела 1 г находится при наиболее высокой, оптимальной для роста температуре – около 15 °С, при рационе 6% от массы тела в сутки – при несколько более низкой температуре, при рационе 4,5% – при 12 °С, при рационе 3% – 9 °С, при рационе 1,5 5% – 6 °С. При уменьшении интенсивности питания оп-

тимум роста смещается в область более низких температур, при которых пищи хватает только для более медленного роста.

В природных водоемах интенсивность питания рыб следует за динамикой температуры. При низких, зимних температурах потребление пищи, если и имеет место, то незначительное. При повышении температуры летом интенсивность питания достигает максимума, что естественным образом отражается на скорости роста (рис. 37) (Anderson, 1958; цит. по Х. Мори, 1981).

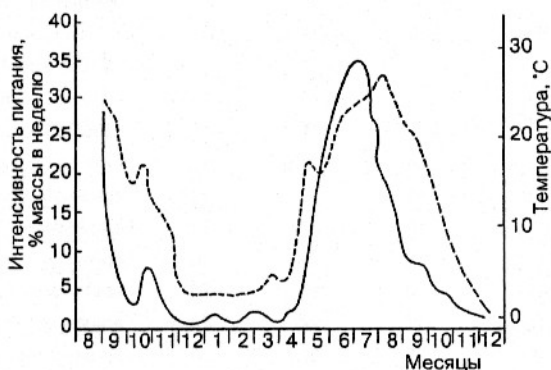


Рис. 37. Годовой ход температуры, °C и интенсивность питания окуня-синежаберника, % массы тела в неделю

Имеются экспериментальные данные зависимости роста некоторых видов рыб от температуры при снабжении пищей адекватной потребностям. В обзорной работе Дж. Бретт (1983) приводит для 20-ти с лишним видов рыб оптимальные для роста температуры. Для ряда видов удалось установить наиболее низкие температуры, при которых наблюдается рост и самые высокие температуры, при которых рост еще наблюдается (табл. 55). Постановка таких экспериментов весьма трудоемка. Приходится ставить несколько вариантов опытов при разных температурах, поддерживать во всех вариантах оптимальные гидрохимические и трофические условия. Из данных, приведенных в таблице следует, что разные возрастные группы одного и того же вида реагируют на температуру неодинаково. Так температурный оптимум роста радужной форели по мере ее роста смещается в область более высокой температуры, а температурный

Таблица 55. Влияние температуры на рост рыб

Рыба, размер, возраст	Температура, °С			Источник
	минимальная	оптимальная	прекраще- ния роста	
Горбуша, 0+, море	-	15,5	-	Н. Маркевич
Кета, 0+, река	Около 0	17,5	24	Wetherley, 1995
Кета, 0+, море	-	13	-	Бретт, 1983
Нерка, 0+, река	Около 0	15	24	Brett et al., 1969
Кижуч, 1+, река	-	17	24	Wetherley, Gill, 1995
Семга, 1+, река	Около 1	Выше 13	-	Лейзерович, 1980
Форель, 8–16 сут	-	12	-	Дахир Хабиб, 1986
Форель, 16–19 сут	-	14	-	Дахир Хабиб, 1986
Форель, мальки	-	16	-	Дахир Хабиб, 1986
Форель «бройлеры»	-	17–19	-	Купинский и др., 1984
Белуга, 0,13–0,4 г	11	19	23	Гершанович и др., 1987
Белуга, 1–7 г	12	22	24	Гершанович и др., 1987
Шип, 0,04–0,12 г	12	22	26	Гершанович и др., 1987
Шип, 0,9–1,7 г	12	25	28	Гершанович и др., 1987
Сеаярюга, 0,06–1 г	18	24	28	Гершанович и др., 1987
Сеаярюга, 0,3–0,8 г	20	26	30	Гершанович и др., 1987
Стерлядь 0,02–500 г	14	20	25	Гершанович и др., 1987
Осетр, 0,06–0,11 г	14	22	26	Гершанович и др., 1987
Осетр, 0,1–0,7 г	18	26	28	Гершанович и др., 1987
Веслонос, 1–3,6 г	14	23	28	Гершанович и др., 1987
Гольян, 0,1–5 г	-	25	-	Wetherley & Gill, 1984
Плотва, молодь	-	22,1	-	Cerny, 1980
Плотва, крупная	10	20–25	-	Karas & Neuman, 1981
Карп, 0,05–2 г	-	30–34	Выше 35	Капитонова, 1979
Карп, 10–30 сут	6*	28–32	Выше 35	Галкина, Захаров, 1979
Бел. толстолоб, 0,07–14 г	14,5*	26	-	Фернандес, 1991; Королькова, 1994
Пестр. толстолобик	14,5*	26	-	Королькова, 1994
Роху, личинки	-	27–30,2*	-	Ghosh et al., 2004
Гуппи	-	28*	-	Комфорт, 1967
Моллинезия парусная	-	25*	-	Farr & Travis, 1989
Щука	2,8	20*	-	Пупырникова, 1953
Речной окунь	9	20–25	-	Karas & Neuman, 1981

Рыба, размер	Температура, °С			Источник
	минимальная	оптимальная	прекраще- ния роста	
Калкан, личинки, 3,5–14 сут	–	20*	–	Спекторова, 1975
Язык-солеа, личинки	2	25*	–	Van derVeer, 2001
Язык-солеа, взрослый	6	18*	–	Van der Veer, 2001
Летний паралихт, мальки	–	23–24*	–	Van der Veer, 1991
Южный паралихт мальки	–	25*	–	Van der Veer, 1991
Ложный палтус, мальки	–	25*	–	Fucuda et al., 2002
Бахромчатая камбала, мальки	–	28*	–	Van der Veer, 1991
Citharichthys, мальки	Ниже 18	27	29	Van der Veer, 1991
Symphurus plagiosa, 0+	Ниже 18	28	29	Van der Veer, 1991
Анчоус японский, малек	–	27,1*	–	Fucuhara, 1983
Треска атлантическая 5–10 г	–	14,7	–	Imsland et al., 2005
Треска атлантическая 40–50 г	–	12,4	–	Imsland et al., 2005

оптимум роста осетровых – наоборот смещается по мере роста в сторону более низких температур. По-видимому, это связано с образом жизни рыб – приспособлением к естественному ходу температуры в водоемах обитания в природе. В таком случае приходится полагать, что при изменении температуры обитания происходит адаптация ферментных систем организма путем изменения в течение нескольких недель количества ферментов и замены изозимов с разными температурными характеристиками. Имеются экспериментальные данные, указывающие на это явление (Sidell, 1977; Крупнова, Высоцкая, Яржомбек, 1983; Яржомбек, 1996).

Данные, отмеченные в таблице звездочками, требуют примечаний. Фернандес (1991) не ставил задачу нахождения температурного оптимума роста – просто таковыми были условия выращивания на Кубе. Поскольку рост был очень хорошим, по-видимому условия были близки к оптимальным. Минимальная температура возможного прироста взята из тех соображений, что при содержании карпа в бассейнах с кормлением зимой на Конаковском рыбоводном заво-

де при 7 °С еще наблюдался некоторый прирост. При температуре выше 35 °С при выращивании карпа уже возникают трудности.

Что касается минимальных температур для роста толстолобиков, то 14,5 °С взято из данных Корольковой (1994), которая не отмечала прироста при этой температуре.

Данные по молоди индийского карпа-роху представляют собой температуру выращивания близкую к оптимальной. Это относится также к живородкам – гуппи и моллинезии, щуке, камбале-калкану, морскому языку, камбалам-паралихтам, бахромчатой камбале и японскому анчоусу.

Данные по молоди осетровых сняты с рисунков, представленных итоговыми линиями, проведенными авторами по-видимому на основании здравого смысла и интуиции (рис. 38, 39). Гораздо яснее основания для построения температурных кривых роста бывают, когда авторы приводят «сырые данные» – экспериментальные точки (рис. 40, 41) (Лейзерович, 1980; Van der Veer, 1991; цит. по Яржомбек, 2000, 2004).

С.Б. Купинский с соавторами (1983) на основании обзора литературы составили таблицы продукционных температур при выращивании товарной радужной форели и толстолобика (табл. 56, 57).

Некоторые представления о влиянии температуры на рост можно получить из данных по росту одного вида в разных районах обитания. К. Брандер (Brander, 1994; цит. по Яржомбек, 1998) собрал сведения о росте атлантической трески в районах, отличающихся среднегодовой температурой обитания, и сравнил массу рыб в возрасте 4 года. Получилась правдоподобная линия в области температур от 2 до 12 °С. Очевидно, температурный оптимум роста атлантической трески находится несколько выше 12 °С. Мы вслед за Брандером (Яржомбек и др., 1997) сделали такой же обзор для тихоокеанской трески (рис. 42) для средних температур обитания от 0 до 8 °С. Оказалось, что линия для тихоокеанской трески идет несколько выше, чем для атлантической трески, т. е. атлантическая треска более теплолюбива. Однако в этом выводе можно сомневаться, поскольку мы брали температуры из атласа «Тихий океан», а не фактические данные, как впрочем и К. Брандер. Такую же процедуру я проделал для минтая (Яржомбек, 1998). Линия идет практически по данным для атлантической трески.

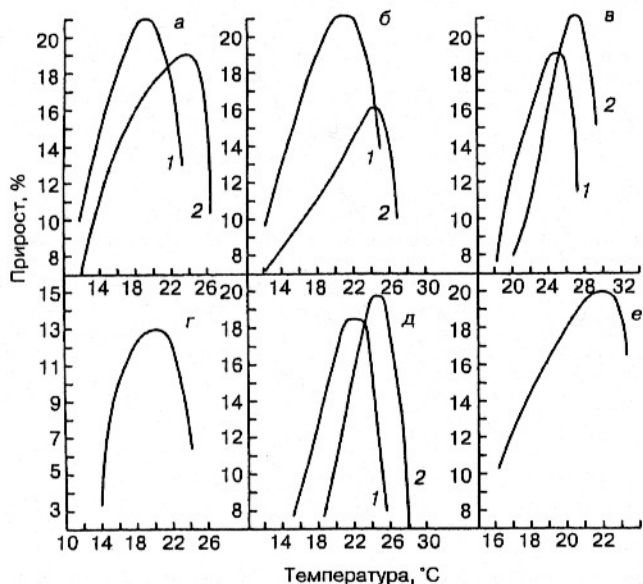


Рис. 38. Температурные кривые скорости роста (% в сутки) молоди осетровых:
 а – белуга (1 – возраст 10 сут, масса тела 0,13–0,4 г; 2 – 25 сут, 1–7 г);
 б – шип (1 – 5 сут, 0,04–0,12 г; 2 – 30 сут, 0,9–1,7 г); в – северюга (1 – 10 сут, 0,06–1 г; 2 – 20 сут, 0,3–0,8 г); г – стерлядь 0,02–500 г;
 д – русский осетр (1 – 5 сут, 0,06–0,11 г; 2 – 15–25 сут, 0,1–0,7 г); е – веслонос 1–3,6 г
 (Гершанович и др., 1983; цит. по Горский, Яржомбек, 2001)

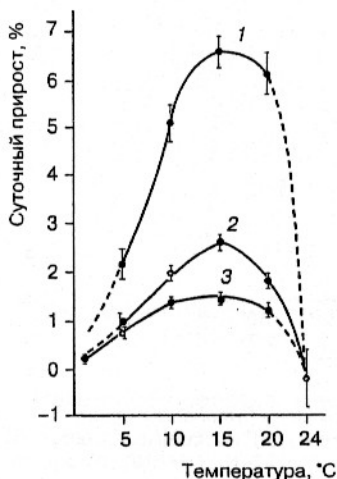


Рис. 39. Зависимость суточного прироста нерки от температуры воды:
 1 – масса тела 0,5–1,5 г; 2 – 1,9–5,2 г;
 3 – 4,2–30,1 г (Shelbourn et al., 1973; цит. по Яржомбек, 2000)

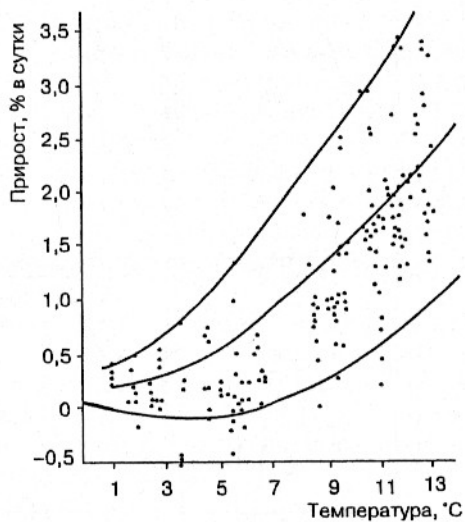


Рис. 40. Зависимость суточного прироста мальков семги от температуры воды (Лейзерович, 1980; цит. по Яржомбек, 2000)

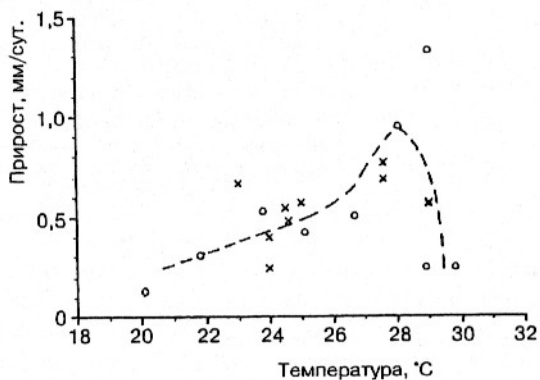


Рис. 41. Зависимость роста тепловодной камбалы *Symphurus plagiusa* от температуры воды (Reihert & Van der Veer, 1991; цит. по Яржомбек, 2005)

Таблица 56. Относительные показатели скорости роста радужной форели.
Оптимальная температура 17–19 °С (Купинский и др., 1983)

7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17–19	20	21	22	23
0,4	0,46	0,55	0,65	0,71	0,8	0,83	0,87	0,91	0,94	1	0,93	0,87	0,75	0,5

Таблица 57. Влияние температуры воды на скорость роста мальков
белого толстолобика более 100 мг (Купинский, Резников, Баранов, 1983)
Оптимальная температура 24–27 °С

Температура	Скорость роста	Температура	Скорость роста
15	0,02	23	0,89
16	0,1	24	0,96
17	0,24	25	0,99
18	0,36	26	1
19	0,48	27	0,98
20	0,6	28	0,82
21	0,7	29	0,55
22	0,8	30	0,1

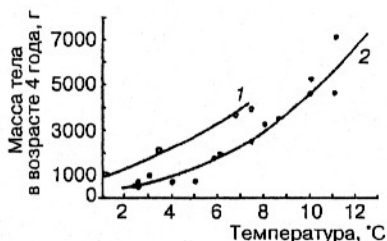


Рис. 42. Зависимость роста стад трески от средней температуры обитания:
1 – тихоокеанская треска, 2 – атлантическая треска

Некоторое представление о влиянии температуры на рост можно получить из данных, где осредненная кривая роста приводится на фоне динамики годовой температуры (рис. 43) (по данным

П.Я Тугариной и Е.С. Гоменюк 1967; цит. по Яржомбек, 2000), и можно судить, что байкальский хариус перестает расти при температуре 2–3 °С и хорошо растет при температурах до 16 °С.

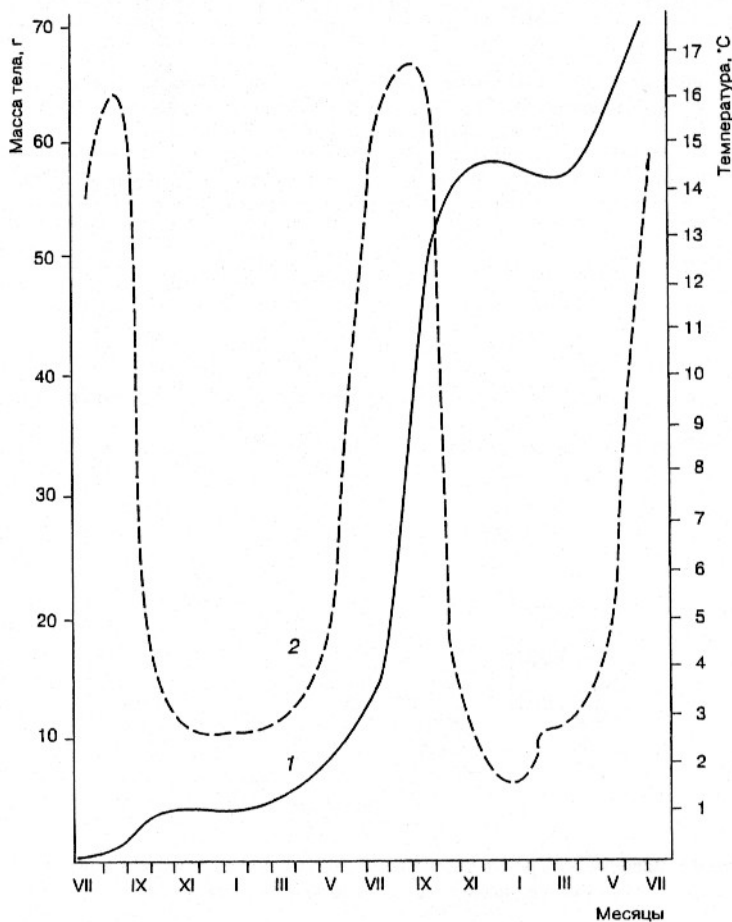


Рис. 43. Рост байкальского хариуса в первые три года жизни на фоне сезонной динамики температуры воды

Если анализируются данные, собранные равномерно в разные сезоны в течение года, то может проявиться сезонный ритм роста – замедление, остановка роста и даже уменьшение размера и массы тела зимой и возобновление с весны до поздней осени. Такие сведения имеются, хотя обоснованные фактические данные (рис. 44) среди них редки. Чаще приводятся результаты осмысления и обработки собранного материала (рис. 45, 46, 47, 48) и методика получения этих результатов остается на совести исследователей. Очень часто сезонные явления «тонут» в гуще «серого шума» индивидуальных колебаний.

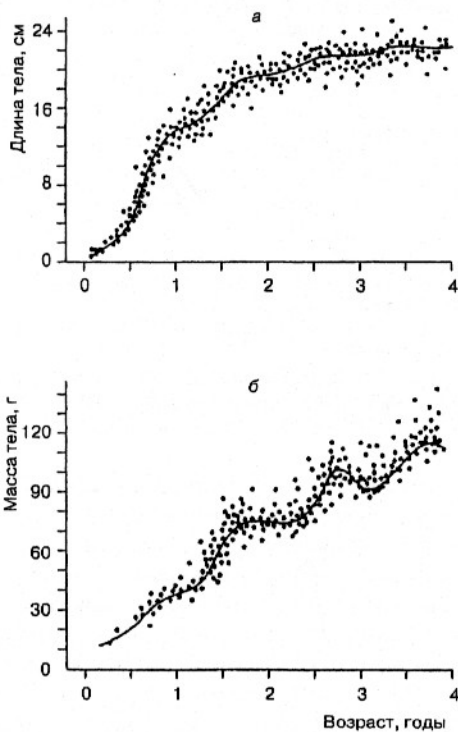


Рис. 44. Линейный (а) и весовой (б) рост иваси (Швидкий, Вдовина, 1993; цит. по Богданов и Яржомбек, 2002)

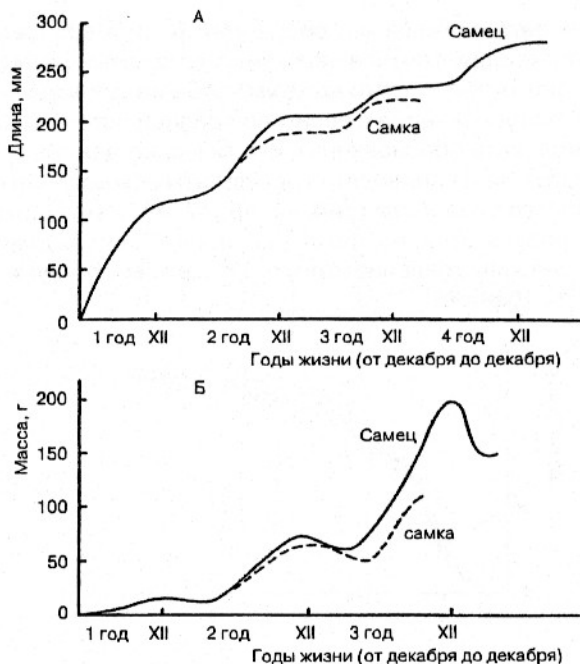


Рис. 45. Линейный (А) и весовой (Б) рост беломорской наваги (Николаев, 1957; цит. по Яржомбек, 1998)

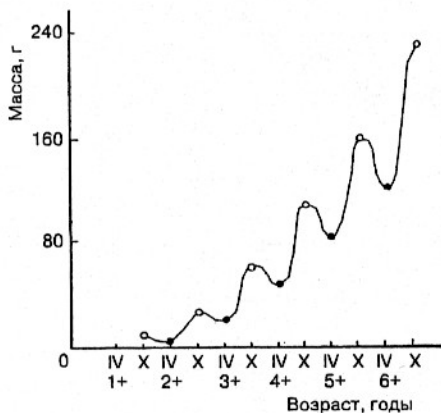


Рис. 46. Весовой рост черноморской скорпены (Яковлева, Шульман, 1977; цит. по Яржомбек, 2006)

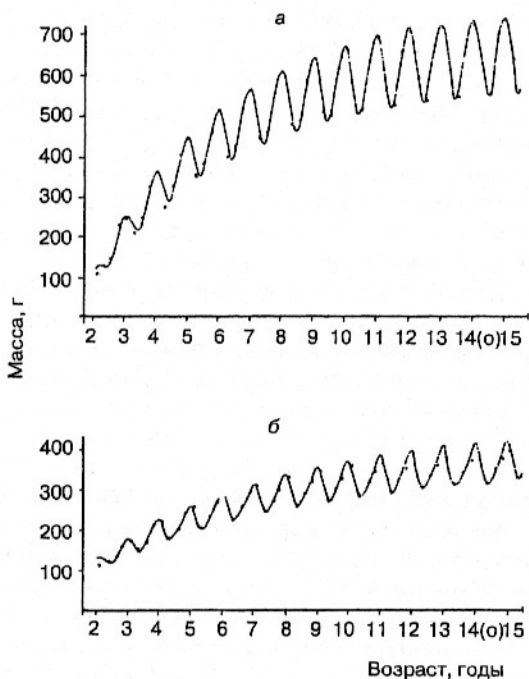


Рис. 47. Весовой рост самок (а) и самцов (б) морского языка (Sager, 1987; цит. по Яржомбек, 2005)

При «обратном расчислении роста» по чешуе сближенные зоны склеритов являются «годовыми марками» возраста. Расстояние на чешуе от марки до марки пропорционально увеличению длины тела за год. Однако, при зимней остановке роста не растет и чешуя. Это значит, что кривая линейного роста должна иметь зимние горизонтальные участки. Зона сближенных склеритов – годовое кольцо – может образоваться в начале ростового периода. И.Б. Бирман (1985) определил, что у дальневосточных лососей в Тихом океане годовое кольцо закладывается в начале мая. В. Ф. Бугаев установил, что у озерной молоди нерки годовое кольцо закладывается весной, еще до полного распаления льда. Он не без оснований полагал, что рост начинается при весеннем изменении освещеннос-

ти и удлинении светового дня. Мы (Ведищева, Яржомбек, 2002), произведя обратное расчисление роста по чешуе северокурильского кижуча и тихоокеанской кеты, учли длительность зимнего периода и получили «ступенчатые» линии роста для рыб с разной историей жизни (см. рис. 22, 24).

Это означает, что плавные (не ступенчатые, не волнистые) кривые роста длины и массы тела рыб, обитающих в условиях выраженной сезонности, являются явным упрощением. Для выражения роста с сезонными колебаниями формулы значительно усложняются. Для аппроксимации динамики длины тела, игнорируя возможное небольшое уменьшение при зимнем голодании, ступенчатость изменения длины отражается введением в формулу косинуса показателя возраста. При аппроксимации волнообразной динамики массы в формулу вводится синус показателя времени (возраста). Однако навряд ли рост подчиняется именно тригонометрическим функциям.

Рыбы при голодании теряют массу мягких тканей, при нересте теряют массу половых продуктов. Поэтому тщательно изученная «кривая весового роста» не только «ступенчатая» как «кривая линейного роста», но «волнистая».

Экспериментаторы МГУ под руководством проф. А.С. Константинова на ряде примеров показали, что при переменной температуре в области температурного оптимума наблюдается более быстрый рост – до полутора раз по сравнению с постоянной температурой. Оптимальная скорость изменения температуры для разных видов 0,5–1,5 °С/ч. Температурный интервал колебаний до 6 °С (Зданович, 1987). Это подтверждается и более ранними публикациями (Бретт, 1983). М. Азаза с сотрудниками (Azaza et al., 2010) подробно исследовали влияние ежесуточных температурных колебаний в пределах от 1 до 6 °С от оптимума (30 °С) на нильской тилпии различных размеров – от личинок до половозрелых. Они обнаружили небольшое увеличение скорости роста (на несколько %). Наилучшие результаты у личинок были при пределах колебаний 6 °С, у взрослых 1 °С.

С.Б. Купинский и С.А. Баранов (1985) сделали предположение, что скорость роста у рыб, обитающих в разных климатических (температурных) поясах, находится в прямой связи с температурой. Взяв за критерий введенный ими «коэффициент массонакопления», находящийся для прудовых объектов (карп, толстолобики,

амур) в области 0,19–0,24 они предположили, что для антарктических рыб, обитающих при температурах близких к 0 °С, этот показатель должен иметь величину порядка 0,015, для налима с оптимумом роста порядка 10 °С – 0,03–0,04, для тропических рыб с температурным оптимумом роста 37–38 °С – 0,5–0,6. Однако приспособление холодноводных обитателей, полярных и приантарктических рыб к обитанию при низких температурах позволяет некоторым из них демонстрировать весьма быстрый рост. Так патагонский клыкач (*Dissostiscus eleginosus*) по скорости роста не уступает амурскому сазану и щуке, нототения Росса (*Notothenia rossi*) не уступает в росте волжской стерляди.

Годовой ход температуры в водоеме, где обитает рыба, зависит от географической широты местности и особенностей водоема. В приполярных областях температура колеблется в пределах величин ниже 0 °С зимой и до 10–12 °С летом. В бореальных областях летняя температура в мелководных континентальных водоемах может летом подниматься до 25 °С, опускаясь зимой до величин, близких к 0 °С. В тропических водоемах температура воды обычно колеблется в пределах 28–33 °С (рис. 48). В зависимости от годовой динамики температуры воды «вегетационный период» – период роста рыб – может иметь различную продолжительность. Сами рыбы, как было показано, имеют разные пределы ростовых температур. В средней полосе России период роста туводных рыб приблизительно 100 сут. Для ряда рыб длительность периода роста можно принять полгода (180 сут) тем более, что рыбы могут осуществлять сезонные миграции, выбирая более подходящие для жизни температуры. В тропиках (Куба, Вьетнам) объекты нашего прудового рыбоводства (каarp, растительноядные рыбы) оказываются в температурных условиях оптимума роста в течение всего года и «вегетационный период» для них в 3–4 раза дольше, чем в России. Годовик карпа на Кубе или во Вьетнаме проживает в год как бы 3–4 «наших» года и к тому же при температуре более близкой к оптимальной, чем у себя на родине.

Сводку по динамике температуры в районе естественного обитания и прудового выращивания растительноядных рыб «амурского комплекса» (толстолобики, амур) сделал И. Ктамуханга (1992; цит. по Ведищева и Яржомбек, 2007). На рис. 48 можно видеть, что рост этих рыб в р. Амур может иметь место в течение приблизительно 4-х мес. (июнь–сентябрь), в южных районах России на

1–2 мес. дольше (около 180 сут), в тропической Руанде круглый год, во Вьетнаме температура воды в летние месяцы может даже превышать оптимальную. В водоемах средней России температура воды зимой понижается до температур близких к 0 °С, а летом может превышать 20 °С. В табл. 58 приведен средний многолетний температурный режим в прудах Краснодарского края (Шаговский, 1998; цит. Ведищева и Яржомбек, 2007). Температура активного роста растительноядных рыб превышает 14 °С и рост в данном случае может продолжаться 6 мес. (180 сут).

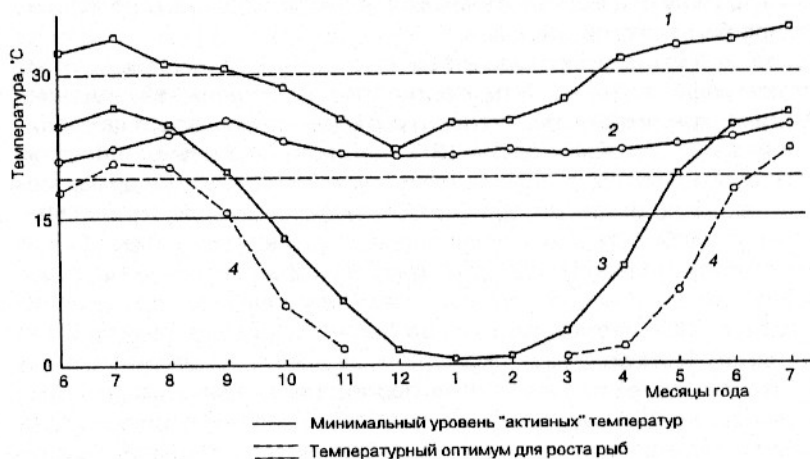


Рис. 48. Годовой ход температуры воды в водоемах Вьетнама (1), Руанды (2), на юге России (3) и в р. Амур (4)

В пределах температурной толерантности, при прочих благоприятных условиях, скорость весового роста имеет вид ассиметричной колоколообразной кривой. Физико-химическая интерпретация по Аррениусу (геометрическая прогрессия) даже восходящей части этой линии является большой натяжкой, хотя иногда для некоторого температурного интервала вычисляется «коэффициент Q10» (возрастание скорости роста при увеличении температуры на 10 °С). Математическое (в виде формулы) выражение зависимости скорости роста рыбы от температуры сложно. Гораздо проще выражать зависимость в виде таблицы коэффициентов. У. Риккер

(1983), рассмотрев различные формулы, аппроксимирующие зависимость скорости роста рыб от температуры воды, пришел к выводу, что «при отсутствии всесторонне обоснованной или хотя бы удобной математической зависимости, отыскание которой с годами становится все менее вероятным, этот вид представления данных (в виде таблицы, А. Я) является весьма полезным и информативным».

Таблица 58. Средняя многолетняя температура воды и воздуха в прудовых хозяйствах Краснодарского края

Месяцы	Температура, °С	
	воздуха	воды
Январь	-3,3	1,4
Февраль	-3,0	1,8
Март	5,8	4,4
Апрель	15,7	10,6
Май	22,8	16,6
Июнь	23,5	21,3
Июль	24,9	24,8
Август	24,7	23,7
Сентябрь	21,1	18,4
Октябрь	15,4	15,5
Ноябрь	9,0	6,3
Декабрь	-2,7	2,7
Средняя годовая	12,8	12,3

Излагая сведения о сезонности роста следует оговориться, что кроме годовых циклов роста, связанных с температурным режимом водоема, могут иметь место *эндогенные* циклы, присущие самому организму. Во всяком случае, имеются данные экспериментов, в которых рыба в определенное время года переставала питаться и расти, несмотря на комфортную температуру. При выращивании гольцов в условиях стабильной температуры, освещенности и

кормления наблюдалось понижение массы тела и упитанности перед осенью – временем естественного нереста (см. рис. 35) (Seatner et al., 1996; цит. по Яржомбек, 2000).

Скорость эмбрионального роста изменяется с температурой. О влиянии температуры можно судить по изменению длительности эмбрионального периода в зависимости от температуры. Предположив, что выклев происходит при одной и той же массе личинки при любой температуре (это не всегда так, и не совсем так), можно рассмотреть обратную функцию зависимости скорости роста от времени. И. Хела и Т. Лаевасту (Hela & Laevastu, 1961) выразили зависимость длительности эмбрионального развития трески, океанической сельди и сардины *Sardinops melanosticta* в виде экспоненциальных функций:

$$\text{Треска } 4 + 44,7 e^{-0,167T}$$

$$\text{Сельдь } 7 + 30,3 e^{-0,215T}$$

$$\text{Сардина } 0,5 + 28,8 e^{-0,159T}$$

Принимая обратные величины длительности развития до выклева за скорость эмбрионального роста, и выразив их в виде относительных величин, взяв за единицу скорость роста при 15 °С, можно получить семейство линий, дополнив их логически в области высоких температур (табл. 59). Кривые не могут «уходить в бесконечность» при безграничном увеличении температуры при формальном использовании формул. Автором здесь принято, что губительной для эмбрионов трески является температура около 20 °С (авторами прослежено развитие при температуре до 14 °С), для сельди – 24 °С (авторами прослежено развитие при температуре до 20 °С), для сардины – порядка 30 °С (авторами прослежено развитие при температуре от 10 до 20 °С).

Таблица 59. Числовые значения зависимости «скорости» эмбрионального развития от температуры – за единицу принята скорость при 15 °С

Температура, °С	Треска	Сельдь	Сардина
0	0,225	0,156	0,0001
5	0,48	0,32	0,02
10	0,79	0,62	0,485
15	1	1	1
20	0,135	1,125	1,86

Из данных табл. 59 видно, что в выбранном масштабе чем более теплолюбива рыба, тем более «крута» температурная кривая роста, т. е. тем больше величина Q_{10} – ускорение процесса при повышении температуры на $10\text{ }^{\circ}\text{C}$:

треска, $5\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $Q_{10} = 2,1$,

сельдь, $5\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $Q_{10} = 2,9$,

сардина $10\text{--}20\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $Q_{10} = 3,7$.

Влияние солености, как правило заключается в том, что пресноводные рыбы хорошо растут при солености от близкой к нулю (природная вода никогда не бывает дистиллированной) до изотонической солености порядка 6 ‰ . Большинство морских рыб хорошо растет при океанической солености ($34\text{--}35\text{ ‰}$) и при разбавлении до полутора раз. Проходные (лососи, осетровые, корюшки, дальневосточные красноперки), полупроходные рыбы (сиги, лещ, вобла) меняют среду обитания и в результате осморегуляторного физиологического метаморфоза приспосабливаются к росту в среде с разной соленостью. Ускорение роста лососей после катадромной миграции является не результатом попадания в более комфортную осмотическую среду, а результатом некоторого гормонального метаморфоза.

Влияние токсикации, выражающееся в ухудшении индивидуального роста в результате попадания в организм вредных веществ, многократно продемонстрировано в токсикологических экспериментах (Яржомбек, Михеева, 2008). Воздействие токсикации на естественную популяцию загрязненного водоема может иметь более сложный характер. Т.И. Моисеенко (2010) на ряде примеров показано, что кроме разреживания популяции в результате увеличения естественной смертности, имеет место селекция, ведущая к увеличению доли более устойчивых, созревающих в более раннем возрасте, «более упитанных» и, возможно, более быстрых растущих особей.

Влияние длины светового дня как сигнала эндогенных биологических ритмов обнаружено в ряде экспериментов. В.Ф. Бугаев обнаружил образование специфических структур («кольца») на чешуе озерной молоди нерки, показывающих возобновление роста весной при удлинении светового дня, когда вода подо льдом еще не начала прогреваться. Следует отметить, что температура воды в глубине озер зимой имеет величину порядка $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, при которых мо-

лочь лососей должна бы довольно заметно расти, но она худеет, несмотря на наличие пищи в желудке. На наличие некоторого эндогенного ритма указывают эксперименты с молодью арктического гольца (Jensen, 1985; цит. Яржомбек, 2000). Рыб содержали при постоянной температуре 4 °С (значительно ниже температурного оптимума) и при разных режимах освещенности (природном и постоянном). Рыбы переставали расти в сентябре вне зависимости от режима освещения. Это, возможно, указывает на некие эндогенные ритмы роста. При выращивании культурных карпов в полной темноте наблюдался или несколько замедленный или одинаковый рост при сравнении с естественной освещенностью (Meske, 1983; Ругин, 2009).

Насыщение воды кислородом при прочих равных условиях оказывает существенное влияние на скорость роста. Для разных рыб требуется разный минимум кислорода для обеспечения максимального роста: осетровые – выше 60% насыщения, лососевые – выше 50%, карп – выше 43%. 1/3–1/2 суток с пониженным в 2–3 раза насыщением слабо понижает скорость роста (Brett, 1979). Перенасыщение воды кислородом не оказывает отрицательного влияния на рост.

Пищевая обеспеченность определяет рост рыб. В экспериментальных условиях, при кормлении рыбы рост зависит от величины суточного рациона. Максимальная скорость роста имеет место при некоторой достаточной величине рациона оптимальной пищевой ценности. При уменьшении рациона неизбежно уменьшается скорость роста. При «поддерживающем рационе» рост не наблюдается. При недостаточном рационе наблюдается потеря массы, наибольшая при полном голодании. Вне зависимости от питания потери могут быть вызваны икрометанием, зякуляцией и другими выделениями. Это выражается в продолжении линии «отрицательного роста» в область «отрицательной величины питания» (рис. 49).

При исследовании роста в естественной среде данные об увеличении или уменьшении скорости роста в ряде случаев находят объяснение в изменении кормовой базы. Так Е.А. Федотова и К.В. Тылик (2009) нашли связь понижения скорости роста балтийской салаки после 1983 г. с заменой более крупного солелюбивого зоопланктона (калянус) на более мелкий (акартия, темора) в связи с опреснением района. В других случаях изменение кормовой базы выступа-

ет опосредованно, как результат значительного увеличения или уменьшения численности рыб.

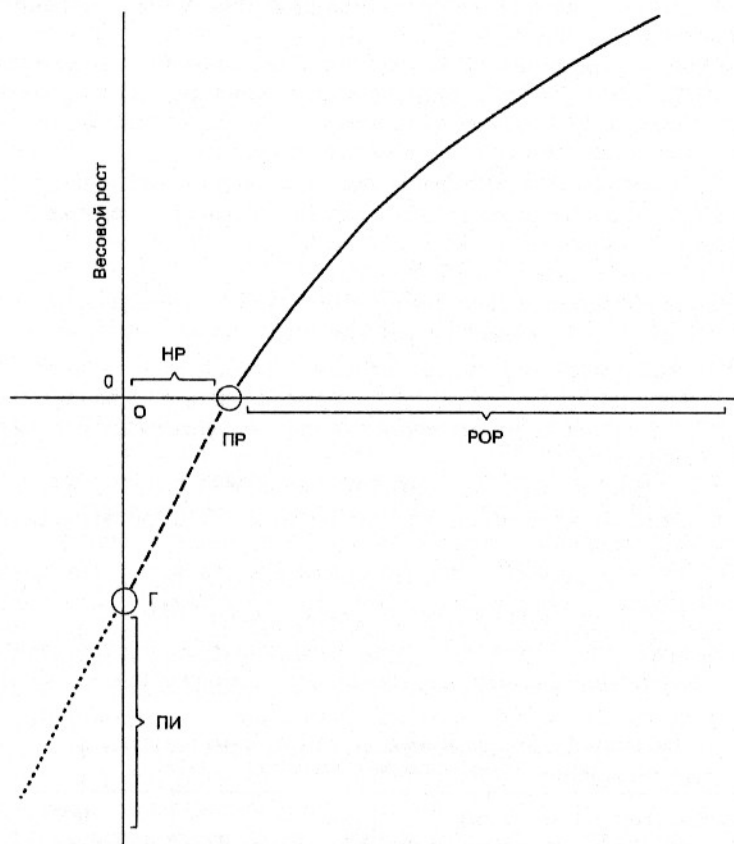


Рис. 49. Зависимость роста и истощения от питания:

Г — полное голодание, НР — недостаточный для роста рацион,
 ПР — поддерживающий рацион, РОР — рацион, обеспечивающий рост,
 ПИ — потери при икреметании и других выделениях

А. Хамада с сотрудниками (Hamada et al., 1975) на основании исследований на карпах (от 2 мг до 300 г) в аквариумах при кормле-

нии полноценным кормом (олигохеты «трубочник») сделали следующие выводы:

1. Рост карпа определяется величиной рациона «Р» и эффективностью трансформации пищи «Ср».

2. Суточный рацион «Р» при 25 °С пропорционален массе в степени две трети (0,6666) – уменьшается по мере роста от 1 г до товарной массы (1 кг) от 109 до 10 %

$$P = K_p M^{0,666} = 1,094 M^{0,666}$$

3. Эффективность трансформации пищи «Ср» постепенно понижается по мере роста от 1 г до товарной массы (1 кг) при 25 °С от 0,33 до 0,2

$$C_p = K_c M^{0,07} = 0,331 / M^{0,07}$$

4. Суточный привес выражается формулой

$$dM/dt = K_p \cdot K_c \cdot M^{3/5},$$

где K_p – коэффициент питания (относительная величина рациона), K_c – коэффициент эффективности трансформации корма в массу тела. При 25 °С максимальный рост карпа как функция возраста выражается формулой

$$M_t = (2/5 K_p \cdot K_c \cdot T)^{5/2} = (0,4 \cdot 0,331 \cdot 1,094 T)^{2,5} = 0,00793 T^{2,5}$$

5. С учетом температуры (t) в области 16–23 °С формула роста массы имеет вид:

$$M = (2/5 K'_p \cdot K_c T)^{5/2} e^{0,258t} = 1,294 T^{2,5} (0,4 \cdot 0,078 \cdot 0,331 T)^{2,5} = 1,294 T^{2,5} \times 1,084 \times 10^{-5} T^{2,5}, \text{ где } K'_p \text{ – это } K_p \text{ при } 0 \text{ } ^\circ\text{C}.$$

Рост прудового карпа при разных температурах в соответствии с этими закономерностями дает динамику, изображенную в табл. 60.

Таблица 60. Рост прудового карпа (г) при разных температурах по расчетным формулам (Hamada et al., 1975)

Возраст, сут	25 °С	20 °С	16 °С
10	2,5	0,60	0,21
20	14	3,4	1,2
30	39	9,3	3,3
100	793	189	67

Понятно, что такой рост возможен только в искусственных, регулируемых условиях при стабильной температуре. В естественных

условиях температура имеет некоторую динамику, влияющую на скорость роста.

При уменьшении рациона рост может сколь угодно сильно замедляться вплоть до отрицательных величин. При стабильной температуре рост зависит от интенсивности питания, но не линейно, а асимптотически – до некоторого предела определяемого потенциальной работоспособностью пищеварительной системы. При высокой интенсивности питания усвоение пищи ухудшается. Превышение некоторой интенсивности кормления не ведет к дальнейшему ускорению роста. Это показано в экспериментальных аквариальных условиях на карпе (Яржомбек, 1996) и на ряде других рыб (Huisman, 1976; цит. по Яржомбек, 1996).

Величина рациона рыб в естественных условиях рассчитывается на основании данных о количественном показателе содержимого желудка и скорости переваривания, которая зависит от температуры и характера корма. Предложены методы и формулы расчета величины рациона, по суточной динамике наполнения пищеварительного тракта, например формула Байкова, модель дос Сантоса и другие, но они мало применимы при исследовании рыб в естественной среде. Ко всему прочему следует добавить, что попадание рыб в орудие лова по-видимому связано с накормленностью рыбы. Во всяком случае, оказалось (Яржомбек, 2005), что в дрейфтерную сеть в море попадают по большей части лососи со слабым наполнением желудка, возможно более голодные и более активные. Поэтому влияние питания на рост рыб в естественной среде пока может обсуждаться только на качественном уровне.

По-видимому ускорение роста рыб в естественных условиях при разреживании популяции в результате интенсификации промысла в значительной степени, а может быть и в основном зависит от улучшения кормовых условий.

Археологические исследования на местах древних и даже средневековых поселений дают материалы (кости и чешуя рыб из «кухонных куч»), по которым можно судить о скорости роста рыб в прежние времена. Волжская севрюга, которую ловили наши предки была более многочисленна и росла медленнее чем сейчас, когда ее стало гораздо меньше. 12-летняя севрюга была на 3,2 см, а 19-летняя даже на 15 см меньше, чем сейчас. Донская севрюга сейчас на 11 см, а 12-летняя даже на 29 см длиннее, чем во времена наших предков.

Увеличение добычи арктического гольца в скандинавском оз. Такватн в 1989 г. в четыре раза, по сравнению с 1984 г., привело к тому, что 12-летние рыбы стали весить 800 г вместо прежних 100 г (Amundsen et al., 1991; цит. по Яржомбек, 2000). Скорость роста («барановский» коэффициент Км) в данном случае увеличилась ровно вдвое. Ускорение роста атлантической трески наблюдается в последние десятилетия в связи с интенсивным промыслом (Ярагина и др., 1996).

П.А. Моисеев (1946) показал, что в связи с усилением промысла камбал в зал. Петра Великого ускорился их рост (табл. 61). До 1930 г. промысла камбал практически не было. В 1930 г. вылов составил 1 тыс. т и далее, вплоть до 2010 г., среднегодовой вылов составляет величину порядка 3–5 тыс т. То есть последние 80 лет промысловая нагрузка на камбал остается довольно постоянной, а воспроизводство биомассы находилось на некотором стабильном уровне, обеспечивавшем стабильный улов. В табл. 61 приводятся сравнение роста желтоперой камбалы по материалам 1928 и 1933 г. В качестве характеристики массы тела использовалась величина $0,01L^3$. Можно видеть, что скорость роста рыб в возрасте 2–5 лет увеличилась в интенсивно облавливаемой популяции приблизительно вдвое по сравнению с «девственной» популяцией.

Таблица 61. Показатели роста желтоперой камбалы зал. Петра Великого до начала специализированного промысла (1928 г.) и при наличии интенсивного промысла (1933 г.)

Возраст, годы	1928 г.			1933 г.		
	Длина, см	Масса, г	Средний относительный прирост, %	Средний относительный прирост, %	Масса, г	Длина, см
1	5,15	1,37	2,00	2,40	5,80	8,34
2	10,25	10,77	0,19	0,43	28,03	14,1
3	15,40	36,52	0,11	0,26	73,47	19,44
4	20,45	85,50	0,08	0,18	143,8	84,32
5	25,06	157,38	0,06	0,11	211,62	27,66

Осуществив линейную интерполяцию показателей средней скорости роста и сравнивая камбалу с разной массой тела (табл. 62),

можно видеть, что рост рыбы ускорился приблизительно втрое, особенно сильно на стадии 2-годовика (10 г) – почти в 20 раз.

Таблица 62. Среднесуточный прирост (%) желтоперой камбалы до и после интенсификации промысла

Годы	Масса тела, г				
	1,5	10 г	50 г	100 г	150 г
1828	Меньше 2	0,12	0,10	0,07	0,06
1933	Больше 3	2,20	0,35	0,22	0,18

Белокорый палтус в Петропавловско-Командорском районе в настоящее время в 13-годовалом возрасте достигает средней массы 17 кг, тогда как в прежние времена (Моисеев, 1953; цит. по Яржомбек, 2005) он весил в этом возрасте всего 6 кг. Белокорый палтус в районе о. Шумагин в 1965 г. рос быстрее, чем в 1929 г. – 12-летние рыбы весили в среднем 12 кг против 8 кг (Clark, 1999; цит. по Яржомбек, 2005). Атлантический белокорый палтус в водах Исландии в 1980-е гг. рос быстрее чем в 1960-е гг. (Godo, Naug, 1999; цит. по Яржомбек, 2005). Черный палтус Баренцева моря в 1990-е гг. (Кузнецова и др., 2001, цит. по Яржомбек, 2005) рос быстрее чем в 1970-е гг. (Krzykawski, 1976; цит. по Яржомбек, 2005).

Тихоокеанский черный палтус в районе западной Камчатки в 1930-е гг. в 5-летнем возрасте имел среднюю массу тела 0,75 кг, а в 16-летнем – 5,5 кг (Моисеев, 1953; цит. по Яржомбек, 2005). В 1970-е гг. тот же палтус в 5-летнем возрасте имел среднюю массу тела около 1,6 кг, а в 16-летнем – 8,2 кг (Новиков, 1974; цит. по Яржомбек, 2005). Принимая весовой рост этой рыбы пропорциональным возрасту в степени 1,6, можно рассчитать некий показатель роста «подобный барановскому». В этом случае до 5-летнего возраста скорость роста в прежние времена (когда удавалось добывать в год до 78 тыс. т этого вида) была в 1,6 раза быстрее, чем после перелома, когда добыча уменьшилась до нескольких тыс. т. Скорость роста от 5 до 16 лет отличалась всего в 1,16 раза. То есть разрежение популяции значительно ускоряло только рост молодежи.

Прекращение промысла или крупномасштабные рыболовные мероприятия ведут к замедлению роста рыбы. Искусственное разведение кеты и горбуши на о. Хоккайдо, увеличившее в 1990-е гг.

численность лососей в Северо-Западной Пацифике на порядок, привело к понижению массы тела нерестовой кеты в среднем на 100 г и увеличению возраста полового созревания на год с 3,5 до 4,5 лет (Kaeriyama, 1996; цит. по Яржомбек, 2000).

Как известно, динамика численности горбуши характеризуется чередованием урожайных и неурожайных лет. В урожайные годы, когда горбуши в океане много, она не только растет медленнее сама, но также оказывает влияние на рост других лососей (Ruggeron et al., 2009). Показано, что в годы высокой численности горбуши р. Юкон, замедляется рост нерки, являющейся ее пищевым конкурентом, но рост чавычи, питающейся организмами более высокого трофического уровня, ускоряется.

А.А. Смирнов (2009) сообщает, что гижигинско-камчатская сельдь в годы высокой численности на 1,2 см мельче, чем в в годы низкой численности – на 12–14,5% меньше по массе тела.

Л.Б. Кляшторин и А.А. Любушин (2005), рассматривая вопрос о влиянии численности популяций очень многочисленных рыб (лососи, сардины), не отрицали, что кормовые условия в море могут влиять на скорость роста. Однако, они полагали, что фактор «выедания» кормовых организмов (для лососей это планктон – ракообразные и крылоногие моллюски и нектон – мелкая рыба и кальмары) не объясняет всей суммы наблюдаемых явлений, связанных с ростом. Они полагали, что рост лососей в море происходит в условиях избытка доступных кормовых ресурсов. Дальневосточные лососи используют только 0,04–0,15 % годовой продукции кормовых организмов. Рассматривая сведения о длине тела производителей японской кеты в зависимости от численности промыслового стада (рис. 49) от нескольких миллионов до почти 80 млн, они обращают внимание на следующие моменты. При возрастании численности до 15–30 млн экз. размер производителей увеличивается. При возрастании численности от 30 до 40 млн размер рыб уменьшается. При дальнейшем росте численности от 40 до 80 млн размер производителей стабилен и средняя длина составляет приблизительно 96 % (88 % по массе) от средней многолетней. По-видимому, на разных отрезках этой зависимости играют роль разные факторы. Не исключаю, что в области малых величин численности популяции именно обилие пищи вызывало увеличение размеров производителей кеты. В области высоких значений численности кеты, как полагают Кляшторин и Любушин, снижение размера производителей

могло происходить из-за увеличения энерготрат на пространственное расселение по акватории океана.

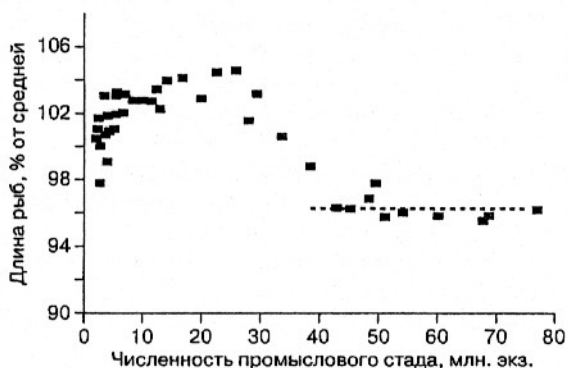


Рис. 50. Изменение длины тела производителей кеты в зависимости от численности промыслового стада

Снижение скорости роста японской кеты в результате крупномасштабных рыбоводных мероприятий привело также к увеличению приблизительно на один год возраста полового созревания. Следует иметь в виду, что при более медленном росте лосося, задерживаясь в море еще на год, за это время могут вырасти и обогнать в размерах рыб, созревших раньше их (табл. 63).

Таблица 63. Рост в море амурской кеты (г), созревающей в разных возрастах (сводка, Яржомбек, 2000)

Возраст	0+	1+	2+	3+	4+
Созревание 2+	258	1535	2886		
Созревание 3+	210	1087	2451	3951	
Созревание 4+	203	951	1915	3453	5111

И. Хияма с сотрудниками (Hiyama et al., 1998) обнаружили значимую обратную корреляцию размера и массы тела у япономорской горбуши с величиной ее стада. То есть, чем больше горбуши было в

море, тем она была мельче. Они связывали это с пищевой конкуренцией и обнаружили положительную корреляцию длины и массы тела, а также коэффициента упитанности с обилием планктона. Конкурентные отношения, ведущие к изменению скорости роста, могут возникать и с другими видами. О.С. Темных (1999) показала, что всплеск численности сардины-иваси в Японском море в 1970–1980-е гг. также вызвал уменьшение массы тела приморской горбуши.

Нередко при интродукции вида в новый ареал наблюдается вспышка численности и увеличение скорости роста, а при дальнейшем значительном увеличении биомассы в замкнутой системе (озере, водохранилище) именно ухудшение кормовых условий вызывает дальнейшее замедление роста. Е.Г. Погодаев с сотрудниками (2010) изучали рост кокани (жилой нерки) в камчатских озерах, после ее переселения из оз. Кроноцкое. В озере Толмачевское (до интродукции кокани безрыбное) рост и размер рыбы в первые годы увеличились по сравнению с родным водоемом. После возникновения перенаселенности и ухудшения кормовой базы рыба снова измельчала (табл. 64). Авторы резонно полагают, что при улучшении кормовых условий преимущество получают генотипы с высоким потенциалом роста, а при перенаселении и вызванном этим уменьшением кормности преимущество получают генотипы с низкой способностью роста. Высокая плодовитость рыб позволяет довольно быстро перестраивать генофонд популяции посредством отбора.

Таблица 64. Изменение размеров производителей кокани при пересадке из оз. Кроноцкое в оз. Толмачевское

Год	Длина тела, см	Масса тела, г	Примечания
1985	23,4 (21,7–27,5)	197,6 (110–270)	Оз. Кроноцкое (исходная)
1991	42,6 (25,6–52,5)	1100 (210–2050)	Оз. Толмачевское (расцвет)
2008	23	200	Оз. Толмачевское (пессимум)

Увеличение плотности посадки карпа в пруды при экстенсивном выращивании ведет к замедлению роста определенно в связи с обеспеченностью естественным кормом. Ф.М. Суховерхов (1953)

сообщает, что при выращивании «ремонта» – племенного материала в условиях разреженной посадки и питания естественной кормовой базой получают следующие весовые показатели карпа:

- сеголетки – 50–60 г
- двухлетки – 1000 г
- трехлетки – 2000 г
- четырёхлетки – 3000 г.

В подобных прудах, но при более плотной посадке без подкормки товарная рыба за лето (100 дней) вырастает от 500 до 700 г. Применяя для сравнения по скорости роста «барановский коэффициент роста», получаем величины:

- для разреженной посадки – 0,193
- для плотной посадки – 0,028.

То есть в результате недостатка корма рост был почти в 7 раз медленнее.

Выращивание пестрого толстолобика (зоопланктофаг) на Кубе (Багров, 1983) от 18 г в течение 113 сут при плотности посадки 2000 шт/га давало среднюю массу 147 г, а при плотности посадки в 8 раз меньше (250 шт/га), более чем втрое крупную рыбу, – 550 г. «Коэффициент роста K_m » для разреженной посадки принял значение 0,141, а для плотной посадки – вдвое меньше – 0,0705.

Травоядный белый амур при плотности посадки 2000 шт/га имел в конце выращивания среднюю массу 137 г, а при 350 шт/га – 320 г (Багров, 1983). Скорость роста в данном случае при уменьшении плотности посадки в 5,7 раза понижалась в 1,6 раза (по величине « K_m »). Автор полагает, что различия в росте были вызваны разной обеспеченностью пищей (растительностью).

В принципе возможно рассчитать как влияет изменение плотности популяции на скорость роста. Однако, материалы, которыми мы в настоящее время располагаем, очень разнородны и часто не настолько полны, чтобы сделать корректные расчеты. В самом общем виде, в качестве предположения можно выдвинуть гипотезу, что при «заполнении экологической емкости» какой-либо популяции (когда биомасса необлавливаемой популяции стабилизируется) скорость роста уменьшается по сравнению с ростом при очень сильном разреживании приблизительно вдвое. В рыбоводной практике, при переуплотненной посадке и отсутствии искусственного кормления скорость роста, естественно, может уменьшаться сколь угодно сильно, вплоть до полного отсутствия роста.

ОЦЕНКА И СРАВНЕНИЕ РОСТА РЫБ

Сравнение роста рыб имеет ряд аспектов, связанных с решением специфических задач.

1. Сравнение роста одного и того же экземпляра в разных возрастах.
2. Сравнение роста рыб одного и того же вида в разных условиях.
3. Сравнение роста рыб разных пород и стад (генетических линий).
4. Сравнение роста рыб разных видов.
5. Сравнение роста рыб одинакового возраста.
6. Сравнение роста рыб одинаковой массы (размера).

Оценка индивидуального роста животных возможна при идентификации индивидуумов. А.А. Зотин (2009) выращивал моллюсков в отдельных емкостях, время от времени измеряя их и взвешивая. Такие эксперименты с рыбами мне неизвестны. Животных обычно при выращивании в общей емкости метят окрашиванием (Бекин, Бекина, Яржомбек, 1999), подкожной инъекцией красителей, нанесением на кожу криометок, подрезанием плавников (Яржомбек, 1996), нанесением «дырочек» на хвостовой плавник (Самарский, 2005) и другими способами. В этом случае удается в идентичных условиях при совместном содержании сравнивать рост рыб, подвергнутых различным манипуляциям, например, после обработки медикаментами (Яржомбек, Сторожук, Дейгин, 1994), после разных сроков голодания (Самарский, 2005). Мечение рыб и выпускание в водоем с надеждой на вторичную поимку обычно используется для изучения миграций и смертности рыб, но дает материал для изучения роста в естественной среде.

Получение сведений об индивидуальном росте рыбы в экспериментальных контролируемых условиях чрезвычайно интересно для понимания закономерностей роста в онтогенезе. Выполнение такой задачи в принципе возможно, но сопряжено с различными трудностями. Для получения сведений о динамике роста она должна неоднократно выниматься из воды и подвергаться различным противоестественным манипуляциям, которые являются для нее стрессом и могут повлиять на дальнейший рост. Практический интерес к тому же представляют не единичные данные, а некоторая значительная выборка. Длительность жизни промысловых рыб

обычно составляет несколько лет и слежение за ростом индивида проблематично. Некоторое количество регулярных данных имеется по росту меченых производителей прудовых рыб, которых взвешивают при взятии половых продуктов. При обратном расчислении роста длины тела по регистрирующим структурам получают именно индивидуальные данные. По ним можно судить о ежегодных приростах длины тела и об изменении скорости линейного роста с возрастом. При вторичной поимке меченых рыб также получают индивидуальные сведения о росте за ограниченный отрезок времени.

Сравнение рыб по потенциальной способности роста (максимальная скорость роста) должно проводиться на основании экспериментов в оптимальных для реализации роста условиях. Кроме того, сравниваться должны рыбы в том возрасте и при той массе тела, при которой наблюдается рост. Многие виды животных (в том числе рыб) по достижении некоторого возраста растут очень медленно или перестают расти, у большинства видов наблюдается явное замедление роста в репродуктивном возрасте и сравнивать их следует, учитывая эти особенности.

При сравнительном изучении роста различных породных групп (карпов, форелей) их выращивают в разных емкостях, садках, прудах. При наличии явных внешних отличий (форма тела, особенности чешуи, окраска) их можно выращивать совместно, т. е. в одинаковых условиях. При изучении наследуемости скорости роста, потомство скрещиваемых пар выращивается в разных емкостях (см. табл. 27).

В эксперименте удается создавать условия для корректного сравнения роста рыб одного вида: приблизительно одинаковая начальная масса, одинаковые или сходные условия выращивания. В этом случае сравнение может быть проведено по конечным или промежуточным размерно-весовым характеристикам, по величине суточного прироста в определенный срок выращивания (см. рис. 17). При таких экспериментах время эксперимента (выращивания) измеряется в сутках.

При изучении роста возникают проблемы, связанные со сравнением роста рыб разной массы, заведомо отличающихся потенциальной способностью роста – более молодые, мелкие растут быстрее. Выход из этого положения искали сотрудники лаборатории теоретических основ рыбоводства ВНИИ прудового рыбного хо-

зайства (см. гл. 4, Резников, Баранов, Стариков, Толчинский, 1978). Ими был введен в практику рыбоводства подход, основанный на оценке роста по сравнению с максимально возможным – «генетическим». Они принимали рост молоди прудовых рыб пропорциональным времени выращивания в кубической степени. Рыбы в этом случае сравниваются друг с другом по величине «коэффициента массонакопления» $K_m = (M_2^{1/3} - M_1^{1/3}) \cdot 3/L$.

При выведении этого критерия большую роль сыграл В.Ф. Резников – физик по образованию. Следует привести цитату из одной из основополагающих работ авторов (Резников и др., 1978): «С позиции механики сплошных сред проведен анализ закономерностей, определяющих скорость роста организмов. Полученные уравнения показывают, что скорость увеличения объема тела пропорциональна величине объема в степени 2/3.» Было предположено, что рост молоди всех рыб в оптимальных условиях происходит в соответствии с этой концепцией. Были рассчитаны коэффициенты роста для ряда объектов рыбоводства и рыболовства России (табл. 65). Использование этой концепции, несмотря на шокирующую механистичность, сыграло важную роль в упорядочении вопроса о результатах выращивания рыбы в товарном рыбоводстве.

Таблица 65. Сравнение максимальной скорости роста ювенильных стадий пресноводных рыб разных видов по «общему коэффициенту массонакопления K_m » (Купинский, Баранов, 1987)

Виды рыб	K_m	Виды рыб	K_m	Виды рыб	K_m
Плотва	0,058	Щука	0,134	Толстолобик лестрый	0,195
Семга	0,074	Пелядь	0,136	Толстолобик белый	0,214
Форель радужная	0,087	Омуль, Байкал	0,135	Амур белый	0,220
Лосось стального-головой	0,102	Сомик канальный	0,150	Буффало малоротый	0,226
Сиг, Волхов	0,114	Лещ	0,151	Судак	0,231
Нельма	0,115	Буффало черный	0,175	Карп	0,235
Тяляпия	0,120	Веслонос	0,188	Саврюга	0,253
Окунь	0,129	Бестер	0,190	Осетр русский	0,254
Осетр сибирский	0,128	Буффало большеротый	0,190	Белуга	0,293

Эти представления широко используются в прудовом рыбоводстве (Багров, 1983, Хайновский, 1993, Чертихин, 1993) для оценки роста при выращивании «товарной рыбы» (до 0,5–1,0 кг) от «посадочного материала» (5–50 г). Величина «коэффициента массонакопления K_m » для популярных объектов прудового рыбоводства – характеризующая скорость роста при оптимальных условиях товарного выращивания в «бройлерном» возрасте.

Вычисление максимальной величины « K_m » С.Б. Купинский, С.А. Баранов и В.Ф. Резников (1985) рекомендовали по величине среднего показателя плюс две величины «сигмы» (среднеквадратического отклонения), имея в распоряжении большое число экспериментальных данных – порядка 1000 и полагая, что в такой выборке имеются и результаты опытов с очень удачным сочетанием факторов среды и питания (Щербовски, 1981). Величина коэффициента K_m при выращивании товарной рыбы считается хорошей, если она не менее 0,7 от максимального значения. При сравнении совокупностей рыб с заведомо одинаковыми генетическими задатками, для которых принят одинаковый «коэффициент генетический K_g », мерой реализации максимальной скорости роста выступает отношение K_m/K_g .

Легко понять, что для расчета K_m годятся данные о росте длины тела, так как $M^{1/3}$ пропорциональна длине тела. В таком случае

$$K_m = 3 K_U^{1/3} (L_k - L_n) / T,$$

где K_U – коэффициент упитанности, равный $\approx 0,01$ для многих рыб «с обычной формой тела», а для прудового карпа $\approx 0,025$.

При температуре отличной от оптимальной, недостаточном содержании кислорода, при болезнях, при недостаточном или неполноценном питании рост может сильно тормозиться вплоть до отрицательных показателей (истощения).

При расчете коэффициента K_m для объектов прудового хозяйства, приближающихся по массе к производителям, величина коэффициента понижается. У белого толстолобика (р. Сырдарья) при массе 4–10 кг K_m понижается приблизительно в 4–5 раз (0,041–0,049) по сравнению с «бройлерным» возрастом (0,214), а далее – по мере приближения к предельной массе более 20 кг – K_m постепенно понижается еще в несколько раз (табл. 66). Это можно было бы понять без расчета, поскольку масса тела производителей растет от года к году скорее как арифметическая прогрессия ($M_t = 2,5T - 3$ – ежегодный средний прирост 2,5 кг), чем как «вздыб-

ленная» степенная зависимость. Сильное замедление весового роста в данном случае связано с наступлением полового созревания. Надо полагать, что в предельных возрастах рост прекращается и кривая роста имеет асимптоту, а «коэффициент роста» приближается к нулевому значению.

Таблица 66. Расчет «коэффициента роста по С.А. Баранову» для крупных белых толстолобиков по данным Н.Н. Таксынбаева (1998)

Возраст, годы	Масса тела, кг		Км* (по средним величинам)	Суточный прирост*, %
3+	4,0–4,7	4,4±0,2	–	–
4+	4,5–9,9	7,2±0,4	0,0487	0,274
5+	6,3–15,5	10,3±0,3	0,0408	0,200
6+	9,0–16,0	12,7±0,3	0,0262	0,116
7+	14,5–18,1	16,3±0,3	0,0337	0,138
8+	16,0–23,2	18,5±0,5	0,0183	0,070
9+	18,6–24,8	21,8±1,3	0,0212	0,091
10+	21,8–26,2	23,3±1,5	0,0143	0,037

* Коэффициенты вычислены из расчета периода роста 180 сут в год

В случае объектов товарного выращивания на стадии молоди – «бройлеров» этот подход оказывается весьма плодотворным. Однако, для сравнения видов необходима гарантия, что массонакопление (весовой рост) при постоянных условиях происходит хотя бы приблизительно как функция возраста в третьей степени или, что рост длины тела происходит как линейная функция возраста. Это наблюдается далеко не всегда. Легко понять, что при иных степенных зависимостях массы тела от возраста, подобный коэффициент может быть вычислен, но будет иметь другую величину:

$$\text{при } M_t = aT^{0,5} \quad K_m = 0,5(M_2^2 - M_1^2) / (T_2 - T_1);$$

$$\text{при } M_t = aT \quad K_m = (M_2 - M_1) / (T_2 - T_1);$$

$$\text{при } M_t = aT^{1,5} \quad K_m = 1,5(M_2^{0,667} - M_1^{0,667}) / (T_2 - T_1);$$

$$\text{при } M_t = aT^2 \quad K_m = 2(M_2^{0,5} - M_1^{0,5}) / (T_2 - T_1).$$

$$\text{В общем виде } M_t = aT^a \quad K_m = v(M_2^{1/a} - M_1^{1/a}) / (T_2 - T_1).$$

Естественно, для корректного сравнения роста по этому показателю должна быть принята зависимость с одинаковым показателем степени. Данные по рыбам, весовой рост которых аппроксимируется степенными уравнениями (табл. 67), показывают, что показатель степени «в» при числе возраста в годах колеблется в широких пределах, начиная от 0,54. Разумеется, сезонный ход роста может изменить характер зависимости также как метаморфоз, связанный с половым созреванием. При слежении за ростом рыбы в водоемах «на открытом воздухе», внешние условия должны вносить в величину общего коэффициента поправку (коэффициент экологический $Kэ$) – прежде всего, температурную поправку на отличие температуры от оптимальной (Баранов и др., 1979):

$$M_T = (M_0^{1/3} + 1/3 Kг \cdot Kэ \cdot T)^3.$$

Достигнутая к возрасту «Т» масса тела, согласно этой формуле, равна $M_T = (M_0^{1/3} + 1/3 Kм \cdot T)^3$. Если принять несущественной величину M_0 (при массе тела многократно больше личиночной), то формула превращается в простую кубическую зависимость массы от возраста $M_T = aT^3$, где $a = 1/3 Kм^3$. При сравнении степенных зависимостей с одинаковым показателем степени, мерой скорости роста выступает величина коэффициента «а». Если нет оснований считать, что рост разных рыб в оптимальных условиях пропорционален возрасту в одной и той же степени, то такие сравнения не корректны.

При изучении роста рыб одного вида в разных водоемах сравниваются различия трендов и оценивается достоверность этих различий (см. рис. 4 – двухлинейная камбала в разных районах, рис. 14 – разные виды пецилид, рис. 19 – рост карпа на разных кормах, рис. 23 – рост северокурильского кижуча с разными сроками пресноводной жизни, рис. 18 – рост леща в разных водоемах). Для демонстрации различий в росте нередко используется сравнение средних длин или масс тела какой-либо возрастной группы, например, треска в возрасте 4 лет (см. рис. 42). Показательным является также сравнение скорости роста рыб с одинаковой массой тела. В табл. 68 приведены результаты расчетов кратности годового прироста некоторых рыб, рост которых выражается авторами в виде степенной зависимости от возраста. Такие же вычисления нетрудно сделать для любых формул. Однако следует иметь в виду, что при аппроксимации роста показательной функцией возраста $M_T = aX^T$, в формулах, отличающихся только основанием геометрической про-

Таблица 67. Весовой рост, аппроксимируемый степенными функциями со степенью «в» при показателе возраста $T < 3$

Рыба, район	а, г	в
Путассу, Исландия, до 6 лет	45	0,54
Путассу, Норвегия, до 4 лет	59	0,72
Путассу, Фареры, до 4 лет	45	0,96
Мерланг, Черное море	20	0,73
Мерланг, Северное море	110	0,82
Мерланг, Ирландское море	120	0,87
Угольная рыба, Камчатка, до 6–7 лет	316	1,113
Угольная рыба, о. Королевы Шарлотты	211	1,453
Минтай, Зап. Берингово море	18–46	1,273
Минтай, Хоккайдо	82,0	1,32
Минтай, зал. Петра Великого	13,1	1,50
Минтай, Западный Сахалин	52,4	1,53
Минтай, Сев. Приморье	51,2	1,58
Минтай, Ниигата	250	1,85
Треска тихоокеанская, пролив Геката	10	1,34
Треска тих., Британская Колумбия, самцы	310	1,62
Треска тих., Британская Колумбия, самки	227	1,86
Треска, Олюторский залив	117	1,91
Треска, запад Берингова моря	40	2,31
Треска тихоокеанская, Алеуты	221	2,21
Треска тихоокеанская, Южная Корея	152	2,29
Треска тихоокеанская, Хоккайдо	73	2,37
Сибирский осетр (Рубан, Анисимов, 1993)	75,7	1,451
Белуга, Каспий (Распопов, 1993), самки	607	1,597
Белуга, Каспий (Распопов, 1993), самцы	600	1,657
Русский осетр, Каспий (Леманович, 1971)	346	1,502
Севрюга, Азовское море (Коркош, 1998)	300	1,500
Лещ, Северный Кавказ (Москул, 1995)	50	1,55
Сазан, Северный Кавказ (Москул, 1995)	137,7	1,666
Тихоокеанский белокорый палтус	30,2	2,248

грессии «а», например $M_T = 10 \cdot 2^T$ и $M_T = 20 \cdot 2^T$, кратность прироста в единицу времени оказывается одинаковой как в одинаковом возрасте, так и при одинаковой массе тела. Различаться будет именно масса тела, достигнутая к определенному возрасту. При различиях в величине коэффициента прироста «Х» именно он является основанием для сравнения. Если различны величины «а» и «Х», скорость роста при одинаковом возрасте определяется величиной «Х», а при одинаковой массе обоими коэффициентами.

Таблица 68. Сравнение роста рыб по приросту в одинаковом возрасте и при одинаковой массе тела

Виды рыб	а, г	в	Прирост на 4-м году	Прирост за год при массе 100 г
Путассу, Исландия	45	0,54	1,17 (17 %)	1,117 (11,7 %)
Минтай, Зап. Сахалин	52,4	1,53	1,55 (55 %)	2,08 (108 %)
Треска, Алеуты	221	2,21	2,11 (111 %)	7,14 (614 %)
Белокорый палтус	30,2	2,248	1,91 (91 %)	3,09 (209 %)

Если сравниваются функции роста с одинаковыми степенями, например $M_T = 10T^2$ и $M_T = 100T^2$, то относительная величина годового прироста в одинаковом возрасте будет одинакова. В данном примере между возрастными 1 и 2 года увеличение массы тела в обоих случаях в 4 раза, между возрастными 2 и 3 года – в 2,2 раза и т.д. В то же время, если масса в обоих случаях $M_T = 1000$, годовой прирост отличается приблизительно в полтора раза (1,21 и 1,73), при $M_T = 100$ – более чем вдвое (1,73 и 4), при $M_T = 10$ – более чем вчетверо (4 и 17,3).

При исследовании рыб одного вида из разных водоемов, нередко различия в росте вызывают подозрение, что они вызваны не только особенностями водоемов (температурный режим, качество воды, кормовые условия), но и генетическими, расовыми особенностями. Для выявления генетических особенностей таких групп их следовало бы выращивать в идентичных условиях, что сопряжено со значительными организационными и техническими трудностями.

Сравнение годовых кратностей прироста (см. табл. 45) у одного и того же контингента (подопытной группы, популяции) дает пред-

ставление о динамике роста (замедлении, ускорении, стабильности) по мере увеличения возраста. Сравнение разных групп, популяций, видов может являться предметом обсуждения причин различий. Например, карп в товарном прудовом хозяйстве между 1-м и 2-м годами вырастает приблизительно в 25 раз, а сазан в краснодарских водохранилищах в среднем в 6,7 раза. В то же время, в пруду на 3-м году выращивания карп вырастает в среднем вдвое, а сазан в водохранилищах – в 3,3 раза. Можно понять, что при выращивании карпа в раннем возрасте ему обеспечивается более обильное питание (искусственное кормление), чем сазану в водохранилище. На 3-м же году карп достигает большей массы, чем сазан и его потенциальная способность к росту становится меньше, чем у вдвое более мелкого сазана. То есть, при определении причин различий в росте нужно учитывать размер сравниваемых рыб. Следует добавить, что годовой прирост «ремонта» карпа с массой тела 2–3 кг (на 3-м году жизни) – в 1,5 раза – приблизительно такой же как у сазана сходной массы на 6-м году жизни. Это указывает на отсутствие принципиальных отличий по скорости роста сазана и прудового карпа в период полового созревания.

Принятие одинаковой степенной зависимости роста формально позволяет сравнивать рост рыб несовместимых размеров, например, тюльки и акулы, используя «сослагательное наклонение» и пользуясь коэффициентами формул роста. Азовская тюлька на втором году жизни за 180 сут лета вырастает от 0,5 г (3,7 см) до 3 г, (6,7 см). Гигантская акула в возрасте 10 лет имеет длину 3 м (масса 135 кг), а в 20 лет – 7 м (17 т). Полагая, что акула росла 180 сут в год, за 10 лет она росла 1800 сут. Если принять линейный рост этих видов подчиняющимся формуле арифметической прогрессии, а стало быть весовой рост пропорциональным времени роста в третьей степени, можно рассчитать «барановский Км» близкий по величине для обоих видов: тюлька – 0,011, акула – 0,0094.

В.В. Васнецов (1934) при изучении роста длины карповых рыб в ходе онтогенеза использовал «характеристку роста» $XP = (\ln L_2 - \ln L_1)L_1$ для каждого года жизни, полагая величину этого выражения мерой кратности увеличения длины тела за год. При росте согласно геометрической прогрессии эта величина должна увеличиваться от года к году кратно величине ежегодного прироста (возрастающая прямолинейная зависимость). При степенных зависимостях ход кривой этого показателя различен – увеличивается при

показателе степени больше единицы и плавно криволинейно уменьшается при показателе степени меньше единицы, что характерно для роста рыб в длину. В случае асимптотического роста эта величина будет также асимптотически приближаться к некоторой постоянной величине. Изменение хода кривой являлось для В.В. Васнецова критерием равномерности ростового процесса – влияния полового созревания и старческих изменений. И.И. Шмальгаузен для демонстрации периодов роста леща с успехом использовал степенную функцию. В принципе, использование коэффициентов различных формул для оценки динамики годового прироста в ходе онтогенеза не дает каких-либо преимуществ по сравнению с сопоставлением кратностей годовых приростов (см. табл. 45).

Коэффициент «к» в формуле Берталанффи является выражением скорости достижения максимальных размеров, но отнюдь не скорости увеличения длины или массы тела. При наличии асимптотической формулы роста, например Берталанффи, Гомпертса, логистической функции следует вычислить размерные или весовые характеристики, соответствующие возрастам, и производить сравнительные манипуляции уже с этими показателями.

При наличии экспериментальных данных об относительной скорости роста (% в сутки) сравнение можно проводить по величинам для рыб с одинаковой массой тела.

В ряде случаев приводятся формулы зависимости суточного прироста от массы тела типа $ПР = a M^{-a}$. В этом случае коэффициент «а» может служить для сравнения при равенстве или близости коэффициентов «в». Например, Дж. Бретт (1983) демонстрирует скорость роста мальков горбуши при 15 °С формулой $ПР (\% \text{ в сутки}) = 9,78M^{-0,45}$, а для нерки при той же температуре $ПР (\% \text{ в сутки}) = 5,58M^{-0,43}$. В данном случае коэффициенты размерности в формулах это «как бы» суточный прирост рыб при массе тела 1 г. Для массы тела 10 г как и для массы тела 1 г скорость роста горбуши в данном случае превышает таковую нерки приблизительно в 1,7 раза. Понятно, что при различии показателей степени, линии скорости роста где-нибудь пересекутся и почему это произойдет – по объективным биологическим причинам, или по причине экспериментальных неточностей – следует разбираться в каждом конкретном случае. Игнорирование случайного разнообразия экспериментальных данных и слишком смелые экстраполяции полученных формул могут приводить к неверным выводам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие рыб отражается во многообразии показателей характеризующих их рост. Представление о характере индивидуального роста, складывающееся после рассмотрения различных данных без строгого доказательства, выглядят следующим образом (рис. 51). Общую линию весового роста можно представить в виде четырех отрезков – четырех этапов в общей схеме роста.

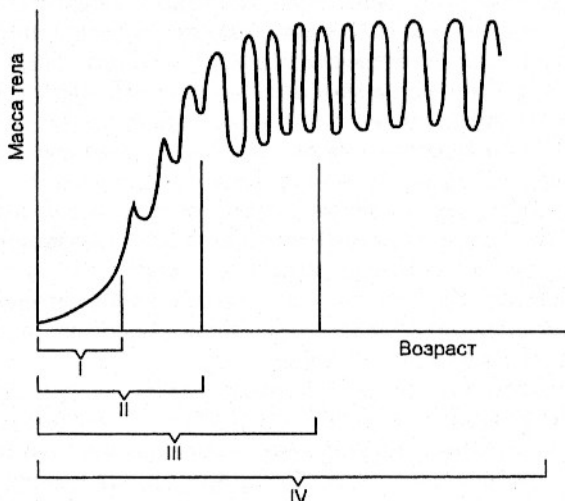


Рис. 51. Схематическое изображение четырех типов роста рыб

Первый тип – рост, который можно представить как экспоненциальный (геометрическая прогрессия, одинаковое относительное увеличение массы за одинаковые промежутки времени). Такой рост проявляется прежде всего на ранних этапах развития.

Второй тип – рост, который продолжается по степенной зависимости от возраста и длится до полового созревания. Похоже, что потенциальная возможность роста на этом этапе представляет собой кубическую (или близкую к ней) зависимость от возраста. Однако эта зависимость проявляется в достаточно наглядном виде

при постоянстве условий внешней среды – прежде всего температуры и питания. При наличии явственно выраженных сезонов эта зависимость искажается сезонной «волнообразностью». Длительность этого периода может занимать несколько лет и рост может испытывать сезонные колебания.

Третий тип характеризуется дальнейшим замедлением роста при половом созревании и может выразиться в понижении показателя степени при аргументе (возрасте) до величин порядка единицы (арифметическая прогрессия, одинаковое абсолютное увеличение массы тела за одинаковые промежутки времени) и меньше единицы («горбатая» линия роста). Сезонные колебания роста усугубляются расходом вещества в связи с нерестом.

Четвертый тип наблюдается у ряда видов с явственным дефинитивным размером тела, когда средние величины межгодовых приростов становятся постоянными. Не исключено явление эндогенных ритмов роста, не зависящих от температуры и доступности пищи.

На этот «генеральный тренд» в ряде случаев накладываются особые влияния, связанные с некими «метаморфозами». Метаморфозы перехода от личиночной стадии к мальковой в ряде случаев ведут к существенному замедлению роста и даже к уменьшению размеров тела. Метаморфоз смены среды обитания (у лососевых) может вести к существенному ускорению роста.

«Век» рыбы может заканчиваться на разных этапах развития. По концепции В.П. Скулачева (2001) рост животного и время наступления естественной смерти могут быть закодированы в разных локусах генома. Поэтому рост может продолжаться до самой смерти, а может прекратиться задолго до «штатного конца». Однократно нерестующие рыбы умирают после первого и единственного нереста, а растут почти до конца жизни. Некоторые виды животных (ряд моллюсков, иглокожих, рептилий, китообразных), а может быть и рыб как бы не имеют предельного возраста – потенциально бессмертны. Во всяком случае некоторые скорпенообразные и осетровые могут жить очень долго.

Популяционный рост является суммой показателей роста индивидуумов с разными генетическими задатками, различающимися по возрасту, с не синхронно проходившими сменами стадий развития, жившими не при идентичных внешних условиях. Итоговое «облако точек», характеризующее популяционный рост, подвергнутое логической, интуитивной или математической обработке дает

представление об индивидуальном росте в случае достаточного однообразия индивидуумов по типу роста. При большом разнообразии индивидуумов важные этапы роста могут быть скрыты в «сером шуме» индивидуальных различий.

Несмотря на огромное количество сведений о росте рыб, предстоят дальнейшие специализированные, углубленные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Баженова К.Я., Маханько В.А. Участие различных органов и тканей в эндогенном питании сеголеток карпа в зимний период // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1983. Вып. 12. С. 70–74.

Багров А.М. Рост растительноядных рыб в тропических условиях (на примере республики Куба) // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1983. № 38. С. 116–133.

Балыкин П.А., Бонк А.А. Рост Западно-Беринговоморского минтая на первом году жизни // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1987. С. 115–122.

Баранов С.А., Богданова Л.А. О скорости роста белого толстолобика // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1979. № 26. С. 105–112.

Баранов С.А., Резников В.Ф. Основное уравнение роста рыб на вегетативной стадии развития // Докл. МОИП. Общ. биол. 1-е полугодие 1977 г. 1979. С. 100–104.

Баранов С.А., Резников В.Ф., Стариков Е.А., Толчинский Г.И. Основные уравнения роста биологических объектов // Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1979. С. 156–168.

Баранов С.А., Стариков Е.А., Резников В.Ф., Толчинский Г.И. Тактический рыбоводный планшет. Дмитров: Изд-во ВНИИПРХ, 1979. 5 с.

Бекин А.Г. Рыбоводно-биологическое обоснование технологии непрерывного выращивания рыбы в прудах (автореферат). М. 1989. 27 с.

Бекин А.Г., Бекина Е.Н., Яржомбек А.А. Определение численности рыб без проведения тотального облова // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1999. Вып. 70. С. 65–66.

Бернер М., Боррманн Х. К вопросу о сезонном росте в длину тески в Мекленбургском заливе согласно данным повторного отлова экспериментов маркировки и путем сравнения наличия рыбы // Fischerei-Forsch, 1985. V. 23. N. 1. S. 57–62.

Бирман И. Б. О распределении и росте молоди тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиол. 1969. Т. 9. Вып. 5. С. 858–877.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Легпищепром, 1985. 205 с.

Богданов Г.А. О некоторых закономерностях линейного роста мелкой сельди Каңдалакшского залива // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. М.: Наука, 1966. С. 29–43.

Богданов Г.А. О связи линейного роста рыб с созреванием // Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. Т. 141. С. 47–57.

Богданов Г.А., Кловач Н.В., Яржомбек А.А. Влияние селективности дрейфтерных сетей на результаты исследований тихоокеанских лососей // Рыбное хоз-во. 2001. № 4. С. 26–27.

Богданов Г.А., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Сельдевые и миктофиды. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 93 с.

Богданов Г.А., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Ставридовые, скумбриевые, мечь-рыбы, парусники. М.: Изд-во ВНИРО, 2004. 91 с.

Боррманн Х., Бернер М. К вопросу о сезонном росте в длину борнгольмской камбалы согласно данным повторного отлова экспериментов маркировки // *Fischerei-Forsch.* 1985. V. 23. N. 1. S. 63–69.

Брет Дж. Факторы среды и рост // *Биоэнергетика и рост рыб.* М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 275–339.

Бурлаченко И.В., Аветисов К.Б., Юхименко Л.Н., Бычкова Л.И. Влияние бактериальной обсемененности кормов на рост и физиологическое состояние молоди стерляди // *Труды ВНИРО.* М.: Изд-во ВНИРО, 2002. Т. 141. С. 194–207.

Варнавская Н.В., Куренков С.И., Варнавский В.С. Роль жилых форм лососевых рыб в сохранении резервного генетического фонда популяций на примере стада нерки оз Дальнее (Камчатка) // *Сб. науч. тр. КамчатНИРО,* 2005. Т. 1. С. 242–256.

Васнецов В.В. Опыт сравнительного анализа роста карповых рыб // *Зоол. журн.* 1934. Т. 13. № 3. С. 540–583.

Ведищева Е.В., Яржомбек А.А. Формирование возрастного состава производителей кижуча Северных Курил // *Труды ВНИРО.* М.: Изд-во ВНИРО, 2002. Т. 141. С. 79–80.

Ведищева Е.В., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Карповые и другие мягкоперые. М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 97 с.

Ведищева Е.В., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Хрящевые и миноги. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 62 с.

Власов В.А. Некоторые технологические приемы при выращивании африканского (клариевого) сома в УЗВ // *Рыбные ресурсы.* 2009. № 3. С. 27–30.

Голубцов А.С. «Пучки видов» рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически объединенных рыбных сообществах как особый модус эволюции // *Актуальные проблемы современной ихтиологии.* М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 96–123.

Горский С.В., Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Осетровые рыбы. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 75 с.

Горяинов А.А., Лысенко А.В. Случай поимки кеты *Oncorhynchus keta* в заливе Петра Великого (Японское море), помеченной в центральной части Берингова моря // *Вопр. Ихтиол.* 2004. Т. 44. № 2. С. 276–277.

Гриценко О.Ф., Котляр А.Н., Котенев Б.Н. Ред. Промысловые рыбы России. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. 656 с.

Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Груздева М.А., Кузицын К.В. О карликовых самцах южной мальмы *Salvelinus malma krascheninnikovi* из водоемов северных Курильских островов // *Вопр. ихтиол.* 1999. Т. 39. № 2. С. 190–196.

Дгебуадзе Ю.Ю. Оценки возраста и роста в популяционных исследованиях рыб // *Актуальные проблемы современной ихтиологии.* М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 96–123.

Зиланов В.К., Лука Г.И. Аквакультура Норвегии. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2009. 186 с.

Зотин А.А. Уравнения, описывающие изменения массы и интенсивности дыхания в постэмбриональный период развития животных // *Изв. РАН. Сер. биол.*, 2006. № 6. С. 404–413.

Зотин А.А. Индивидуальный рост *Lymnea stagnalis* (Lymneidae, Gastropoda) // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2009. № 6. С. 695–702.

Иванова М.Н., Свирская А.Н. Рост и питание молоди щуки разных сроков вылупления в течение первых месяцев жизни // *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 4. № 4. С. 508–518.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Морфобиологические особенности речной и озерной форм кеты на южных Курильских островах // *Вопр. ихтиол.* 2010. Т. 51. № 3. С. 318–327.

Калужный Э.Е. Рост и развитие горбуши содержащейся в солоноватой воде на ранних стадиях развития // *Особенности биологии рыб северных морей.* Апатиты. 1983. С. 48–56.

Косова Л.Ф., Лукьянович Л.М., Юрченко Е.С. Скорость роста молоди карпа в зависимости от массы тела // *Итоги и перспективы гидробиологических исследований в Белоруссии.* Минск, 1983. С. 119–122.

Кошель В.И., Михеев П.Б., Литовченко М.С., Евтешина Т.В., Колобов В.Ю. Возраст и рост амурского осетра *Acipenser schrenckii* в р. Амур // *Изв. ТИНРО.* 2009. Т. 159. С. 137–147.

Крупнова М.Ю., Высоцкая Р.У., Яржомбек А.А. Участие лизосомальных ферментов в температурной адаптации карпов // *Материалы по сравнительной физиологии и адаптации животных к абиотическим факторам.* Ярославль, 1983. С. 67–62.

Купинский С.Б., Баранов С.А. Взаимодействие температуры и роста рыб (взгляд с точки зрения прогнозирования) // *Сб. науч. тр. ВНИИПРХ,* 1987. № 51. С. 105–112.

Купинский С.Б., Резников В.Ф., Баранов С.А. О скорости роста личинок карпа // *Сб. науч. тр. ВНИИПРХ,* 1982. № 37. С. 50–59.

Купинский С.Б., Баранов С.А., Резников В.Ф. Радужная форель *Salmo irideus* (Gibbons) – предварительные параметры стандартной модели массонакопления // *Сб. науч. тр. ВНИИПРХ,* 1983. № 38. С. 140–149.

Купинский С.Б., Баранов С.А., Резников В.Ф. К анализу скорости роста белого толстолобика // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1985. Вып. 46. С. 109–115.

Лав М. Химическая биология рыб. М.: Пищевая промышленность, 1976. 349 с.

Лю Вэй, Сао Гуанмин, Пан Вэйдун. Выращивание молоди осенней кеты в пресной и соленой воде в экспериментальных условиях // 7-я науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и Приморья». Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 141.

Малкин Е.М. О формулах роста севанской храмули // Инф. бюлл. АН СССР, 1970. № 8. С. 45–50.

Мартышев Ф.Г. Прудовое рыбоводство. М.: Высшая школа, 1973. 427 с.

Мина М.В. Рост рыб // Зоология позвоночных. Том 4. «Рост животных». М.: Изд-во ВИНТИ, 1973. С. 68–115.

Мина М.В. Задачи и методы изучения роста рыб в природных условиях // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 177–195.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Моисеенко Т.И. Воздействие токсического загрязнения на популяции рыб и механизм поддержания численности // Экология. 2010. № 3. С. 199–206.

Мори Хидэто. Цури-но кагаку. «Бурубакусу». Токио. 1981. 266 с. (Япон. язык).

Панов В.П. Морфологические и экологические особенности мускулатуры некоторых пресноводных рыб // Автореферат. М.: Изд-во ТСХА, 1997. 35 с.

Панов В.П., Есавкин Ю.И., Золотов А.В. Гистоструктура мускулатуры двух форм форели, выращенных в условиях тепловодного хозяйства. Рыб-пром. 2009. № 4. С. 40–44.

Погодаев Е.Г., Куренков С.И., Базаркина Л.А., Шубакин С.В., Воронин Н.Ю. Поколение интродуцированной кокани в условиях преобразования оз. Толмачева в водохранилище // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11. Вып. 1. С. 65–78.

Резников В.Ф., Баранов С.А., Стариков Е.А., Толчинский Г. И. Первый этап разработки уравнений роста рыб на вегетативных стадиях развития // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1978. № 20. С. 220–235.

Резников В.Ф., Баранов С.А., Стариков Е.А., Толчинский Г.И. Стандартная модель массонакопления рыбы // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1978. № 22. С. 182–196.

Решетников Ю.С. (Ред.). Атлас пресноводных рыб России. Том 2. М.: Наука, 2003. 252 с.

Риккер У. Количественные показатели и модели роста рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. С. 347–404.

Роскин Г.И. Субмикроскопическое строение и гистохимия поперечно-полосатой мускулатуры // Усп. совр. биол. 1952. Т. 34. Вып. 2. С. 268–270.

Ругин А.Б. Некоторые данные о влиянии фотопериода на энергетические показатели карповых рыб // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Смоленск, 2009. С. 123–125.

Савваитова К.А., Гриценко О.Ф., Груздева М.А., Кузицын К.В. Жизненная стратегия и фенетическое разнообразие гольцов рода *Salvelinus* из озера Черное (о. Онекотан, Курильские острова) // Вопр. ихтиол. 2000. Т. 40. № 6. С. 743–763.

Саун О.Ф., Персов Г. М. Созревание самок горбуши при полном исключении морского периода жизни в лабораторных условиях // Биология проходных рыб Дальнего Востока. 1984. С. 53–56.

Самарский В.Г. Формирование размерного состава молоди кеты и структуры ее чешуи в условиях искусственного воспроизводства (автореферат). М.: Изд-во ВНИИПРХ, 2005. 24 с.

Скулачев В.П. Явления запрограммированной смерти. Митохондрии, клетки и органы: роль активных форм кислорода // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7. № 6. С. 4–10.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь. Магадан: Изд-во МагаданНИРО, 2009. 149 с.

Смирнов А.Н. Рост мышц и мышечных волокон у канального сома (*Ictalurus punctatus*) // Интенсивная технология в рыбоводстве. М.: Изд-во ТСХА, 1989. С. 98–107.

Спиридонов В.А., Згуровский К.А. Экологическая сертификация морского рыболовства. Владивосток: Изд-во Апельсин, 2007. 50 с.

Суховерхов Ф.М. Прудовое рыбоводство. М.: Сельхозиздат, 1953. 118 с.

Суховерхов Ф.М., Сиверцев А.П. Прудовое рыбоводство. М.: Пищевая промышленность, 1975. 470 с.

Темных О.С. Рост приморской горбуши в период высокой и низкой численности // Вопр. ихтиол. 1999. Т. 39. Вып. 2. С. 219–223.

Толчинский Г.И. Стандартная модель массонакопления беспородного ювенильного карпа // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1980. № 29. С. 110–117.

Федорова К.Е., Богданова Л.С. Рост и развитие личинок горбуши в условиях разных температур и режима кормления // Вопр. ихтиол. 1978. Т. 18. Вып. 4. С. 566–569.

Федотова Е.А., Тылик К.В. Изменение темпа роста балтийской сельди в экономической зоне Литвы Балтийского моря // Рыбное хоз-во. 2009. № 2. С. 62–64.

Хованский И.Е., Крушанова А.С. Численность и морфо-биологические показатели осенней кеты в базовых реках рыбных заводов Гур и Анс (бассейн р. Амур) // Современное состояние водных биологических ресурсов. Владивосток, 2008. С. 818–822.

Шатуновский М.И., Дгебуадзе Ю.Ю. Бобин А.Е. и др. Некоторые закономерности изменчивости структуры и динамики популяций леща водоемов Восточной Европы // Вопр. ихтиол. 2009. Т. 49. № 4. С. 495–507.

Шмальгаузен И.И. О закономерностях роста животных // Природа, 1928. № 9. С. 815–838.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищепромиздат, 1972. 285 с.

Щербовски Я. Метод установления критериев оценки темпа роста рыб // Типовые методики исследования видов рыб в пределах их ареалов Т. 4. Вильнюс, 1981. С. 96–103.

Яржомбек А.А., Кловач Н.В. Рацион и структура энергобюджета кеты в море // Первый конгресс ихтиологов России: Тезисы докладов. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. С. 246.

Яржомбек А.А. Биологические ресурсы роста рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 1996. 167 с.

Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Тресковые рыбы. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 44 с.

Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Лососевые рыбы. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. 110 с.

Яржомбек А.А. Накормленность лососей из уловов дрейфтерных сетей // Водные биологические ресурсы, их состояние и использование. Аналитическая и реферативная информация. М.: ВНИЭРХ, 2005. Вып. 1. С. 8–11.

Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Камбалы. М.: Изд-во ВНИРО, 2005. 78 с.

Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Перкоидные рыбы. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. 86 с.

Яржомбек А.А., Богданов Г.А., Абрамов А.А., Ровнина О.А. Особенности роста тихоокеанской трески Анадырско-Наваринского и Олюторского районов Берингова моря // Вопр. ихтиол. 1997. Т. 37. № 5. С. 719–720.

Яржомбек А.А., Бредихина О.В. Основы промысловой ихтиологии. М.: Колос, 2009. 184 с.

Яржомбек А.А., Микова А.В., Ведищева Е.Н. Крупная кета // Вопросы рыболовства. 2007. № 2. С. 332–333.

Яржомбек А.А., Нестеров В.Д., Ведищева Е.В., Хотько А.Н. Крупная горбуша // Рыбное хоз-во. № 6. 2007. С. 49.

Яржомбек А.А., Ведищева Е.В., Нестеров В.Д. Чавыча большая и маленькая // Рыбное хоз-во. 2008. № 3. С. 50.

Яржомбек А.А., Карпенко Э.А. Смертность западнокамчатского минтая по данным 1996 г. // Труды ВНИРО. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. Т. 146. С. 175–191.

Яржомбек А.А., Михеева И.Н. Ихтиотоксикология. М.: Колос, 2008. 206 с.

Яржомбек А.А., Сторожук А.Я., Дейгин В.И. Седатин – новый препарат в рыбоводстве // Рыболовство и рыбоводство. 1999. Вып. 3. С. 35–37.

Aldanonda N., Cotano U., Lepolo M., Boira G., Irigoten X. Growth & movement patterns of early juvenile european ancovy (*Engraulis encrasicolus* L) in Bay

of Biscay, based in otolith microstructures & hemistry // *Fish. Oceanogr.* 2010. V. 19. N. 3. P. 196–208.

Azaza M., Legudra M., Kraien M., Bas E. Size-dependent effects of daily thermal fluctuation on the growth & size heterogeneity of Nile tilapia // *J. Fish. Biol.* 2010. V.76. P. 669–584.

Beardall C., Jonston I. Muscle atrophy during starvation in a marine teleost. // *Eur. Cell. Biol.* 1983. V. 29. N. 2. P. 209–217.

Cunha M., Quental H., Barradas A. Rearing larvae of duskey grouper *Epenephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces, Serranidae) in a semiintensive mesocosm // *Sci. Mar.*, 2009. V. 73, S1. P. 201–212.

Folkuord A., Fikslu O., Hole H. What can size distribution within cohorts tell as about ecological processes in fish larvae // *Sci. mar.* 2009. V. 73 S1. P. 118–130.

Griffits S., Fry G., Manson F., Lou D. Age & growth of longtail tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical & temperate waters at the central Indo-Pacific // *ICES J. Mar. Sci.* 2010. V. 67. N. 1. P.125–134.

Hamada A., Ida T., Tsuda T., Kariya T. Studies on the growth of fishes. I. Maximum growth of karp // *Bull. Jap. Sci. Fish.* 1975. V. 41. N. 2. P.149–154.

Haude E. Emerging from Hjort's Sadow // *J. Nortw. Atlant. Fish. Sci.*, 2000. V. 41. P. 53–70.

Hela I., Laevastu T. The influence of temperature on the behaviour of fish // *Arch. Soc. Zool. Botan. Fenn.*, 1961, V. 15, N. 1-2, pp. 83-103.

Hiyama I., Hasegawa S., Kato F. Density-dependent effects of body weight of pink salmon in the Japan sea // *Bull. Jap. Sea Nat. Res. Inst.* 1998. N. 48. P. 17–25.

Islam M., Harun K. Cellular growth & development of the brain of the catfish *Heteropneustes fossilis* // *Proc. 3-th Nat. Zool. Conf. Dacca*, 1981. S. 1. P. 183–187.

Itaya K., Takashima T., Mitsuhashi M. Age & growth of flathead flounder *Hippoglossoides dubius* in the Sea of Japan off western Hokkaido // *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Stn.* 2009. N. 74. P. 13–17.

Koumans J., Akster H., Booms G., Osse J. Growth of Carp (*Cyprinus carpio*) white axial muscle. Hyperplasia & hypertrophia in relation to the myonucleus-sarcoplasm ratio & the occupace of different subclasses of myogenic cells // *J. Fish. Biol.* 1993. V. 43. N. 1. P. 60–80.

LeBrasseur R., Parker R. Growth rate of Central British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1964. V. 25. N. 5. P. 1101–1128.

Lopez-Veiga E. Fitting von Bertalanffi growth curves in short-lived fish species – a new approach // *Inv. Pesq.* 1979. V. 48. N. 1. P. 179–186.

Knight W. Asymptotic growth: an exempl of nonsens disguiset as mathematics // *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 1968. V. 25. N. 6. P. 1303–1307.

- Kruger F.** Das asymptotische Wachstum der Fische ein Nonsens // Ber. Dtsch. Wiss. Kom. Meeresforsch., 1971. 69. V. 21. N. 1-4. S. 224-233.
- Kwain W.** Biology of pink salmon in the North American Great lakes // Bethesda, 1983. V. 112. N. 2A. P. 205-210.
- Meske Ch.** Karpfen wachsen ohne Licht // Inf. Fischwirt., 1983. V. 30. N. 4. P. 206-208.
- Ohmae H.** Koi shokuryo-no shisetsu-ni kansuru shaken // Nagano-ken suisan doujo kenkyu hokoku. 1977. 3-gatsu. P. 45-68.
- Pena P., Dumas S.** Development & allomeric growth patterns of the spotted sand bass *Paralabrax maculatus* (Percoidae, Serranidae) // Sci. Mar., 2009. V. 73 S1. P.183-189.
- Ruggeron G., Nielsen J., Agler B.** Climat, growth & population dynamics of Yucon river chinook salmon // NPFAC Bull. 2009. N. 5. P. 279-285.
- Saidi B., Bredai M., Bonain A.** Reproductive biology and diet of *Mustelus punctatus* from the gulf of Gabies central Mediterranean Sea // Sci. Mar., 2009. V. 73. N. 2. P. 249-268.
- Steffens W.** Die Überwinterung des Karpfens als physiologisches Problem. // Z. Fischerei. 1964, NF 12. S. 97-153.
- Sidell B.** Turnover of citochrom-C in sceletal muscul of green sunfish during termal acclimation. // J. Exp. Zool., 1977. V. 199. N. 2. P. 233-250.
- Soni V., Parasad B.** Characteristics of strated muscle and their possible relations of growth in *Channa punctata* // Comp. physiol. ecol. 1987. V. 12. N. 2. P. 244-350.
- Stickland N.** Growth & development of muscle fibres in rainbow trout (*Salmo gaidneri*) // J. Anat. 1983. V. 137. N. 2. P. 323-333.
- Suresh A. & Sneeman B.** Muscle fiber growth dynamics of rainbow trout // J. Fish. Biol. 1988. V.52. N. 3. P. 570-585.
- Talesara & Urfl.** Study of Muscle growth in the carp (*Cyprinus carpio*) // J. Fish. Biol. 1987. V. 31. N. 1. P. 35-45.
- Wetherley A., Gill V.** Groth dynamics of white myotomal muscle fibres in the blintnose minnow *Pimephalus notatus* & comparison with rainbow trout *Salmo gardneri* // J. Fish. Biol. 1984. V. 25. N. 1. P. 13-24.
- Willemse J., Wan Den Berg G.** Growth of striated muscle fibres in the M. lateralis of the european eel *Anguilla anguilla* // J. Anat. 1978. V. 125. N. 3. P. 447-460.
- Yoshida H., Takeda Y., Matsuda T.** Recapture, age, and total length of tagged barfin flounder *Verasper moseri* in Funka Bay and cost waters of Hidoki area, south-west Hokkaido // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Eap. Stn. 2010. V. 77. P. 89-91.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ОБЩИЕ ВОПРОСЫ, СУТЬ РОСТА РЫБ.....	5
ПОЛУЧЕНИЕ СВЕДЕНИЙ О РОСТЕ РЫБ.....	11
СПОСОБЫ ВЫРАЖЕНИЯ РОСТА РЫБ.....	18
О формулах.....	57
ОТРИЦАТЕЛЬНЫЙ РОСТ РЫБ.....	63
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ И ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ РОСТ РЫБ.....	73
ВНУТРЕННИЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РОСТ РЫБ.....	79
Индивидуальные различия в росте.....	79
Расы, отличающиеся скоростью роста.....	85
Рост самцов и самок.....	87
Половое созревание и рост рыб.....	92
Компенсаторный рост рыб.....	95
Рост на разных стадиях онтогенеза. Метаморфозы.....	95
Эмбриональный рост.....	96
Рост на ранних стадиях постнатального онтогенеза.....	97
Метаморфоз в процессе полового созревания.....	104
Репродуктивный период.....	105
Сенильный (старческий) период.....	107
Метаморфоз, связанный со «смортификацией» лососевых.....	107
Инверсия пола.....	111
СКОРОСТЬ РОСТА МАССЫ ТЕЛА. ПРИРОСТ.....	112
ВНЕШНИЕ ВЛИЯНИЯ НА РОСТ РЫБ.....	131
ОЦЕНКА И СРАВНЕНИЕ РОСТА РЫБ.....	160
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	170
ЛИТЕРАТУРА.....	173

Яржомбек Александр Александрович

**Закономерности роста
промысловых рыб**

Заведующая редакцией Н.Э. Боровик
Корректор Е.Н. Гаврилова
Художественный редактор В.В. Веселова
Технический редактор И.И. Алиева
Компьютерная верстка И.И. Алиевой

Подписано в печать 05.04.2011.
Печ. л. 11,4. Формат 60×84 1/16.
Тираж 170. Заказ № 101.

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (499) 264-65-33
Факс: (499) 264-91-87

