

**Р**азмножение  
**и экология массовых рыб**  
**Д**Черного моря  
**на ранних стадиях**  
**онтогенеза**



АКАДЕМИЯ НАУК УССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

РАЗМНОЖЕНИЕ  
И ЭКОЛОГИЯ МАССОВЫХ РЫБ  
ЧЕРНОГО МОРЯ  
НА РАННИХ СТАДИЯХ  
ОНТОГЕНЕЗА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1970

УДК 597/262.5/

В монографии освещены вопросы экологии и размножения массовых рыб Черного моря: размерно-половые соотношения, половые циклы, характер икротетания, видовые соотношения и годовые колебания численности икринок и личинок пелагических рыб, нерест, выживание икринок и распределение личинок литофильных рыб, эколого-приспособительные особенности питания и пищевые взаимоотношения личинок.

Изучено явление гермафродитизма, сравнительно широко распространенного у рыб Черного моря. На основании исследований овогенеза, половых циклов и характера икротетания введены поправки к методу определения плодовитости рыб с многопорционным нерестом.

Расчитана на научных сотрудников /ихтиологов и гидробиологов/, преподавателей и студентов вузов.

О т в е т с т в е н н ы й   р е д а к т о р

член-корреспондент АН УССР

В.А. Водяницкий

Дехник Татьяна Владимировна, Дука Лидия Андреевна, Калинина Элиза Михайловна, Овен Лидия Сергеевна, Салехова Лидия Павловна, Синюкова Валентина Ивановна.

Печатается по постановлению ученого совета Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР

Редактор Г.С. Шандро

Художественный редактор М.А. Костюкевич

Оформление художника Г.М. Балюна

Технический редактор Г.Н. Лукомская

Корректоры М.Т. Кравчук, Т.Я. Губарь

---

БФ 32687. Вак. № 290 . Изд. № 472. Тираж 900. Формат бумаги 60x90 1/16. Печ. физ. листов 13,25. Усл. печ. листов 13,25.

Уч.-изд. листов 12,56. Подписано к печати 14.У.1970 г.

Цена 80 коп.

---

Издательство "Наукова думка". Киев, Репина, 8.

Киевская книжная типография № 5 Комитета по печати при Совете Министров УССР. Киев, Репина, 4.

2-10-4

165-89м

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие .....	4
Введение .....	5
Глава I. Размерно-половые соотношения, дифференцировка пола и гермафродитизм рыб .....	12
Глава 2. Половые циклы и характер икрометания черноморских рыб .....	35
Глава 3. Распределение и численность пелагических икринок и личинок .....	59
Глава 4. Нерест и распределение личинок литофильных рыб из семейств <i>Gobiidae</i> и <i>Blenniidae</i> ...	88
Глава 5. Питание и пищевые взаимоотношения личинок массовых рыб Черного моря .....	111
Глава 6. Об обеспеченности пищей и причинах смертности личинок массовых черноморских рыб ..	162
Заключение .....	176
Литература .....	179
Приложение .....	205

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография подготовлена коллективом сотрудников Института биологии южных морей АН УССР под руководством кандидата биологических наук Т.В.Дехник.

Введение, заключение и глава 3 "Распределение пелагических икринок и личинок" написаны Т.В.Дехник; глава 1 "Размерно-половые соотношения, дифференцировка пола и гермафродитизм рыб" - Л.П.Салеховой; глава 2 "Половые циклы и характер икрометания черноморских рыб" - Л.С.Овен; глава 4 "Нерест и распределение личинок литофильных рыб из семейств Gobiidae и Blenniidae" - Э.М.Калининой; глава 5 "Питание и пищевые взаимоотношения личинок массовых рыб Черного моря - Л.А.Дука и В.И.Синюковой; глава 6 "Об обеспеченности пищей и причинах смертности личинок массовых черноморских рыб" - Т.В.Дехник и В.И. Синюковой.

Авторы

## ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные работы советских и зарубежных исследователей посвящены экологии размножения рыб Черного моря. В этом отношении рыбы Черного моря являются, возможно, наиболее изученными. Первые сведения об их размножении содержатся в работах С.А.Зернова (1913), П.Дренски (1923а, 1923б), Н.М.Книповича (1926), К. Деведжана (Davedjian, 1926), И.Борча (Borça, 1929).

Специальное изучение размножения рыб, их видового состава, сезонного распределения икринок и личинок впервые на Черном море начато В.А.Водяницким. В первых работах (1930а, 1930б, 1936, 1939) описаны видовые признаки пелагических икринок и личинок многих черноморских рыб, приведены данные о времени нахождения их в планктоне и об условиях развития. Изучение экологии икринок и личинок рыб средиземноморского происхождения в своеобразных условиях Черного моря позволило В.А.Водяницкому (1930а, 1940) сформулировать гипотезу о происхождении фауны рыб Черного моря, которая в основном подтвердилась многими последующими работами.

Важные исследования по иктиопланктону Новороссийской бухты выполнены Е.Г.Косякиной (1937, 1938) и З.М.Пчелиной (1936, 1940). В работах Е.Г. Косякиной наряду с описанием видового состава икринок и личинок рыб Новороссийской бухты дано ориентировочное представление об их количественном распределении, обозначаемое такими показателями, как "массовое количество", "единичные экземпляры". З.М.Пчелина приводит интересные данные о сезонной динамике видового состава личинок и мальков рыб района Новороссийска и в общих чертах описывает распределение молоди по биотопам.

Обстоятельные исследования размножения некоторых рыб с демерсальной икрой из семейств Gobiidae, Blenniidae и Gobiessidae проведены на Новороссийской биологической станции Б.С.Москвиным (1940).

С.М.Малытский (1937-1939) впервые начал изучение количественного распределения ихтиопланктона в открытых районах Черного моря. В его работах (1940, 1940б) приводятся карты количественного распределения икринок массовых рыб - хамсы и пелагиды, анализируются причины, обуславливающие образование больших концентраций планктона. Позднее эти исследования получили широкое развитие в Азовско-Черноморском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии. За период трехлетней научно-промысловой экспедиции (1949-1951) собран большой материал по ихтиопланктону, охватывающий различные сезоны года. Данные по распределению ихтиопланктона опубликованы в работах Т.В.Дехник и Р.М.Павловской (1950), Т.В.Дехник (1953, 1954), Р.М.Павловской (1950, 1952, 1954) и А.И.Смирнова (1949-1951, 1953), В.А.Водяницкого и И.И.Казановой (1954).

Исследования экологии размножения рыб проводились также на Карадагской и Одесской биологических станциях. В работах К.А.Виноградова (1947, 1948, 1949) и Л.С.Звен (1959, 1960) имеются сведения о нахождении в планктоне в р-не Карадага икринок и личинок рыб и об условиях их развития. Данные о плодовитости многих рыб Черного моря приводятся К.А.Виноградовым и К.С.Ткачевой (1948, 1949, 1950). Позднее Л.С.Звен (1961, 1962) подошла к оценке плодовитости на основании изучения овогенеза и характера икротетания рыб.

Большое место в исследовании ихтиопланктона Черного моря занимают работы Ю.П.Зайцева (1953 - 1960). Наряду с изучением видового состава, распределения, особенностей строения и экологии икринок и личинок рыб в северо-западной части Черного моря автор провел детальные исследования по определению удельного веса пелагических икринок и пришел к выводу о натурализации в Черном море только таких средиземноморских рыб, удельный вес икринок которых уменьшился по отношению к их весу в Средиземном море.

Работы Ю.П.Зайцева (1961-1965), касающиеся изучения приповерхностного слоя моря, уточняют и значительно расширяют представление об экологии гипонейстонных организмов, в частности икринок и личинок рыб, обитающих в этом слое.

В 1954 г. в Азовско-Черноморском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии были начаты обстоятельные исследования по выживанию икринок и личинок хамсы (Павловская, 1955, 1958а, 1958б, 1963, 1964) и ставриды (Резина, 1958). Основные положения указанных работ рассматриваются в соответствующих разделах книги.

Изучение размножения рыб у западного побережья Черного моря проводится Болгарским Центральным институтом рыбоводства и рыболовства (Иванов, 1957; Николов, 1960; Георгиев, Александрова и Николов, 1960, 1961, 1962, 1963) и Институтом биологии Румынской Академии наук (Cautia, 1958; Gadidov, Jonescu, Stanescu, 1958).

Значительно меньше изучено размножение рыб у южного побережья Черного моря (Arim, 1957; Einarsson a Gürtürk, 1960), хотя сведения об икринках и личинках этих рыб встречаются в ряде работ (Nümann, 1953, 1955, 1956; Laven a. Акюз, 1956; Demir, 1958а, 1958б, 1959, 1961).

В 1957 г. на Севастопольской биологической станции (в настоящее время в Институте биологии южных морей АН УССР) возобновились исследования развития и экологии икринок и личинок рыб Черного и Средиземного морей, начатые в 30-е годы В.А.Водяницким. С 1958 г. проводится изучение процессов элиминации и выживания морских рыб на ранних этапах онтогенеза. Метод многосуточных стационарных наблюдений, положенный в основу исследований, позволил выявить суточный ритм размножения массовых пелагофильных рыб Черного моря, проследить последовательную смену этапов эмбрионального развития в пределах одновременных суточных выметов и определить некоторые закономерности выливания и элиминации икринок и личинок двух многочисленных черноморских видов - хамсы и ставриды (Дехник, 1959, 1960, 1963а, 1963б, 1964). Наряду с этим определялись сезонные и годовые колебания общей численности ихтиопланктона и видового соотношения икринок и личинок. Исследовались пищевые спектры личинок хамсы и ставриды, суточные ритмы питания и избирательная опоспособность; рассчитывались суточные рационы при различных концентрациях кормовых организмов в море и величины выедания основных форм зоопланктона (Лука, 1961, 1964а, 1964б; Синькова, 1963а, 1963б, 1964).

В 1959 г. начато изучение размерно-половых соотношений и явления гермафродитизма, сравнительно широко распространенного

у разных видов рыб из семейств Sparidae, Serranidae, Maenidae, Labridae (Салехова, 1961, 1965, 1966). Установлено, что для некоторых видов гермафродитизм и передифференцировка пола в онтогенезе являются нормой развития и приспособленными к сохранению численности вида.

Проводимые Л.С.Овэн первоначально на Карадагской биологической станции, а позднее в Институте биологии южных морей исследования онтогенеза, половых циклов и характера икреметания позволили по-новому подойти к оценке плодовитости рыб с многопорционным нерестом, свойственным многим черноморским видам. В настоящее время в этом отношении изучен 21 вид (Овэн, 1959-1967).

С 1963 г. разрабатывается вопрос об экологии нереста и выживании икры многочисленных в Черном море литофильных рыб из семейств Gobiidae и Blenniidae (Кулинина, 1965). Установлены видовые признаки личинок некоторых не описанных ранее видов Blenniidae, прослежены процесс откладки икры, охрана гнезда, характер кладок, выявлены причины гибели икры в естественных условиях, изучены годовые колебания численности пелагических личинок этих семейств.

Таким образом, исследования, проведенные в Институте биологии южных морей АН УССР, охватывают различные стороны экологии размножения рыб. Задача настоящей работы является изложение и обобщение основных результатов проведенных наблюдений и литературных данных.

Поскольку до настоящего времени подобных сводок не было, авторы считают, что предлагаемая монография окажется полезным вкладом в современную литературу по ихтиологии.

#### О МАТЕРИАЛАХ И МЕТОДИКЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объем материалов и методы исследований размножения рыб изложены в соответствующих разделах монографии.

Изучение соотношения видового состава, распределения и численности икринок и личинок массовых рыб в планктоне, а также питания и пищевых взаимоотношений личинок, проводилось на основании многолетних наблюдений, проведенных в различных районах Черного моря. Для сбора ихтиопланктона применялась обратноконическая сеть Богорова - Расса из газа № 21-23 с диаметром входного отверстия 80 см и внутренним кругом диаметром 113 см. Лов ихтиопланктона проводился как на стационарных многосуточных станциях, так и по разрезам.

Наблюдения, начатые в 1957 г. в Евпаторийском р-не /в 14 милях от берега по траверсу м.Лукулла/, проводились круглосуточно /с 5 по 12 июля и с 5 по 8 августа. Ихтиопланктон собирали через каждые 4 час на горизонтах 0,5,10,15,25,50, 75,90 м /горизонтальные десятиминутные ловы/ и в слое 25 - 0 м /вертикальный лов/. Температура воды во время наблюдений колебалась от 18,4 до 24,4<sup>0</sup>С /табл.1/. В этом же году проведены четырехсуточные наблюдения в р-не Карадага /17-20 июля/ в 0,5 милях от берега.

В 1958 г. на двухсуточной станции (31 июля - 1 августа) в Приоосфорском р-не Черного моря производились ловы через каждые 1,5 - 2 час на горизонтах 0, 5, 15 и в слое 25 - 0 м (при температуре воды 21,7 - 24,6<sup>0</sup>С).

С 1 по 19 июня 1959 г. проводились девятнадцатисуточные стационарные наблюдения в центральной части Черного моря. Пробы собирались регулярно через каждые 3 - 4 час на горизонтах 0, 10 и в слое 25 - 0 м. Средняя температура воды равнялась 20<sup>0</sup>С.

В этом же году была организована одна восьмисуточная станция (22 - 30 июля) в р-не Севастополя (Камышовая бухта, на расстоянии 1 - 1,5 мили от берега). Ловы производились на поверхностном горизонте и в слое 25 - 0 м. Температура воды в этот период колебалась от 21 до 24,0<sup>0</sup>С. С 1960 г. в том же районе на площади примерно 40 кв. миль начаты регулярные наблюдения, охватывающие весь нерестовый период летнеразмножающихся рыб (май - сентябрь). В течение каждого месяца производились один-два рейса продолжительностью от 4 до 10 суток. Пробы ихтиопланктона собирали круглосуточно на 10 - 12 станциях на горизонтах 0, 10 и в слое 25 - 0 м (по два параллельных лова). Аналогичные экспедиционные работы повторены в 1961 и 1962 гг. В 1963 г. сбор ихтиопланктона производился в открытых районах восточной части Черного моря по разрезу от Севастополя до Сочи с удалением от берегов на 80-100 миль. На каждой станции выполнялось по три лова на горизонтах 0, 10 и в слое 25 - 0 м.

В июне 1962 и 1963 гг. проведены рейсы в Азовское море, где ихтиопланктон собирался на всей его площади. На каждой станции выполнялось по два лова - горизонтальный поверхностный и вертикальный - от дна до 0 м.

В июле - августе 1965 г. сбор ихтиопланктона производили

Т а б л и ц а I

Объем обработанных материалов по ихтиопланктону

Район и период наблюдений	Количество обработанных проб	
	горизонтальные ловы	вертикальные ловы
Евпаторийский, 1957, УП	53	21
То же 1957, УШ	15	-
Карадаг, 1957, УП	24	-
Прибосфорский, 1958, УП-УШ	59	18
Центральная часть, 1959, У1	67	84
Камышовая бухта, 1959, УП	46	46
То же 1960, У	4	38
" " 1960, У1	36	47
" " 1960, УП	69	59
" " 1960, УШ	33	17
" " 1960, IX	23	8
" " 1961, У1	33	92
" " 1961, УП	71	94
" " 1961, УШ	32	94
" " 1962, У1	46	26
" " 1962, УП	71	74
" " 1962, УШ	58	58
" " 1962, IX	4	5
Открытое море (восточная часть) 1963, У1-УП	74	60
Прибрежные и открытые р-ны (Одесса - Бату-ми) 1965, УП-УШ	64	30
Азовское море, 1962, У1	24	113
То же 1963, У1	22	69
<b>Всего проб</b>	<b>928</b>	<b>1053</b>
	1981	

с э/с "Миклухо-Маклай" на значительной площади Черного моря в прибрежных и открытых районах (от Одессы до Батуми). Выполнялись ловы - горизонтальный (0, 10 и 20 м) и вертикальный (от 100 до 0 м, а на малых глубинах - от дна до поверхности).

Наряду с проводимыми наблюдениями над ихтиопланктоном велось изучение видового состава, численности и продукции зоопланктона. Все используемые в настоящей работе материалы по данному вопросу обработаны В.Н.Грезе, Т.С.Петипа, О.К.Билевой, Э.П.Балдиной, Е.П.Делало. Авторы выражают глубокую благодарность перечисленным товарищам за возможность использования первичных материалов обработки, в настоящее время еще не опубликованных.

## Г Л А В А I

### РАЗМЕРНО-ПОЛОВЫЕ СООТНОШЕНИЯ,

### ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ПОЛА И ГЕРМАФРОДИТИЗМ РЫБ

Изучение закономерностей формирования пола у рыб в онтогенезе и филогенезе представляет большой интерес в решении общей проблемы определения пола у животных и динамики численности рыб. Тот или иной способ дифференцировки пола, свойственной виду, имеет приспособительное значение для воспроизводства и сохранения численности популяций данного вида. Дифференцировка пола у рыб в большинстве случаев происходит в постэмбриональном периоде жизни, а у некоторых видов (протандрических и протогинических гермафродитов) в течение ряда лет в онтогенезе наблюдается передифференцировка пола.

Многообразие способов дифференцировки пола, наблюдающееся у рыб, является одним из труднообъяснимых явлений экологии. Наряду с раздельнополостью, когда соотношение полов у рыб близко к I, наблюдается гиногенез (количество самцов сводится к 0), отмеченный у многих популяций серебряных карасей (*Carassius auratus gibelio*) и живородки моллинезии (*Mollinnesia formosa*), обитающей в водах северо-восточной Мексики и Техаса, 4-6-кратное преобладание самцов (*Colegonus alpinus* и др.) и функциональный гермафродитизм каменных окуней (*Serranus scriba*, *Serranus subligarius*), которые в момент нереста могут функционировать как самки и как самцы в зависимости от ситуации.

В последнее время исследования дифференцировки пола у рыб значительно расширились. Особого внимания заслуживают работы Т.Ямамото (Yamamoto, 1958), И.Кларка (Clark, 1959, 1965),

Ц.Смита (Smith, 1959), Р.Рейнбота (Reinboth, 1960, 1962, 1963a, 1963b, 1964), Р.Рейнбота и Н.Симон (Reinbothu Simon, 1962), Г.М.Персова (1965, 1966) и др. В мае 1965 г. в США проведена I Международная конференция по "Интерсексуальности у рыб" (Atz, 1965). Расширению исследований, касающихся дифференцировки пола и гермафродитизма рыб, вызвано необходимостью выяснения закономерностей, определяющих половую структуру популяции и механизмов, регулирующих половой состав стада рыб. Все эти вопросы представляют большой теоретический интерес для морфологов, гистологов, эмбриологов, генетиков, физиологов, эндокринологов и т.д. и имеют очень важное практическое значение для разработки мер по регулированию рыболовства и правильного ведения рыбоводного процесса.

В настоящей работе на основании изучения черноморских рыб и анализа литературных данных сделана попытка классифицировать различные способы становления пола рыб в онтогенезе. В схеме классификации типов дифференцировки пола животных в филогенезе, предложенной Х.Менгером (1962), круглоротые, рыбы и амфибии занимают промежуточное положение между метagamными и сингамными типами определения пола. Внешние факторы могут направлять развитие того или иного пола и вызывать превращение одного пола в другой. Это, по мнению автора, и обуславливает наличие у рыб потенциального или функционального гермафродитизма. У высших позвоночных, рептилий, птиц и млекопитающих гермафродитизм как нормальное явление уже не встречается. Способность к превращению одного пола в другой сохраняется только у самок птиц.

Многие вопросы, касающиеся типов определения пола рыб, не решены и по настоящее время. Половой диморфизм в хромосомном аппарате рыб чаще всего не обнаруживается, X- и Y-хромосомы мало различаются между собой. Не обнаруживаются и видимые различия между половыми хромосомами и обычными аутосомами (Мютцинг, 1963). О.Винге (Winge, 1927) удалось наблюдать превращение половых хромосом в обыкновенные аутосомы и выработку новых половых хромосом у одной расы *Lebistes reticulatus*. Факты, указывающие на несовершенство гетерохромосомного механизма у рыб, случаи постоянного, спонтанного и случайного гермафродитизма, ненормальное соотношение полов позволили ряду авторов распространить мнение "о примитивном" типе определения пола рыб, рассматривая дифференцировку пола как при-

способительный процесс, регулируемый через обмен веществ и гормональную деятельность. Большинство авторов (В.Ф.Натали и А.Н.Натали, 1947; Тэриан, 1947; Де Робертис, Новинский и Саэс, 1960, и др.) считают, что первичная половая дифференцировка гонад на ранних стадиях развития определяется генетическими факторами, а затем развитие гонады контролируется эндокринной системой.

В пользу существования половых хромосом у рыб свидетельствуют многочисленные генетические исследования. Для доказательства чаще всего привлекаются связанные с полом признаки, по наследованию которых и определяется генетическая структура пола. Путем гибридологического анализа М.Гордон (Gordon, 1957) установил наличие половых хромосом у *Xiphophorus masculatus*.

У рисовой рыбки мотыля *Orizias latipes* нормальные самки принадлежат к типу XX, а самцы - к XY. Искусственные самцы, полученные Т.Ямамото (Yamamoto, 1958) при добавлении в корм малькам метилтестостерона, представляют собой генетических самок типа XX. Потомство таких искусственных самцов состоит исключительно из самок. Данные, полученные Ямамото, свидетельствуют о генетическом определении пола у этого вида.

Имеется достаточное число примеров изменения половых соотношений у рыб под действием различных факторов внешней среды. Недостаток пищи, являющийся нередко следствием высокой численности популяции, в большинстве случаев приводит к увеличению количества самцов, но у некоторых видов рыб, напротив, - к появлению большого количества мелких самок. На ухудшение обеспеченности пищей популяция рыб реагирует также изменением размерно-половой структуры популяции. Эти изменения могут происходить в результате трансформации пола, одновременности полового созревания самцов и самок или пропуска ими нерестового сезона (Макеева и Никольский, 1965; Никольский, 1965).

Количество самцов в популяции возрастает также при неблагоприятных температурных условиях выращивания молоди или инкубации икры (Тэриан, 1942). Инкубируя икру трех- и девятиглай колюшки при более высокой температуре, С.Линдсей (Lindsay, 1962a, 1962b) отметил увеличение количества самок.

Большое влияние на половую систему рыб оказывает ионизирующая радиация (Самохвалова, 1935; В.Натали, 1942; Строганов и Телитченко, 1958; Телитченко и Левитова, 1959; Ромашов, Головинская, 1960; Черфас, 1962).

Много работ выполнено по изучению изменения соотношения пола рыб в результате гормональных препаратов. При воздействии тестостерона на мальков *Xiphophorus helleri*, *Lebistes reticulatus* возникали только самцы (Dantchakoff, 1941). Под влиянием женского гормона семенники *Lebistes reticulatus* превращались в овоцестис (Jesner, 1956). При действии метилтестостерона на мальков *Xiphophorus helleri* с первого дня жизни до 28-го дня гонады рыб превратились в семенники. Такой же опыт с *Lebistes reticulatus* ведет (у 50% особей) к стимуляции семенников, а у *Collienesia spinosa* и *Gambusia affinis* - образованию гонад, в которых иногда рядом с овогенезом происходит сперматогенез (Jesner, 1957). Введение под кожу, добавление в корм или воду при оплодотворении половых гормонов дает возможность получить рыб определенного пола (Zaskowski 1953; Yamamoto, 1953, 1955, 1958, 1959, 1965; Ashby, 1957). Более подробные сведения об определении и регуляции пола у рыб приведены в работе Ю.Г. Дровицкого (1966).

Эндокринные реакции рыб на действие различных факторов внешней среды заслуживают особого внимания. Большая пластичность пола выражается в способности рыб к гиногенезу, потенциальному, ювенальному, функциональному гермафродитизму и половой инверсии.

У многих раздельнополых видов рыб соотношение полов в нерестовой популяции близко к равному. Как правило, все стайные рыбы полярных и умеренных широт с единовременным икрометанием, образующие высокую численность, раздельнополы. Встречающиеся у этих рыб случаи гермафродитизма - явление аномальное. Однако у некоторых раздельнополых видов рыб имеются популяции, представленные только самками. Так, у популяций серебряного карася (*Carassius auratus gibelio*), населяющих водоемы Китая, Японии, Амура, соотношение полов близко к 1, а на Урале, в Северном Казахстане и Европейской части СССР аналогичные популяции представлены только самками. Бессамцовые популяции являются быстрорастущими. Как предполагают А.И. Горюнова (1962), Т. Бушнице и А. Кристиан (Buznitá, Cristian, 1958), бессамцовость свидетельствует о благоприятном состоянии популяции. Имеются примеры (Леоненко, 1960, и др.), когда в плохих условиях среди тугорослых карасей появляются самцы. Существование естественного гиногенеза у серебряного карася послужило основанием для постановки опытов, направленных на получение диплоидного гиногенетического потомства.

ва у других рыб. Как сообщает К.А.Головинская (1965), выращивание карпов, полученных путем радиационного генолиза, показало, что их выживаемость на ранних стадиях очень невысока. Основную массу потомства составляют гаплоидные уродливые эмбрионы, погибающие вскоре после вылупления из икры. Но среди них обнаруживаются единичные диплоидные особи, пережившие критический период развития, которые в дальнейшем растут и развиваются нормально. У вьюна удалось значительно повысить выход гинетических диплоидных эмбрионов воздействием температурными шоками в момент прохождения второго деления созревания яйцеклетки.

Соотношение полов в различных возрастных и размерных группах бывает неодинаково. Очень часто преобладание того или иного пола в разных возрастных группах связано с наблюдающимся у многих рыб естественным превращением пола в онтогенезе. Нормальный гермафродитизм в настоящее время известен у десяти семейств, относящихся к *Mustorphiformes*, *Cyprinodontiformes*, *Perciformes*, *Syngnathiformes* (Atz, 1963). Кроме того, гермафродитизм характерен для круглоротых.

Гермафродитизм рыб представляет собой очень пестрый комплекс явлений. У отдельных видов раздельнополость и гермафродитизм сменяют друг друга на протяжении индивидуальной жизни.

У.Д'Анкона (D'Ancona, 1949a, 1956) высказал предположение, согласно которому все рыбы в молодом возрасте потенциально бисексуальны. Гонады до дифференцировки содержат гонии в индифферентной стадии, но среди гоний уже есть и сперматогонии и овогонии, пока не отличающиеся друг от друга. Оогонияльные элементы могут начать превращаться в ооциты в то время, как сперматогонияльные еще нельзя выявить. В зависимости от закрепившейся той или иной формы дифференцировки пола стадия бисексуальности длится у них или в течение всего онтогенеза (синхронные гермафродиты), или только в некоторый его период (онтогенетические гермафродиты, раздельнополые рыбы).

Наличие ювенальной интерсексуальности и чаще всего ювенальной протогинии для отдельных видов бесспорно. Так, окончательному становлению пола у *Anguilla* предшествует интерсексуальная фаза (D'Ancona 1943, 1957). Очень интересны в этом отношении работы В.Мржик (Mržic, 1930), С.Моора (Moore, 1937), У.Д'Анкона (1943, 1945a, 1949a, 1956), Г.М.Персова (1965, 1966) о дифферен-

пировке гонад у отдельных видов Salmonidae и Muraenidae , находящихся первоначально во временной женской фазе.

Однако многими авторами оспаривается наличие ювенальной интерсексуальности у костистых рыб (Ashby , 1952; Mozzi , 1955; Vallove, 1957). Установившаяся точка зрения о всеобщности для всех костистых рыб более или менее продолжительной протогинической фазы несомненно требует к себе критического отношения. Детальное изучение Г.М.Персовым (1966) раннего периода гаметогенеза у ряда проходных лососей (исследованы шесть видов) показало, что только у одного вида горбуши наблюдается протогиническая стадия, в то время как у других видов яичники и семенники выявляются уже с началом процесса дифференцировки гонад. Ввиду того, что горбуша является наиболее специализированной формой среди всех видов проходных лососей родов *Oncorhynchus* и *Salmo*, автор предполагает, что у названных рыб в филогенезе исходным служит такой тип дифференцировки гонад, при котором семенники и яичники выявляются одновременно. Другой тип дифференцировки гонад, связанный с ювенальной протогинией устанавливается на более позднем этапе эволюции.

Детальное изучение закономерностей формирования пола у многих спаровых рыб, и особенно у *Sparus aurata* , проведенное У.Д'Анкона (1941, 1943, 1944, 1945а, 1945б, 1946, 1949а, 1949б), показало, что гонады первоначально формируются как двуполый орган с территориальным разделением мужской и женской частей, т.е. всем спаровым также свойствен ювенальный гермафродитизм. У видов *Oblata melanura* , *Boops boops* , *Diplodus vulgaris* и т.д. равновесие мужской и женской частей гонады отличается только в ювенальной фазе, в дальнейшем животные становятся раздельнополыми; у видов *Sparus aurata* , *Pagellus acarne* , *Diplodus annularis* наблюдается последовательный гермафродитизм (протандрия).

Последовательный (онтогенетический) гермафродитизм, при котором имеет место или протандрия, или протогиния, представляет собой нормальное явление в онтогенезе некоторых видов рыб. Протандрия установлена для ряда видов рыб из семейства Sparidae: *Diplodus sargus* , *Sparus aurata* , *Pagellus mormirus* (D'Ancona, 1949б), *Pagellus acarne* , *Spondylisoma cantharus* , *Boops salpa* (Reinboth, 1962), а также для большей части популяции морского карася *Diplodus annularis* из Черного моря (Салехова, 1961) и *Mullus macrocephalus* (Okada, 1965а, 1965б, 1965в).

Интересно отметить, что для популяции морского карася из

Адриатического и Средиземного морей протандрия не отмечена (D'Ancona, 1945b, 1949b; Keimboth, 1962). У Д'Анкона считается, что в ювенальной фазе морские караси двуполы, но зрелости достигает или мужская, или женская часть гонады, в то время как другая — редуцируется. Случаи гермафродитизма с инверсией, если и имеет место, то только у некоторых индивидуумов и являются исключением. Р. Рейнбот не обнаружил особей, находящихся в стадии инверсии, и поэтому относит данный вид к раздельнополым. Выводы указанных авторов можно объяснить или недостаточным количеством опытного материала, имевшегося в их распоряжении, или тем, что у морского карася в условиях Средиземного и Адриатического морей инверсии не происходит.

На примере черноморской популяции морского карася мы показали, что наряду с гонохоризмом у этого вида наблюдается последовательная смена фаз (протандрия), при которой мужская фаза сменяется женской. Переход одной фазы в другую совершается постепенно. Между двумя раздельнополыми состояниями вклинивается гермафродитный период. У части особей морского карася стабилизация пола происходит на первом году жизни, и в дальнейшем они функционируют или как самцы, или как самки. Нерестовое стадо пополняется за счет гермафродитных особей, которые на первом году функционируют как самцы, а на втором — или как самцы, или как самки. На втором году жизни у большей части гермафродитов продолжает функционировать семенник, а яичник сохраняется только как рудимент. У меньшей части особей наблюдается последовательная протандрия, и в юне они пополняют женскую часть нерестового стада. Из года в год в различных возрастных группах соотношение полов не остается постоянным. Однако с возрастом всегда уменьшается количество самцов и гермафродитов и увеличивается количество самок. Так, по нашим данным, собранным за 1959—1963 гг., на первом году жизни созревает от 57 до 88,2% морских карасей (имеются в виду молодые самцы и гермафродиты с нефункционирующим яичником и зрелым семенником). В двухгодичном возрасте в нерестовое стадо впервые вступают самки, составляющие от 20 до 33% (имеются в виду самки и гермафродиты с редуцирующимся семенником). Преобладают в этом возрасте самцы. Значительное преобладание самок наблюдается в возрасте четырех лет. Вместе с гермафродитами, у которых редуцируются семенники, они составляют свыше 66%. У рыб старших возрастных групп случаи гермафродитизма очень редки.

Для того чтобы нагляднее показать влияние половой инверсии на размерно-половые соотношения у морского карася определяли половой состав различных размерных групп в разные сезоны года. Для этой цели использовались рыбы из уловов ставным неводом и ставными жаберными сетями у берегов Крыма и Северного Кавказа (Новороссийска). Кроме того, проанализированы сборы Новороссийской биологической станции за 1959-1962 гг., полученные с помощью тех же орудий лова. Для удобства характеристики полового стада морского карася в "группу самки" мы включали гермафродитов с преобладанием женской части гонады, а с преобладанием мужской - в "группу самцов". За размерно-половые соотношения приняты процентные количества самок и самцов, относящихся на каждую размерную группу.

Размерно-половые соотношения у морского карася во все сезоны года имеют общую тенденцию - с увеличением размеров рыб увеличивается преобладание самок и поэтому среди рыб длиной 14 см и более всегда преобладают самки (табл. 2).

Во все месяцы года в стаде морского карася отмечается численное преобладание самок над самцами (табл. 3, 4). В среднем за год в р-не Новороссийска самок было 60, самцов - 40%, у побережья Крыма - соответственно 66 и 34%. То же отмечают К.А.Виноградов и К.С.Ткачева (1950): в стаде морского карася у Карадага в 1946-1947 гг. самок было 68, а самцов - 32%. Такое соотношение полов объясняется тем, что материал, полученный с помощью жаберных сетей и ставных неводов, не содержит молодых половозрелых самцов длиной 5-8 см, созревающих на первом году и принимающих участие в нересте. Жаберными сетями отбирают более крупные экземпляры, а из ставных неводов при переборке мелкая рыба уходит в море через ячею невода. Соотношение полов на нерестилищах, учитывая молодых самцов, составит приблизительно 1:1, а в иных случаях будут преобладать самцы (Салехова, 1965). Летом основную массу нерестового стада составляют самцы длиной 6-15 см в возрасте 1-4 лет и самки длиной 10-18 см в возрасте 2-5 лет.

Интересно отметить, что начиная с двухгодичного возраста, самки морского карася крупнее самцов. Это происходит, вероятно, потому, что на первом году жизни самцы затрачивают много энергии на созревание половых продуктов; самки же, гонады которых остаются в этот период на I-II стадии, а также неполовозрелые гермафродиты основную часть энергии расходуют на рост. Кроме того, стадо самок, начиная со второго года, пополняется крупными ос-

Сезонная динамика размерно-  
у Новороссийска

Длина, см	Февраль	Март	Апрель			Май		
	1962 г.	1962 г.	1959 г.	1962 г.	1959 г.	1960 г.	1962 г.	1959 г.
9	-	-	20	-	-	-	-	3,0
10	-	-	30	44	20	21	43	17
11	-	-	44	58	21	29	58	58
12	-	60	56	76	48	34	64	70
13	87	54	70	50	60	48	39	52
14	76	74	58	54	58	52	60	58
15	92	56	66	72	62	70	60	75
16	100	62	80	70	80	86	64	90
17	100	100	100	80	100	100	80	94
18	-	100	100	-	100	100	100	90
19	-	100	100	-	100	100	100	100
20	-	100	100	-	-	-	100	100
21	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>n</i>	51	63	186	157	216	182	86	519

Примечание. Цифры, относящиеся к самцам, не приводятся, центру самок. Общее количество проанализиро-

бями, "образующимися" из самцов. Инверсия пола у мелких самцов часто наблюдается на третьем-четвертом году жизни.

• Согласно классификации Д.Ф.Замахаева (1959), морской карась относится ко второму типу изменения соотношения полов с размерами и возрастом, основной особенностью которого является увели-

половых соотношений морского карася  
(количество самок в %)

Июнь		Июль			Август		Сен- тябрь	Октябрь		Ноябрь- декабрь	
1960 г.	1962 г.	1959 г.	1960 г.	1962 г.	1960 г.	1962 г.	1959 г.	1960 г.	1960 г.	1960 г.	1962 г.
18	-	22	14	-	-	-	-	80	24	-	-
24	-	14	24	-	-	-	66	54	43	38	-
34	40	46	42	-	80	50	67	56	50	40	-
50	82	82	48	58	54	44	64	70	60	42	-
66	58	54	55	62	63	40	80	66	82	53	-
68	54	64	74	50	72	50	100	67	78	66	-
66	74	70	76	72	80	70	100	84	74	68	-
80	76	80	86	84	78	68	100	90	-	64	-
100	86	76	100	100	100	90	100	100	-	84	-
100	100	100	100	-	100	100	100	100	-	-	-
100	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
199	238	300	154	100	188	199	53	205	65	243	-

так как процент самцов вычислен простым дополнением до ста к про-  
ванных рыб ( n ) включает как самок, так и самцов.

чение процента самок с увеличением размеров рыб. Ко второму ти-  
пу размерно-половых соотношений относятся многие старовые рыбы  
*Pagellus acarne* (Reinboth, 1962), *Dentex macrophthalmus* (Тру-  
нов, 1966) и др. Несомненно, что все виды, у которых в онтогене-  
зе наблюдается протандрический гермафродитизм, относятся также ко  
второму типу.

Т а б л и ц а 3

Соотношение полов морского карася в различные сезоны года в р-не Новороссийска (в %)

Месяц	Год	Самки	Самцы	n
Февраль	1962	84	16	51
Март	1962	86	14	63
Апрель	1959	61	39	186
	1962	52	48	157
Май	1959	58	42	216
	1960	57	43	182
	1962	60	40	86
Июнь	1959	56	44	519
	1960	48	52	199
	1962	68	32	238
	1959	65	35	300
Июль	1960	53	47	154
	1962	60	40	100
	1960	64	36	188
Август	1962	57	43	199
Сентябрь	1959	70	30	53
Октябрь	1960	66	34	205
	1962	62	38	65
Ноябрь - декабрь	1960	62	38	65
	1962	58	42	243
В среднем за год		60	40	3404

Большая продолжительность жизни самок сравнительно с самцами и в связи с этим преобладание самок среди более крупных рыб отмечаются у ряда черноморских раздельнополых рыб, характеризующихся придонным образом жизни и имеющих пелагическую икру. Преобладание самок среди крупноразмерных рыб наблюдается у султанки *Mullus barbatus ponticus* В с в и р о в

Соотношение полов морского караса в различные сезоны года у берегов Крыма (в х)

Месяц	Самки	Самцы	n
Январь	68	32	8
Февраль	76	24	19
Март	-	-	-
Апрель	57	43	281
Май	69	31	318
Июнь	60	40	268
Июль	60	40	63
Август	89	11	124
Сентябрь	60	40	73
Октябрь	81	19	87
Ноябрь	80	20	71
Декабрь	73	27	38
В среднем за год	66	34	1345

(табл. 5), морского ерша *Zeugmaenops roscus* (L.) (табл. 6), в меньшей степени - у морского дракона *Trachinus draco* L. (табл. 7). Известно, что структура популяции, при которой самки оказываются крупнее самцов, обеспечивает большую популяционную плодовитость, что особенно необходимо для рыб с пелагической икрой, не дающих высокой численности стада.

Для значительного большинства видов рыб отмечается последовательный гермафродитизм, при котором имеет место протогиния. Протогиния описана для многих видов семейств Centracanthidae (Zei, 1949, 1951; Lozano Cabo, 1953; Planas, Vives, 1955; Lepori Nullo, 1959; Reinboth, 1962); Serranidae (Smith, 1959; Moe, 1965; Reinboth, 1967), Labridae (Sordi, 1961, 1962; Reinboth, 1962, 1963a; Okada, 1964; Roede, 1965); Cyprinodontidae (Eaenbergs, 1923, 1926; Harms, 1926, и др.), Symbbranchidae (Liu, 1944; Liem, 1963).

Т а б л и ц а 5

Размерно-половые соотношения черноморской султанки, по данным Н.Н.Данилевского (1939)

Длина, см	Количество самок, %			Твердые грунты
	кавказская жилая	керченская	ходовая	
6,5	32	-	-	-
7,5	36	53	23	3,0
8,5	42	34	28	II
9,5	57	64	48	26
10,5	72	89	77	40
11,5	80	94	97	70
12,5	92	100	100	91
13,5	90	100	100	93
14,5	100	-	-	98
15,5	100	-	-	98
16,5	-	-	-	100
17,5	-	-	-	100
18,5	-	-	-	100
19,5	-	-	-	100
20,5	-	-	-	100
21,5	-	-	-	100
22,5	-	-	-	100
23,5	-	-	-	100

Из числа рыб, обитающих в Черном море, протогиния пока известна только для смариды *Spicara smaris* L. Протогиния является нормальным циклом развития смариды. Половая зрелость самок и самцов наступает в возрасте одного года. К середине мая у большинства годовиков, имеющих длину 5,9-8,6 см, гонады находятся на III-IV стадии зрелости. В основной массе это самки, и только небольшой процент (3-7) составляют самцы. Молодые самцы не отличаются от самок окраской. Видимо, в дальнейшем ходе онтогенеза

Т а б л и ц а 6

Размерно-половые соотношения морского ерша  
у берегов Крыма (1961) ( $n = 321$ )

Длина, см	Количество самок, %	Длина, см	Количество самок, %
2,5	52	13,5	59
3,5	44	14,5	82
4,5	40	15,5	81
5,5	46	16,5	88
6,5	50	17,5	93
7,5	50	18,5	100
8,5	44	19,5	100
9,5	57	20,5	100
10,5	64	21,5	100
11,5	63	22,5	100
12,5	49	23,5	100

Т а б л и ц а 7

Размерно-половые соотношения морского  
дракона берегов Крыма и Кавказа (1958-1961 гг.)  
( $n = 245$ )

Длина, см	Количество самок, %	Длина, см	Количество самок, %
6,5	61	14,5	44
7,5	58	15,5	63
8,5	60	16,5	64
9,5	54	17,5	78
10,5	39	18,5	83
11,5	57	19,5	91
12,5	50	20,5	100
13,5	59	21,5	100
		22,5	• 100

у таких самцов не наблюдается половой инверсии; они функционируют как самцы, приобретая ко второму году жизни свойственную самцам этого вида синюю окраску. Нерестовое стадо самцов, начиная со второго года, пополняется претерпевшими инверсию самками. Основная масса самок превращается в самцов на третьем-четвертом году жизни при длине тела 10,5-12,5 см, и среди трехгодовиков начинают преобладать самцы. Основную массу нерестового стада составляют самки длиной от 6 до 12 см, что соответствует возрасту 1-4 года, и самцы длиной от 11 до 16 см, что соответствует возрасту 3-6 годам. Самки старше 5 лет и крупнее 13 см в Черном море не обнаружены, самцы же в возрасте 6-7 лет и длиной 13-16,4 см обычно встречаются. Превращения задерживаются у медленно растущих самок. Приходилось неоднократно наблюдать мелких самок в возрасте 4-5 лет и самцов в том же возрасте с нефункционирующим в нерестовый период семенником. Размерно-половые соотношения у смарида во все сезоны года имеют общую тенденцию: с увеличением размеров рыб увеличивается преобладание самцов (табл. 8). Следовательно, смарида по характеру размерно-половых соотношений, как уже было отмечено Д.Ф.Замхаевым (1959), относится к третьему типу, характерной особенностью которого являются высокий процент самок в нерестовой популяции мелких рыб, постепенное снижение его по мере увеличения размеров рыб в популяции и падение до нуля в группах наиболее крупных рыб. Такая динамика размерно-полового состава объясняется протогиническим гермафродитизмом смарида, наблюдающимся в онтогенезе. Поэтому, естественно, что в стаде смарида в среднем самцы крупнее самок. Начиная с двухлетнего возраста, самцы крупнее самок и в одновозрастных группах, так как на втором году жизни нерестовое стадо самцов пополняется более крупными самцами, образовавшимися из самок.

Все виды рыб, в онтогенезе которых наблюдается протогиния, относятся к третьему типу размерно-половых соотношений. Однако не во всех случаях снижение процента самок в популяции с увеличением размеров рыб является следствием протогинического гермафродитизма вида. Начатые нами наблюдения за зеленошкой *Orenilabrus ocellatus* позволяют предположить, что этот вид раздельнополый, несмотря на то, что крупные рыбы популяции представлены исключительно самцами. В уловах, произведенных с

Т а б л и ц а 8

Сезонная динамика размерно-половых соотношений смариды  
у побережья Крыма (количество самок в %)

Длина, см	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь-июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	
	1961г.	1966г.	1961г.	1962г.	1962г.	1960г.	1961г.	1961г.	1959г.	1959г.	1959г.	
5	100	-	-	-	64	100	100	100	-	-	-	
6	100	-	-	-	53	100	100	100	100	-	100	
7	96	100	-	85	98	92	100	100	100	-	100	
8	90	95	-	90	62	90	100	98	100	100	100	
9	100	91	-	97	92	86	100	81	100	100	82	
10	70	68	-	90	95	90	82	40	95	100	80	
11	54	30	18	86	70	52	30	0	95	100	50	
12	21	32	20	60	50	30	0	0	33	100	0	
13	2	10	0	20	1	0	0	0	9	0	0	
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
Σ	68	75	118	344	750	120	276	268	231	69	81	124

помощью жаберных сетей, всегда встречаются половозрелые самцы зеленушек и никогда не обнаруживаются самки. Особенно удивительно закономерное попадание в сети текущих самцов в нерестовый период и отсутствие самок. Когда в этих же районах был начат лов зеленушек криветочным саком, изготовленным из хамсероса, в него попадались в большом количестве зрелые самки. Объяснялось это тем, что у зеленушек отмечается значительное различие в размерах между самками и мелкими самцами, принимающими участие в нересте, но не охраняющими кладок икры, и крупными самцами, которые осеменяют икру и охраняют свое гнездо / Soljan, 1930/.

Зеленушка по размерно-половым соотношениям так же, как и смарида, относится к третьему типу, т.е. в нерестовой популяции мелких рыб отмечается высокий процент самок, который постепенно уменьшается по мере увеличения размеров рыб и снижается до нуля в группах наиболее крупных особей. Основную массу нерестового стада зеленушки составляют самки в возрасте одного года (реже двух лет) и длиной 2,5-4,5 см, а также самцы в двух-трехгодичном возрасте длиной 4,5-8 см (табл. 9).

Самцы крупнее и, в среднем, старше самок у многих видов рыб с донной икрой, проявляющих заботу о потомстве. Это характерно для бычков, губанов, сомов и некоторых других рыб. Интересно отметить, что у пелагических рыб с пелагической икрой, образующих в Черном море высокую численность (азовская и черноморская хамса - *Engraulis engrasicholus maoticus* Р и в а н о в , *Engraulis engrasicholus ponticus* А л е к с а н д р о в

и ставрида - *Trachurus mediterraneus ponticus* А л е е в ), количества самцов и самок во всех размерных группах приблизительно одинаковы (табл. IО, II). У этих видов не наблюдается заметного различия в темпе роста, возрасте полового созревания и продолжительности жизни самцов и самок, т.е. они относятся к первому типу размерно-половых соотношений (Замахав, 1959). "Подобный тип соотношения полов при пространственной разобщенности нерестилищ рыб разного размера обеспечивает сохранение необходимого соотношения полов во всех размерных группах и успешное осеменение икры самок всех размеров и возрастов" (Никольский, 1965).

Биологический смысл онтогенетического гермафродитизма, к сожалению, еще далеко не ясен. Протогинию и соотношение полов, сдвинутые в сторону преобладания самок в младших возрастах, Г.В.Никольский (1965) рассматривает как приспособление для уве-

Т а б л и ц а 9  
 Размерно-половые соотношения (в %) зеленушки  
 в р-не Севастополя в период нереста (май-июнь 1962 г.)

Длина, см	Самки	Самцы	Непословозре- лые	n
2,5	55,0	20,0	25,0	20
3,5	64,4	15,3	20,3	104
4,5	22,2	31,1	46,7	42
5,5	30,0	70,0	0	20
6,5	25,0	75,0	0	8
7,5	0	100,0	0	35
8,5	0	100,0	0	8
9,5	0	100,0	0	2

Т а б л и ц а 10  
 Размерно-половые соотношения хамсы у берегов  
 Крыма и в Азовском море (количество самок в %)

Длина, см	Черное море		Азовское море	
	февраль, 1962 г.	февраль, 1963 г.	август, 1961 г.	июнь, 1962 г.
5,5	43	-	0	-
6,5	49	-	50	50
7,5	60	50	39	49
8,5	42	46	51	67
9,5	59	69	61	50
10,5	46	40	100	49
11,5	49	49	100	48
12,5	50	50	-	-
13,5	50	54	-	-
14,5	-	55	-	-
n	300	210	107	119

Т а б л и ц а II  
 Размерно-половые соотношения ставриды  
 в р-не Крыма (1958-1959 гг.)  
 (n = 517)

Длина, см	Количество самок, %	Длина, см	Количество самок, %
6,5	55	14,5	50
7,5	50	15,5	53
8,5	54	16,5	55
9,5	52	17,5	43
10,5	50	18,5	50
11,5	50	19,5	50
12,5	54	20,5	60
13,5	50		

личения скорости воспроизводства в крайне неблагоприятных условиях, а протандрию - как следствие недостаточности кормовой базы водоемов для созревания самок в молодом возрасте. И если подобное объяснение легко применимо к рыбам, пресноводным или живущим в эстуациях и т.д., то для морских рыб, в частности живущих в Черном море, такое объяснение неприемлемо. Это, прежде всего, относится к морскому карасю, обитателю, главным образом, биоценозов цистозиры, питающемуся фитообрастаниями, продукция которых настолько велика, что они обычно недоиспользуются (Маккавеева, 1961). Несомненно, что онтогенетический гермафродитизм является приспособлением, обеспечивающим регуляцию половой структуры стада рыб, и свойствен в большинстве случаев видам, обитающим в прибрежных районах, где условия среды не стабильны.

Интересен процесс развития гонад у различных видов рыб семейства Serranidae, у которых встречается протогиния и синхронный гермафродитизм (Dufosse, 1856; Brock, 1878; Ноек, 1891; van Oordt, 1929, 1933; D'Ancona, 1949a, 1949b; Clark, 1959, 1965; Smith, 1959; Reinboth, 1962, 1963b; Салехова, 1963).

Наши наблюдения над размножением каменного окуня *Serranus scriba* в Черном море, проведенные в течение ряда лет в р-не Севастополя, показывают, что этот вид становится половозрелым на

третьем-четвертом году жизни. Гонады половозрелых каменных окуней гермафродитны. Центральный овариальный канал окружен яйценосными пластинками и частично - семенными лопастями. Семенник состоит как бы из измененных яйценосных пластинок. Как показали визуальные наблюдения за процессом развития гонад в онтогенезе, гермафродитной половозрелой гонаде предшествует неполовозрелый яичник. Такой же тип онтогенетического развития гонад отмечен для *Serranus cabrilla* (Reinboth, 1965).

В нерестовый период гонады каменного окуня - это большие яичники, занимающие переднюю часть полости тела. Мужская часть гонады состоит из двух долей, расположенных в каудальной части. Отношение веса семенника к весу гонады в период нереста составляет 6 - 7,7 %. Мужские и женские половые продукты каждой особи созревают синхронно. Во второй половине июня при температуре воды 18-20° каменный окунь начинает интенсивно нереститься. В умеренное время гонады содержат большое количество зрелых икринок и сперму. При легком нажатии на брюшко одновременно вытекают икринки и сперма. Проведенная нами серия опытов искусственного оплодотворения икры каменного окуня спермой той же особи (и параллельно перекрестного оплодотворения) показала, что как в первом, так и во втором случае икра развивалась нормально, из нее выклеивались предличинки, которые жили почти до полного рассасывания желточного мешка.

В часы нереста каменные окуни всегда собираются в группы. Этот факт позволяет предположить, что самооплодотворения в природе не происходит. Вероятнее всего одна особь выполняет поочередно функцию то самца, то самки. Это подтверждается наблюдениями Е.Кларк (1959, 1965) над нерестом другого вида из рода *Serranus* (*Serranus subligarius*) в естественных условиях и аквариумах. Каждая зрелая особь *Serranus subligarius* независимо от размеров имеет одновременно и сперму, и икринки. Гонады имеют объемистые яичники с тонкой извилистой полоской белой ткани семенников на вентральной стороне. При очень легком нажатии на брюшко одновременно выделяются зрелая сперма и икринки. Искусственно оплодотворенная икра нормально развивалась как при оплодотворении ее спермой той же особи, так и при перекрестном. Из икры выведены личинки. Изолированная в аквариуме рыба может откладывать икру и тут же ее оплодотворять.

В естественных условиях *Serranus subligarius* обычно живет

изолированно. Однако в определенное время дня гермафродиты тысячами собираются на нерест. В момент нереста рыбы держатся попарно. Преследующая рыба, находящаяся в фазе самца, имеет отчетливо широкие коричневые вертикальные полосы на теле, рыбы в фазе самок полос не имеют; абдоминальный отдел белый и очень увеличен за счет созревших икринок. Когда же нереста нет, окраска рыб варьирует от полосатой до однотонной.

Е. Кларком проведен следующий эксперимент. В аквариум были посажены два гермафродита с окраской, характерной для фазы самки, и сильно увеличенным абдоменом. Рыбы стремительно двигались и клевали друг друга. Более крупная рыба загоняла другую в угол аквариума. Меньшая, оказавшаяся в углу аквариума, через некоторое время потемнела, на ее теле появились коричневые вертикальные полосы, характерные для самцовой фазы. Она вышла из угла и начала преследовать большую рыбу, абдомен которой вскоре стал заметно уменьшаться, в результате освобождения от икры, в то время как брюшко другой рыбы все еще оставалось раздутым. Затем их половые функции изменились. Введение третьей рыбы в аквариум с нерестящейся парой также может вызвать внезапное изменение пола.

Наличие цветных фаз у этих рыб в момент нереста является, по мнению автора, признаком, помогающим наблюдателю констатировать изменение пола, происходящее иногда в течение секунды.

Интересные результаты дали фотографии, с помощью которых удалось обнаружить, что ведущая рыба (в фазе самки) в момент вымета икры приобретает светлые вертикальные полосы. Таким образом, в случае синхронного гермафродитизма обеспечивается возможность восстановления популяции даже при сохранении единичных особей (Макеева и Никольский, 1965).

Случаи гермафродитизма рыб можно классифицировать следующим образом:

1. Частичный, или ювенальный гермафродитизм, характеризующийся ювенальной бисексуальностью (*Boops boops*) или ювенальной протогинией (*Oncorhynchus gorbuscha*).

2. Последовательный (онтогенетический) гермафродитизм, при котором наблюдается протандрия: рыбы в молодом возрасте — большей частью самцы, в дальнейшем превращающиеся в самок (*Sparus aurata*, *Diplodus annularis*, *Pagellus acarne*), или протогиния: рыбы в молодом возрасте — самки, превращающиеся затем в самцов (*Spicara smaris*, *Zacura margaritacea* и др.).

3. Синхронный гермафродитизм, при котором рыбы функционируют в качестве самцов и самок одновременно, возможно, даже самооплодотворение. В естественных условиях в нересте участвуют две или несколько рыб. Синхронный гермафродитизм, как предполагает Атц (Atz, 1963), является эндокринологической адаптацией.

4. Гонохоризм, когда раздельнополые рыбы обладают способностью в некоторых случаях временно продуцировать гаметы противоположного пола (случайный гермафродитизм, отмеченный как аномалия для многих раздельнополых видов рыб).

Г.М.Персов (1966) выделяет два основных типа дифференцировки гонад у рыб: первый тип - яичники и семенники выявляются уже в начале процесса дифференцировки гонад, т.е. одновременно; второй тип - все особи данного вида имеют гонады только одного пола, а гонады второго пола появляются в результате передифференцировки гонад некоторых особей.

Наблюдения за черноморскими рыбами и анализ литературных данных позволяют несколько расширить схему дифференцировки гонад у рыб. Необходимо иметь в виду третий тип дифференцировки, при котором гонады формируются как двуполые органы с территориальным разделением мужской и женской частей, функционирующих или одновременно, или последовательно (большинство известных видов, относящихся к семейству Sparidae).

У отдельных видов рыб с первым типом дифференцировки гонад обнаруживается склонность к гиногенезу. В некоторых случаях отмечается случайный гермафродитизм. У ряда видов рыб со вторым типом дифференцировки гонад наблюдается ювенальная протогиния, в иных случаях - онтогенетический гермафродитизм (протогиния) с инверсией пола у половозрелых рыб. Виды рыб, у которых в половозрелом состоянии отмечается синхронный гермафродитизм, также относятся ко второму типу дифференцировки гонад, ибо первоначально их гонады дифференцируются только как женские.

При третьем типе дифференцировки гонад отмечается или ювенальная бисексуальность и последующий гонохоризм, или последовательный (онтогенетический) гермафродитизм, чаще всего протандрия, реже - протогиния.

## В ы в о д н

I. Исходя из анализа размерно-половых соотношений, рассмотренные черноморские виды рыб можно разделить на следующие группы:

а. Пелагические рыбы с пелагической икрой, образующие в Черном море высокую численность (азовская и черноморская хамса, ставрида). Количества самцов и самок у хамсы и ставриды во всех размерных группах почти одинаковы; не наблюдается заметного различия в темпе роста, возрасте полового созревания и продолжительности жизни самцов и самок.

б. Придонные рыбы с пелагической икрой, не образующие высокой численности (морской карась, султанка, морской ерш, морской дракон). Отмечается преобладание самок среди крупноразмерных рыб. У морского карася и султанки отмечается заметная разница в темпе роста и продолжительности жизни самцов и самок. Самки живут более продолжительное время и, как правило, крупнее самок в одновозрастных группах. В меньшей степени такие различия отмечаются для морского ерша и морского дракона.

в. Прибрежно-пелагические и придонные рыбы с донной икрой (смарида, зеленушка), для которых характерно преобладание самцов среди крупных рыб. Отмечается большая продолжительность жизни и более интенсивный темп роста у самцов.

г. В особую группу следует отнести каменного окуня - функционального гермафродита, придонную рыбу с пелагической икрой. В период размножения каменные окуни собираются в группы, участвуя в нересте то в роли самца, то в роли самки. Их половая функция может меняться мгновенно.

2. В онтогенезе ряда черноморских рыб наблюдается нормальный гермафродитизм. У морского карася отмечается протандрия и в связи с этим - соотношение полов, сдвинутое в сторону преобладания самок в старших возрастных группах (второй тип размерно-половых соотношений). У смариды - протогиния и соотношение полов, сдвинутое в сторону преобладания самцов в старших возрастных группах (третий тип размерно-половых соотношений). У каменного окуня наблюдается функциональный гермафродитизм, при котором возможно даже самооплодотворение.

3. Можно выделить три основных типа дифференцировки гонад у рыб. Первый тип - яичники и семенники выявляются в начале процесса дифференцировки гонад (одновременно); второй тип - все особи данного вида имеют гонады только одного пола (женского), гонады другого пола появляются в результате передифференцировки гонад некоторых особей; третий тип - гонада формируется как двупольный орган с территориальным разделением мужской и женской частей; особи того или иного пола появляются в результате редукции одной из частей гонады.

Г Л А В А 2  
ПОЛОВЫЕ ЦИКЛЫ И ХАРАКТЕР ИКРОМЕТАНИЯ  
ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Исследования половых циклов и характера икрометания рыб имеют существенное теоретическое и практическое значение. В последнее время им уделяется большое внимание в связи с решением ряда практических вопросов таких, как акклиматизация рыб, искусственное разведение и др. Советские ихтиологи отмечают большую важность правильного понимания закономерностей развития половых продуктов рыб для рыболовства. Они указывают, что "гаметогенез у разных рыб имеет свою существенную специфику, которую необходимо учитывать наряду с теми условиями, которые необходимы для прохождения каждой фазы овогенеза и сперматогенеза" (Исаев, Карзинкин, Кожин, Никольский, Черфас, 1965, стр.14). Знать специфику гаметогенеза у рыб необходимо также для определения их плодовитости.

В современной ихтиологии общепризнанным является разделение рыб по характеру икрометания на два типа - одновременно и порционно нерестящихся. Известно, что наибольшие трудности возникают при изучении плодовитости рыб с порционным типом нереста. По мнению П.А.Дрягина (1949, 1952), у рыб, выметывающих за сезон более трех порций икры, в текущем нерестовом сезоне создает часть резервных овоцитов, которые принято считать овоцитами будущего года или нескольких последующих лет. Несмотря на неоднократное высказывание П.А.Дрягиным этой мысли, специального обсуждения и разработки данный вопрос не получил, и многие ихтиологи до настоящего времени при определении плодовитости рыб с порционным икрометанием не принимают во внимание возможности пополнения желтковых овоцитов в нерестовый период за счет резервных (Асланова, 1954; Фадеев, 1957; Петрова, 1960, и др.).

Не для всех исследованных видов рыб выяснено значение для формирования плодовитости как резервных, так и промежуточных желтковых овоцитов. К.И.Гёттинг (Götting, 1961) подчеркивает, что среди исследователей не существует единого мнения по поводу того, какую часть общего запаса яиц следует учитывать при определении плодовитости рыб. Литературные данные свидетельствуют о том, что среди пресноводных и морских рыб имеется большое разнообразие и в характере созревания овоцитов, и во внешнем проявлении порционного икрометания (Казанский, 1949,

1952, 1962; Асланова, 1954; Горбунова, 1954; Аведикова, 1957; Калинина, 1960; Пушкарева, 1960; Овен, 1961а, 1961б, 1962а, 1962б; Расщеперин, 1964; Макеева, Попова и Потапова, 1965, и др.). Следовательно, изучению плодовитости должны предшествовать исследования созревания и икротетания каждого вида рыб в отдельности.

Большая заслуга в изучении половых циклов рыб принадлежит ученым: К.А.Киселевичу (1923), Д.П.Филатову (1925), С.И.Кулаеву (1927, 1939), В.А.Мейену (1927, 1939, 1940, 1944) и П.А.Дрягину (1939, 1949, 1952). Существенный вклад в учение о половых циклах и типах нереста костистых рыб за последние 10-15 лет внесли Б.Н.Казанский (1949, 1952, 1962), В.А.Лукин (1948), О.Ф.Сакун (1954), В.М.Наумов (1956), В.П.Сорокин (1957), В.Э.Беккер (1957), Н.Л.Гербильский (1959), Б.В.Кошелев (1961, 1963, 1965), К.И.Гёттинг (1961) и др.

Подавляющее большинство черноморских рыб обладает порционным типом икротетания (Виноградов и Ткачева, 1949, 1950; Смирнов, 1949; Георгиев, Александрова и Николов, 1960).

В 1959 г. начато изучение размножения черноморских рыб путем наблюдений над нерестом в экспериментальных и природных условиях и с помощью гистологического анализа половых желез и измерений диаметра желтковых овоцитов (Овен, 1961а, 1961б, 1962а, 1962б). Яичники 20 видов черноморских рыб были подвергнуты гистологической обработке. Для таких видов, как *Gaidropsarus mediterraneus* (L), *Odontogadus merlangus euxinus* (N o r d - m a n n), *Trachurus mediterraneus ponticus* A l e x, *Mullus barbatus ponticus* E s s i p o v, *Scorpaena porcus* L., *Platichthys flesus luscus* (P a l l a s), получены данные об изменении яичников в течение года, для других - только в нерестовый период. Изготовлено свыше 400 гистологических препаратов. Гонады фиксировали раствором Буэна или 4 %-ным формалином. Окраску производили по Маллори и железным гематоксилином по Гейденгайну. Размерный состав желтковых овоцитов в яичниках половозрелых рыб изучен у 20 видов. Обычно измерялось от 300 до 700 овоцитов из одного яичника 2-10 особей каждого вида. На основании промеров построены вариационные кривые размерного состава овоцитов.

Проведены наблюдения за нерестом в аквариумах следующих видов рыб: *Gaidropsarus mediterraneus* (L), *Odontogadus merlangus euxinus* (N o r d m a n n), *Mullus barbatus ponticus*

И в с и р о в , *Stenolabrus rupestris* C u v ., *Scorpaena porcus* L., *Platichthys flesus luscus* ( P a l l a s ), *Atherina moschon pontica* E i s h . Рыб содержали попарно или по одной самке с двумя-тремя самцами в стеклянных непроточных аквариумах. Воду меняли два раза в сутки. Кормом для рыб служили гаммарусы или мясо рыб и мидий. Выметанную икру отбирали из аквариума газovým сачком поздно вечером или утром. Количество выловленных икринок подсчитывалось объемным методом.

### РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ОВОЦИТОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ХАРАКТЕРА ИХ СОЗРЕВАНИЯ

Хиклинг и Рутенберг (Nicklind u. Rutenberg, 1936), применив метод промеров овоцитов в яичниках пяти видов половозрелых рыб Северного моря, пришли к выводу, что различия в размерном составе овоцитов тесно связаны с продолжительностью нерестового периода. Так, виды, у которых имеется непрерывный размерный ряд овоцитов - от мельчайших основного запаса до зрелых, - обладают очень длительным нерестовым периодом (морская щука и сардина), а виды, у которых созревающие овоциты обособляются от основного запаса, обладают коротким нерестовым периодом (пикша и сельдь).

К.И. Гёттинг (1961) применил метод промеров овоцитов с целью сравнительного изучения характера их созревания для выяснения вопроса о том, какую часть общего запаса яиц следует принимать во внимание при определении плодовитости. Изучив 10 видов морских рыб, Гёттинг так же, как Хиклинг и Рутенберг, разделил их на две группы согласно характеру созревания овоцитов. К первой группе были отнесены рыбы с прерывистым типом созревания овоцитов (diskontinuitätstyp), ко второй - рыбы с непрерывным типом (kontinuitätstyp). Один вид - пикшу (*Odontogadus merlangus* L.) он отнес к промежуточной форме по типу созревания овоцитов. Наличие промежуточных, или переходных, размерных групп желтковых овоцитов между резервными и наполненными желтком овоцитами служит основным признаком непрерывного типа созревания овоцитов. Для прерывистого типа созревания овоцитов характерно отсутствие промежуточных размерных групп желтковых овоцитов, четкое обособление созревающих и арелых овоцитов от резервных. Схематическое изображение этих типов созревания овоцитов дано на рис. 1. На основании проведенных исследований Гёттинг пришел к выводу, что у рыб с прерывистым типом созревания овоцитов определение плодот-

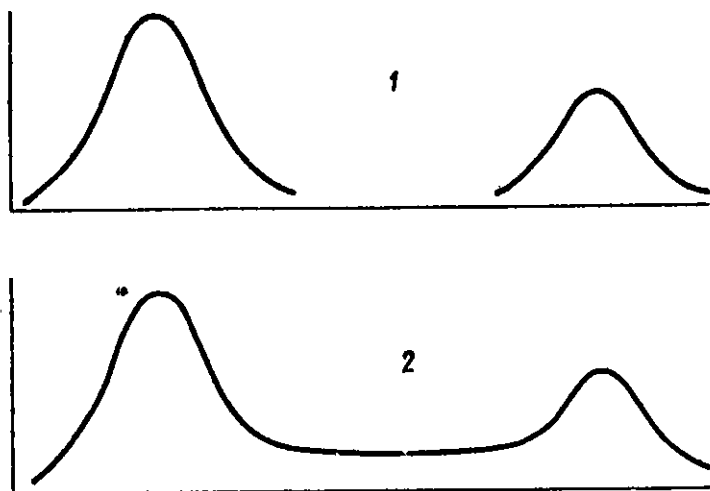


Рис. I. Схематическое изображение двух типов созревания овоцитов морских рыб:

I - прерывистый, 2 - непрерывный (Gotting, 1961).

витости проводится путем учета всех желтковых овоцитов, которые резко отличаются по размерам от резервных. Для рыб с непрерывным типом созревания овоцитов Гёттинг указывает граничные размеры желтковых овоцитов, с которых надо начинать подсчет. Второй вывод, на наш взгляд, является спорным, и мы вернемся к нему позже.

Наряду с другими мы использовали также метод измерений желтковых овоцитов для сравнительного изучения характера созревания овоцитов у разных рыб Черного моря. Результаты промеров в виде вариационных кривых размерного состава овоцитов приведены на рис. 2-9. Сравнение вариационных кривых позволяет отметить, что большинство исследованных черноморских рыб обладает непрерывным типом созревания овоцитов: *Engraulis encrasicolus ponticus* A l e k s a n d r o v (L), *Belone belone euxini* G ü n t h e r, *Gaidropsarus mediterraneus* (L) *Serranus ascriba* (L), *Trachurus mediterraneus ponticus* A l e v, *Sciaena umbra* L.,

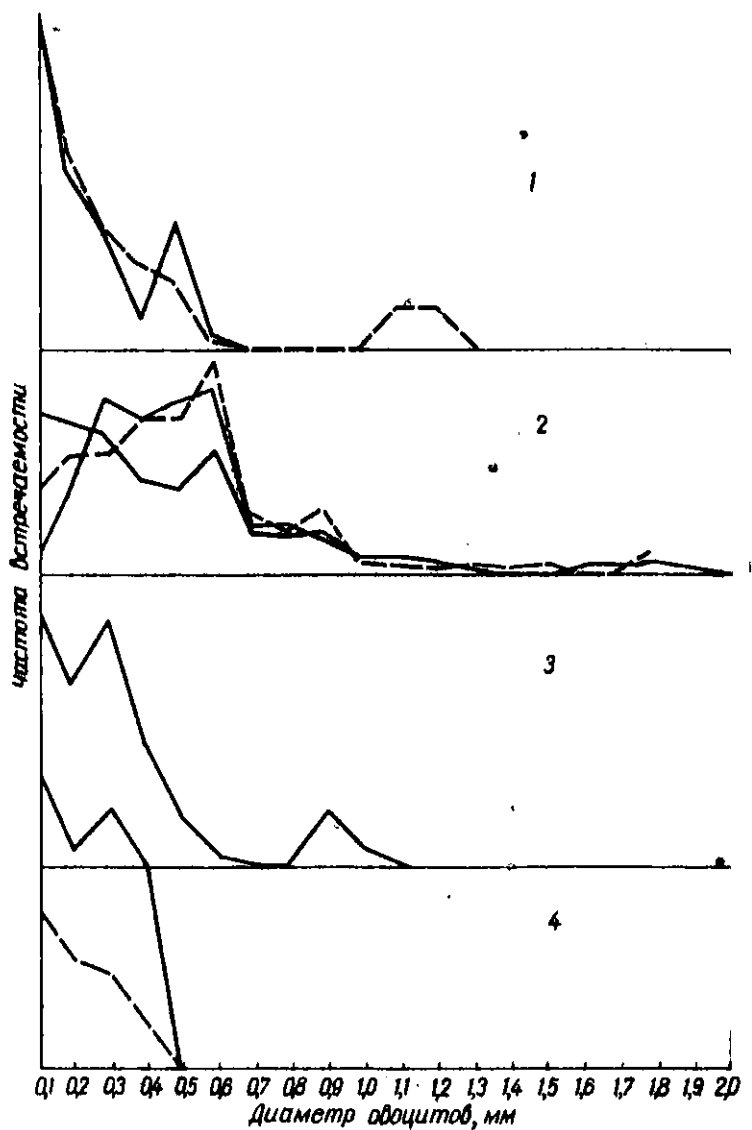


Рис. 2. Размерный состав овоцитов в личниках:

1 - хамсы (июнь, 1964), 2 - саргана (апрель, 1957), 3 - каменного окуня (март, 1964), 4 - ставриды (июнь, 1957).

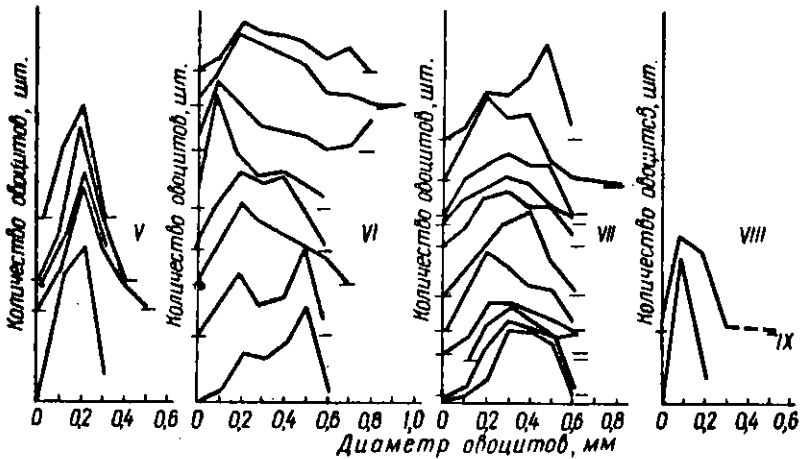


Рис. 3. Размерный состав овоцитов в яичниках черноморской султанки в нерестовый сезон (май-сентябрь, 1959).

*Diplodus annularis* (L), *Spicara smaris* (L), *Mullus barbatus ponticus* Es s i p o v, *Crenilabrus tinca* (L), *Trachinus draco* L., *Uranoscopus scaber* L., *Blennius sanguinolentus*, *P a l l a s*, *Scorpaena porcus* L., *Solea lascaris nasuta* (*P a l l a s*). Три вида имеют прерывистый тип созревания овоцитов: *Labrus viridis* L., *Gobius orphiocephalus* *P a l l a s*, *Platicthys flesus luscus* (*P a l l a s*); два вида - *Scorpthalmus maeoticus maeoticus* (*P a l l a s*) и *Odontogadus merlangus euxinus* (*N o g d m a n n*) - отнесены к промежуточной группе. Интересно, что среди рыб как с прерывистым, так и непрерывным типами созревания овоцитов имеются виды с пелагической и донной икрой.

Известно, что по вариационным кривым размерного состава овоцитов четко разделяются рыбы с единовременным типом нереста и порционным. Однако по количеству пиков на вариационной кривой, характерной для порционно нерестящихся рыб, не всегда можно судить о количестве порций, выметываемых каждой особью данного вида за один нерестовый сезон. Такой метод пригоден лишь для рыб с двух-трех порционным нерестом, не более. Для черноморских пелагофильных рыб этот метод определения количества порций икры оказался

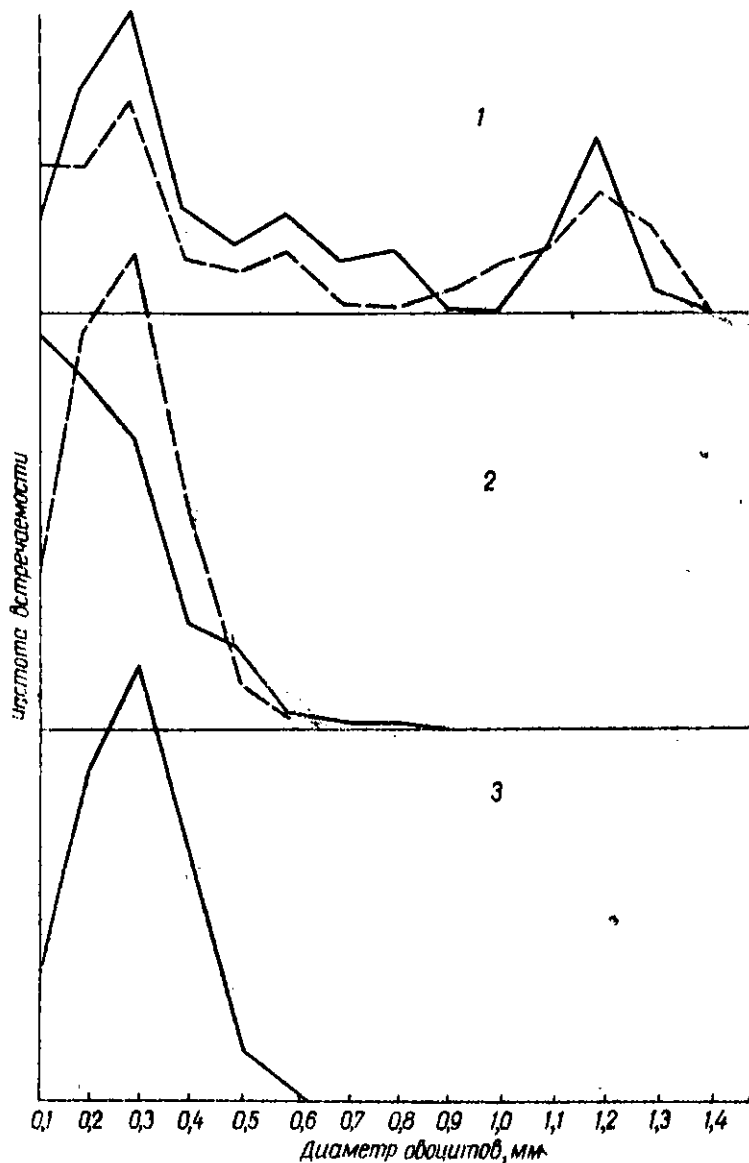


Рис. 4. Размерный состав овоцитов в яичниках:

1 - морской собачки (июнь, 1964, май 1966),  
 2 - морского ерша (июнь, 1964), 3 - морского языка  
 (август, 1965).

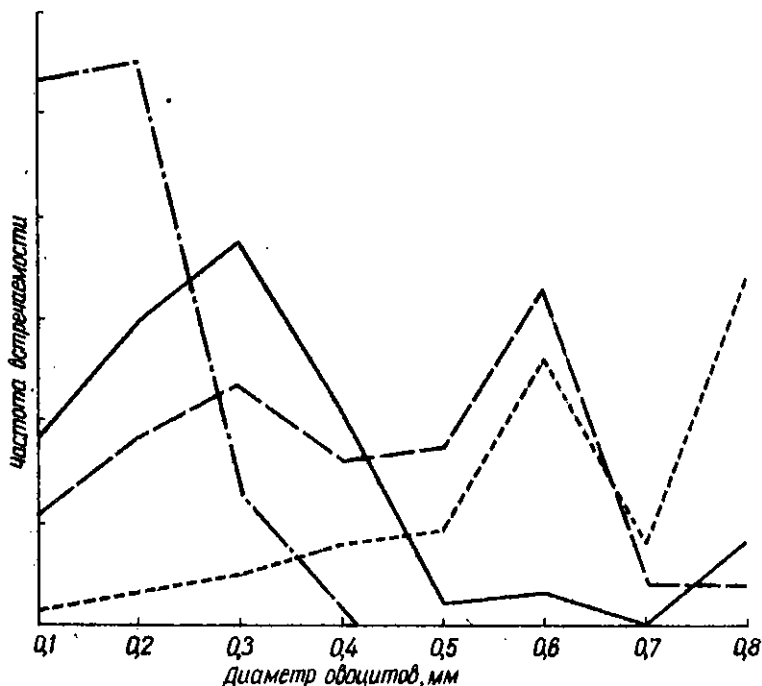


Рис.5. Размерный состав овоцитов в личниках морского налима зимой 1964-1965 гг.

непригодным. Подтверждением этому могут служить работы Ю.Г.Алеева (1952) и Н.Я.Аслановой (1954), выполненные на черноморском шпротге.

Расшифровка вариационных кривых в обоих случаях затруднена. При икротетании (петропсаро - *Labrus viridis*), когда обособившаяся группа состоит из одноразмерных овоцитов одной фазы развития, овоциты будут выметаны одновременно (рис. 8,3). Что касается таких вариационных кривых, как для бычка-травяника (*Gobius ornithocephalus*) и глоссы (*Platichthys flesus luscus*), то здесь нельзя быть уверенным, что произойдет однократный вымет икры (рис. 8, I, 2). У этих видов обособившаяся группа включает овоциты близких размеров и фаз развития, но все же она неоднородна

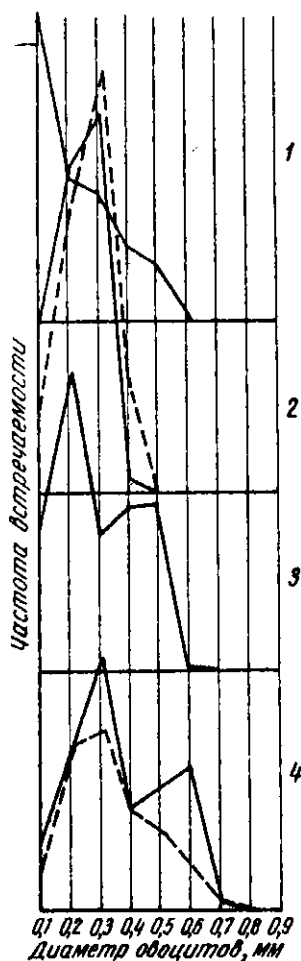


Рис.6.Размерный состав овоцитов в яичниках:  
1 - темного горбыля /июль, 1957/, 2 - морского карася /июль, 1959/, 3 - смарида /май, 1966/, 4 - зеленушки-тинки /май-июнь, 1957/.

по своему составу, как у петропсара. Еще более сложна картина у черноморского калкана (*Sorphthalmus maeoticus maeoticus*) и пикши (*Odontogadus merlangus euxinus* (N o r d ш а н)). Данные виды хоть и имеют заметное ограничение желтковых овоцитов от резервных, но не такое четкое, как у других видов, и отделившаяся группа включает широкий размерный ряд желтковых овоцитов, что, несомненно, свидетельствует о неоднократном выметывании икры. Поэтому для расшифровки вариационных кривых размерного состава овоцитов костистых рыб необходимы дополнительные материалы, получаемые, как показано ниже, иными методами.

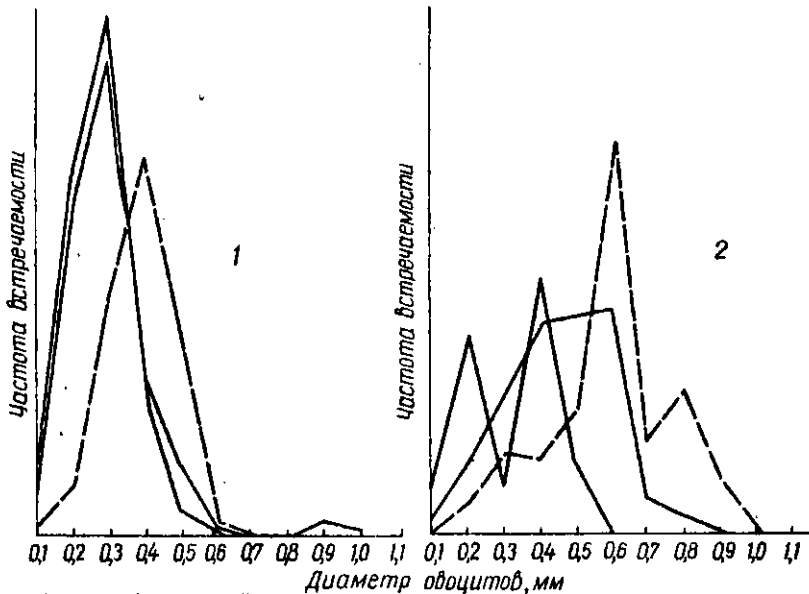


Рис. 7 Размерный состав овоцитов в яичниках:

1 - морского дракона (июнь, сентябрь, 1957),

2 - морской коровы (май-июль, 1957).

#### ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯИЧНИКОВ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ

Гистологический анализ позволяет проследить за состоянием половых желез рыб в различные периоды жизненного цикла и выявить особенности созревания овоцитов и икринетания. На рис. 10-12\* показаны гистологические срезы яичников *Serranus scriba* (L), *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, *Pomatomus saltatrix* (L), *Spicara smaris* (L), *Mullus barbatus ponticus* Essipov, *Grenilabrus tinca* (L), *Trachinus draco* L, *Uranoscopus scaber* (L), *Gobius melanostomus* Pallas, *Gobius ophioccephalus* Pallas, *Scorpaena porcus* L, *Solea lascaris nasuta* (Pallas). На этих срезах имеются овоциты всех фаз развития периодов протоплазматического и трофоплазматического роста и пустые фолликулы. Это типичная картина состояния яичников многих черноморских рыб в период интенсивного нереста. Стадии зрелости таких яичников можно обозначить следующим образом: У I п - II - III - IV. Многие из исследованных нами рыб являются теплолюбивы

\*/ Рис. 10-14 см. в конце книги в приложении.

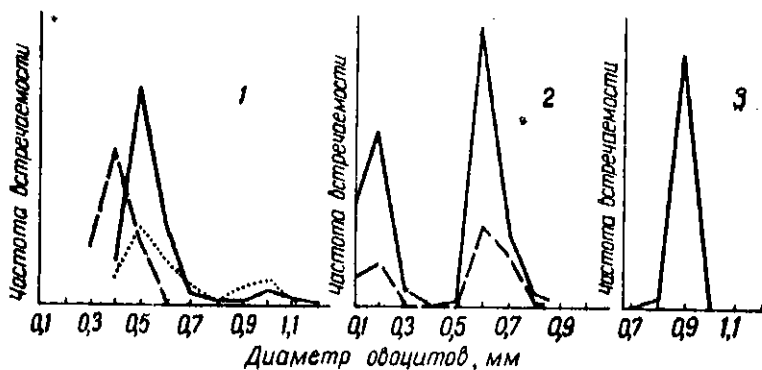


Рис. 8. Размерный состав овоцитов в яичниках:

1 - черноморской глоссы (февраль-март, 1965),  
 2 - бычка-травяника (май-июнь, 1966), 3 - петро-  
 лсаро (май, 1957).

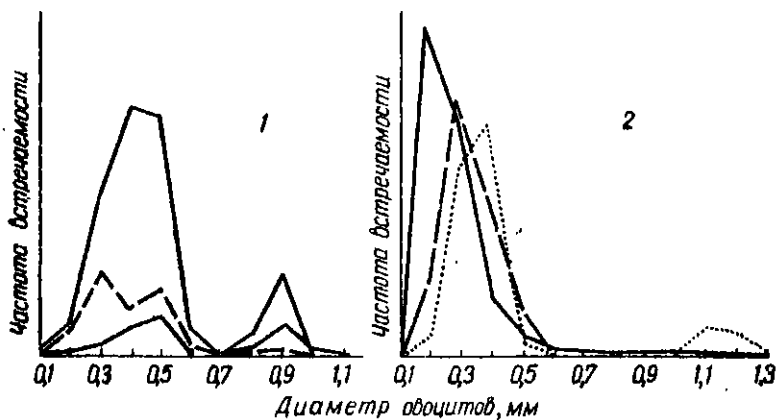


Рис. 9. Размерный состав овоцитов в яичниках:

1 - камбалы-калкана (май, 1966), 2 - черномор-  
 ской пикши (февраль-март, 1964).

и размножаются в летнее время. Их половые циклы очень сходны между собой. Такие виды, как черноморская султанка (*Mullus barbatus ponticus*), ставрида (*Trachurus mediterraneus ponticus*), морской ерш (*Scorpaena porcus*), морской карась (*Diplodus annularis*), каменный окунь (*Scorpaenus vesibia*) зимуют с яичниками II стадии зрелости. Весной с прогревом воды названные рыбы начинают интенсивно питаться. Половые железы получают стимул к быстрому развитию и росту. В апреле-мае яичники рыб из II стадии зрелости переходят в III, затем IV и V, после чего самки приступают к икрометанию. Кстати заметим, что у рыб с порционным типом нереста интенсивность питания возрастает в нерестовом сезоне (Асланова, 1954; Чайнова, 1954; Павловская, 1955, 1960; Липская, 1959).

Таким образом, созревание яичников от II до V стадии зрелости протекает в очень сжатые сроки, всего за 2 - 2,5 месяца. В нерестовый период, разгар которого у большинства видов приходится на июнь-июль, яичники находятся в стадии UIII-IV-IV. Характерно, что после вымета каждой очередной порции икры яичники переходят в указанную стадию зрелости. Токущие самки с яичниками UIII-IV-IV стадии зрелости встречаются в вечерние и ночные часы, к которым приурочен вымет икры большинства педагофильных рыб Черного моря (Дехник, 1959; Овен, 1961а). В конце нерестового периода попадаются самки с яичниками UIII-IV и UIII-IV стадии зрелости. Осенью яичники переходят во II стадию, в которой пребывают до весны.

У черноморского налима, размножающегося зимой, в отличие от рыб, нерестящихся летом, яичники после вымета очередной порции икры переходят в UIII-IV стадию зрелости, что позволяет предположить об иной частоте икрометания у данного вида по сравнению с другими рыбами (рис. 13).

На гистологическом срезе яичника черноморской глоссы (рис. 14а), размножающейся также в холодное время года, видны всего две размерные группы овоцитов - крупные, наполненные желтком, и мелкие, безжелтковые, расположенные между крупными. Такая гистологическая картина характерна для рыб с единовременным икрометанием. Однако на срезе яичника другой глоссы можно увидеть кроме двух размерных групп овоцитов пустые фолликулы, что свидетельствует о вымете части икры (рис. 14б). Следовательно, глосса выметывает икру также порциями.

Объективным показателем степени зрелости половых желез рыб в течение года является коэффициент зрелости. Среди черноморских рыб наиболее подробно изучено изменение коэффициента зрелости у султанки. Н.Н.Даниловский (1939) проследил за состоянием гонад у самок и самцов султанки в течение года по изменениям их относительного веса. Он отмечал, что развитие половых желез самок, так же, как и самцов, протекает в два срока: осенью - с октября, включая конец ноября, и весной - с конца апреля до нереста. Вес половых желез самок осенью не превышает 1,5 - 2 % веса рыбы, весной, и особенно летом в период нереста, он составляет от 10 до 15 % веса тела. Так как черноморская султанка обладает порционным характером икротетания и длительным нерестовым периодом, основное внимание уделялось изменению ее коэффициента зрелости в течение нерестового сезона. Средние показатели коэффициента зрелости султанки приведены в табл. 12. Коэффициент зрелости самок султанки в мае колеблется от 2,6 до 3,5 %; в июне повышается до 7,1 - 8,6 %; в июле колеблется примерно в таких же пределах, а именно: от 6,8 до 9,1 %. В августе он заметно снижается и колеблется от 2,4 до 7,5 % в различные годы, что связано с воиотическими условиями и различными сроками окончания нереста самок разных популяций. В сентябре коэффициент зрелости снижается до 1,1 %. Характерно, что в период интенсивного нереста коэффициент зрелости не опускается ниже 5-6 %. Последнее наблюдается в различные годы у рыб, принадлежащих к различным размерным группам. Аналогичная картина изменений коэффициента зрелости в нерестовый период наблюдалась Д.П.Салеховой (1965) у самок морского карася (табл. 13).

Остановимся несколько подробнее на изменениях коэффициента зрелости самок султанки и морского карася в течение суток. Эти виды, по данным А.И.Смирнова (1953), Т.В.Дехник (1959) и Д.П.Салеховой (1965), выметывают икру в вечерние часы. В связи с этим существенное значение для суждения о скорости созревания очередной порции икры представляют наблюдения за изменениями коэффициента зрелости самок в течение суток. Такие наблюдения были проведены в июне 1960 и 1961 гг. Результаты приведены в табл. 14. В 7 час утра яичники большинства султанок находятся на УІп-П-Ш-ІУ стадии зрелости; коэффициент зрелости колеблется от 5,9 до 10,3 %. У многих самок в утренние часы в полости яичников находится зрелая текучая икра, вымет которой запоздал, по-

Т а б л и ц а 12

Изменения коэффициента зрелости (в %) самок султанки  
в нерестозный период

Год	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	Количество рыб	Коэффициент зрелости	Количество рыб	Коэффициент зрелости	Количество рыб	Коэффициент зрелости	Количество рыб	Коэффициент зрелости	Количество рыб	Коэффициент зрелости
1955	-	-	104	8,6	102	7,4	13	6,0	-	-
1956	48	2,6	119	8,3	174	9,1	56	3,2	-	-
1957	23	3,8	35	8,1	63	6,8	24	2,9	7	2,4
1958	39	3,1	43	7,9	18	8,8	8	7,5	18	1,4
1959	49	3,5	66	8,4	26	7,2	12	3,1	25	1,1
1960	-	-	32	7,1	27	7,0	10	2,4	-	-

Т а б л и ц а 13  
Изменение коэффициента зрелости самок  
морского караса в нерестовый период (Салехова, 1965)

Месяц наблюдений	Коэффициент зрелости			Район наблюдений
	пределы колебаний	х/ м	жж/ п	
<b>Май</b>				
I декада	2,3 - 4,8	3,1	25	Севастополь
II декада	2,4 - 5,7	4,9	19	"
III декада	2,9 - 6,0	5,6	25	"
<b>Июнь</b>				
I декада	3,1 - 8,5	6,2	25	"
II декада	3,1 - 9,5	8,9	12	"
III декада	1,4 - 12,8	9,0	81	Новороссийск
<b>Июль</b>				
I декада	5,0 - 9,8	6,9	7	Севастополь
II декада	3,2 - 8,9	7,0	4	"
III декада	1,7 - 6,1	4,5	20	Новороссийск
<b>Август</b>				
I декада	1,6 - 6,0	5,1	22	"
II декада	1,0 - 4,0	3,4	5	Севастополь
III декада	0,5 - 1,1	1,0	6	"

\*/м - среднее значение;

\*\*/п - количество экземпляров.

видимому, в связи с попаданием рыб в ставники. У таких рыб сохраняется не вся порция зрелой икры, так как часть ее неизбежно теряется во время доставки рыбы в лабораторию и при анализе. Наиболее высокие показатели (13,7%) относятся к рыбам с текущей икрой. Днем в 13 час коэффициент зрелости самок равен 10,7-12,2%. В это время в яичниках рыб, кроме овоцитов периода малого роста и всех фаз периода большого роста, имеются овоциты переходной фазы: от овоцита, наполненного желтком, к зрелому овоциту.

Т а б л и ц а 14

Коэффициент зрелости самок черноморской султанки  
и морского карася в различные часы суток (июнь)

Время, час	Коэффициент зрелости		
	Пределы колебаний	M	n
Султанка			
7	5,9 - 13,7	9,4	14
18	10,7 - 12,2	11,6	8
21	11,6 - 17,4	13,3	10
01	7,3 - 17,0	11,3	8
Морской карась			
06	4,1 - 10,8	7,6	20
12	6,5 - 10,9	8,6	14
18	6,6 - 11,7	10,1	13
22	7,0 - 12,6	11,1	8
24	5,2 - 8,1	7,9	16

Вечером в 21 час коэффициент зрелости султанок достигает максимальной величины 11,6 - 17,4 %. Яичники находятся в Уп-П-Ш-У стадиях зрелости, т.е. содержат зрелую икру очередной порции, которая должна быть выметана в ближайшие часы или минуты. Ночью (1 час) после вымета икры коэффициент зрелости султанок снижается до 7,3 - 9,7 %. Яичники находятся в Уп-П-Ш-У стадиях зрелости. У морского карася коэффициент зрелости достигает максимальной величины также в вечерние часы (см. табл. 14). После вымета очередной порции икры яичники переходят в Уп-П-Ш-У стадию зрелости.

А.В.Морозов (1964) по нашим данным вычислил истинный коэффициент зрелости самок султанки и проследил его изменения в течение суток. Им показано, что в течение суток у султанки происходит увеличение коэффициента зрелости следующим образом: утром он равен 10,2, в 13 час - 13,5 и в 21 час - 14,3%. Максимальный коэффициент зрелости равен 14,5%. Истинный коэффициент зрелости одинаков у всех самок, имеющих яичники одной и той же стадии зрелости независимо от веса тела. Коэффициент

зрелости самок с яичниками VIп-П-Ш-IV-У стадии зрелости (I4,5 %) почти в два раза превышает коэффициент зрелости самок с яичниками VIп-П-Ш-IV стадии зрелости. Такая же закономерность свойственна многим другим черноморским рыбам с порционным типом нереста. По данным Н.Я. Аслановой (1954), коэффициент зрелости самок черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* Ris с яичниками VI-IV стадии зрелости равен 5 - 7, а у особей с яичниками IV-У стадии зрелости - I4-18%.

Сходство гистологической картины яичников у каждого вида на протяжении почти всего нерестового периода, так же как и характер вариационных кривых размерного состава овоцитов при непрерывном типе созревания овоцитов и, наконец, сохранение относительно высокого коэффициента зрелости в течение нерестового сезона свидетельствуют о многопорционном икротетании, но не позволяют более детально расшифровать эти материалы, т.е. по ним нельзя установить частоту и количество выметов икры. Для решения этих вопросов в дополнение к имеющимся материалам нами были проведены наблюдения за нерестом рыб в аквариумах.

#### НЕРЕСТ РЫБ В АКВАРИУМАХ

Организация наблюдений за нерестом морских рыб в аквариумах довольно сложна. Далеко не все рыбы размножаются в неволе. Нам удалось провести наблюдения нереста семи видов черноморских рыб. Результаты наблюдений приведены в табл. I5-I7. Наиболее полные данные получены по черноморской султанке. В результате наблюдений установлено, что каждая самка султанки выметывает икру ежедневно. Величина отдельных порций колеблется от I400 до 22 000 икринок (Овен, I962а). Максимальное количество порций икры, выметанное одной самкой, равнялось 60 (табл. I5).

Каждая самка морского ерша *Scorpaena rosoffii* выметывала икру, как правило, через сутки. Величина одной порции у одной и той же самки колеблется от 2500 до 38 400 икринок. В аквариуме одна из самок морского ерша выметала I4 порций икры (табл. I6).

Гребенчатый губан *Otenolabrus gireatrix* выметывает икру через одни-двое суток. С такой же частотой откладывали икру черноморские атеринки *Atherina moschoni pontica* (табл. I6).

Среди рыб, нерестящихся зимой, в аквариумах нерестились морской налим и пикша, регулярно созревала, но не выметывала икру черноморская глосса. Черноморский налим, в отличие от всех

Т а б л и ц а 15

Результаты наблюдений нереста черноморской  
султанки в аквариумах

Год	Номер сэмки	Дата вылова	Дата		Продол- жительность нереста, дни	Коли- чество порций икры	Дли- на ры- бной овы, мм	Вес рыбы, мг	Стадия зрелос- ти (по местим- ости в альбуми- новой шкале)	Вес яич- ни- ков, г	Кэффи- циент зрело- сти, %
			начала нерес- та	окон- чания нереста							
1959	1	8.У1	18.У1	24.У1	7	7	168	52,3	У1-П-П-У	4,5	8,6
	2	8.У1	21.У1	6.УП	16	16	188	65,2	У1-П-П-У	5,7	8,7
	3	15.УП	18.УП	30.УП	13	13	152	32,0	У1-П-П	1,6	5,0
	4	11.УП	13.УП	11.УХ	60	60	163	44,2	У1-П-П-У	3,2	7,2
1960	5	29.УУ	2.У1	12.У1	11	9	237	119,8	У1-П-П	5,8	4,84
	6	14.У1	15.У1	17.У1	3	3	204	81,5	У1-П-П-У	4,5	5,52
	7	18.У1	19.У1	1.УП	44	24	212	96,7	У1-П-П	5,5	5,68
	8	24.У1	25.У1	27.УП	64	52	190	64,5	У1-П	1,3	2,01
1961	9	19.У1	20.У1	21.УП	63	55	167	44,8	У1-П-П-У	1,8	4,01
	10	23.У1	24.У1	16.УП	54	43	175	51,8	У1-П-П	1,3	2,5
	11	14.У1	15.У1	17.УП	65	50	197	67,8	У1-П	1,1	1,62
1962	12	21.У1	27.У1	15.УП	50	50	130	20,0			
	13	30.У1	2.УП	10.УП	40	38	146	23,6	У1П-П-П-У-У	1,6	6,7

Т а б л и ц а 16

Результаты наблюдений нереста пяти видов черноморских рыб в аквариумах

Вид	Но- мер сам- ки	Продолжительность нереста, сутки	Коли- чест- во порций икры	Количество икринок в порции, шт.		
				макси- мальное	мини- маль- ное	среднее
<i>Boopis</i> <i>percaea</i>	1	15.VI-12.VII, 1960, 28	6	27 200	1100	14 685
<i>L i n n é</i>	2	23.VI-24.VII, 1962, 32	14	38 400	2500	22 915
<i>Otenolabrus</i> <i>rupestris</i>	1	13.V - 21.V, 1960, 9	5	5300	700	2880
( <i>L i n n é</i> )	2	22.V - 27.V, 1960, 6	4	8000	3300	5375
<i>Atherina</i> <i>nochon ponti-</i>	1	16.V - 15.VII, 1960, 6I	13	Не учтена		
<i>ca s i c h w</i> <i>a l d</i>	2	24.VI-27.VI, 1962, 4	3	176	57	119
	3	I.VII-28.VII, 1962, 28	7	206	20	87
<i>Gaidropsarus</i> <i>mediterraneus</i>	1	19.XII-28.XII, 1962, 10	2	50 900	26 800	38 850
( <i>L i n n é</i> )	2	11.XII-18.XII, 1964, 8	2	13 800	8290	11 045
	3	18.XII 1964-21.I, 1965, 43	7	50 430	7190	32 345
<i>Odontogadus</i> <i>merlangus</i>	1	30.I.-21.II, 1964, 23	6	5300	1400	3616
<i>euxinus</i>	2	21.I - 2.II, 1965, 4I	10	Не учтена		
( <i>M o r d -</i> <i>m a n n</i> )						

летненерестящихся рыб, выметывал икру через более длительные промежутки времени, а именно через 6-10 суток, чаще через 6-7 (Овен, 1968). У пикши перерывы между икрометаниями длились от 2 до 4 суток (см. табл. 16).

Очень интересные данные были получены в результате длительного содержания нескольких пар глоссы в аквариумах. Все самки созревали в неволе, но не метали икры. Однако это не приводило к остановке процесса развития и созревания овоцитов. Яичники глосс чрез-

вычайно увеличивались в объеме, сжимали внутренности самки, что приводило к прекращению питания. В конце концов такие самки погибали от истощения. Коэффициент зрелости у них достигал 57 %, т.е. такой большой величины, какой он не достигает даже у одновременно нерестящихся рыб (Дрягин, 1949). Чтобы проследить за скоростью созревания и количеством порций икры у глоссы, нам приходилось отцеживать каждую порцию икры искусственно. Как видно из табл. 17, одна из самок глоссы в течение 50 дней была текущей 27 раз (Овен, 1967).

Рассмотрев данные гистологического анализа некоторых черноморских рыб и результаты наблюдений их созревания и икрометания в экспериментальных условиях, можно вернуться к более детальной расшифровке вариационных кривых размерного состава овоцитов в яичниках половозрелых рыб. Вариационные кривые размерного состава овоцитов рыб с непрерывным типом созревания овоцитов свидетельствуют о частом и многократном вымете икры в течение одного нерестового сезона. Вымет большого количества порций икры может происходить только за счет регулярного пополнения запаса желтковых овоцитов резервными в период нереста. Благодаря этому запас желтковых овоцитов в нерестовый сезон у многих черноморских рыб оказывается "неисчерпаемым" длительное время, о чем свидетельствуют и гистологические данные (в течение июня и июля на срезах кроме пустых фолликулов наблюдались три-четыре размерных группы желтковых овоцитов), а также коэффициент зрелости, длительно удерживающийся на одном уровне.

Сопоставив все эти факты, мы пришли к выводу, что непрерывный тип созревания овоцитов свойствен рыбам с длительным, сезонным, многопорционным нерестом. Характерными для него являются созревание резервных овоцитов в текущем нерестовом сезоне и регулярный переход их в группу желтковых овоцитов, которые дозревают и выметываются в том же сезоне. Из изложенного следует, что при таком типе созревания овоцитов определение плодовитости путем установления граничных размеров овоцитов, предложенное К.И. Гёттинггом (1961), не может дать достоверных результатов. У рыб с непрерывным типом созревания овоцитов подсчет всех желтковых овоцитов как до нереста, так и в течение нерестового периода будет давать заниженные величины, соответствующие количеству икринок в каких-то очередных трех-четырех порциях, так как именно в период нереста за счет резервных овоцитов может быть

Т а б л и ц а 17

Результаты наблюдений за содержанием черноморской  
глюсы в аквариуме

Но- мер сам- ки	Время жизни рыб в аква- риуме	Продол- жительность продуци- рования икры, сутки	Ко- личе- ство пор- ций икры	Количество икры- нок в одной порции			Общее числе икри- нок	Длина рыб, см	Вес рыб, г	Вес гонад, г	Ста- дия зре- лос- ти	Коэф- фици- ент зре- лос- ти, %
				мак- си- маль- ное	мин- маль- ное	сред- нее						
1	1.П - 1.ІV 1964	50	27	48 600	720	16 000	423 970	26,8	169,5	37,9	УІІ-ІV	22,4
2	15.ІІ-20.ІІ 1965	17	5	40 200	17 100	27 000	137 200	24,5	133,0	8,0	УІІ-ІV	6,0
3	15.ІІ-20.ІІ 1965	26	7	21 900	4300	12 000	886 50	18,7	81,5	27,7	УІІ-У	33,9

сформировано большое количество порций икры. Для определения плодовитости рыб с непрерывным типом созревания овоцитов необходимо знать количество и величину порций икры, выметываемых одной особью за нерестовый период. Таким образом, за вариационными кривыми, отражающими непрерывный тип созревания овоцитов, скрывается много неизвестных признаков нереста, специфических для каждого конкретного вида. Непрерывный тип созревания овоцитов характерен только для порционно нерестящихся рыб.

Прерывистый тип созревания овоцитов свойствен как порционно, так и одновременно нерестящимся рыбам. Определение плодовитости всех рыб с прерывистым типом созревания овоцитов не сложно. У рыб, выметывающих икру за один раз (т.е. в течение короткого промежутка времени — от нескольких минут до одних-двух суток, не более), желтковые овоциты крупные, одинаковых размеров, легко поддающиеся учету. Среди исследованных нами черноморских рыб к этой категории относится петропсаро. У рыб с таким же типом созревания овоцитов, но с порционным выметом икры, определение плодовитости также не сложно: учитываются все разноразмерные желтковые овоциты. Примером рыб с прерывистым созреванием овоцитов, но с порционным выметом икры могут служить черноморская глосса и бычок-травяник. Вариационные кривые размерного состава овоцитов у этих рыб сходны с таковыми минтая (*Thegagra chalcogramma*) (Горбунова, 1954). Наиболее интересным объектом является черноморская глосса. У нее запас желтковых овоцитов резко обособлен от резервных (см. рис. 8, I). От него регулярно отделяются порции овоцитов, созревают и выметываются. Созревание этих порций у глоссы происходит, преимущественно, ежесуточно, что мы наблюдали в аквариумах (см. табл. 16). Частота икрометаний глоссы такая же, как у султанки, а по характеру созревания овоцитов эти виды принципиально различны.

Таким образом, различные виды черноморских рыб с прерывистым типом созревания овоцитов выметывают разное количество порций икры за сезон — от одной (петропсаро) до нескольких десятков (глосса). Определение плодовитости у таких рыб можно производить общепринятыми методами, так как резервные овоциты у них не созревают в текущем нерестовом сезоне.

На основании анализа изложенных материалов мы считаем возможным принять в качестве показателей многопорционного икрометания у рыб с непрерывным типом созревания овоцитов, во-первых

стадию зрелости яичников (УІп-ІІ-ІІІ-ІУ) в разгар нереста, во-вторых, такое соотношение зрелых или близких к зрелости, а также всех желтковых овоцитов, при котором готовая к вымету порция икры значительно меньше по количеству всех остальных желтковых овоцитов (Виноградов и Ткачева, 1950 ; Гудимович, 1951). У рыб, выметывающих за сезон всего две-три порции икры, соотношение иное. Например, у волжских сельдей, по данным К.А.Киселевича (1923), первая порция икры самая многочисленная, вторая - меньше и третья, последняя - самая малочисленная.

При прерывистом типе созревания овоцитов, как у глоссы, порционность икротетания может быть установлена следующим образом. Исходя из веса одной овулировавшей икринки и индивидуальной плодовитости, можно вычислить вес всей икры, подготовленной к вымету в данном сезоне, и по процентному отношению веса всей зрелой икры к весу тела самки можно судить о возможности или невозможности вымета икры за один раз, правильнее сказать, ее одновременного созревания. Так, у черноморской глоссы вес всей зрелой икры в 1,5 и более раз превышает вес тела самки. Ясно, что такое количество икры не может созреть одновременно для однократного вымета (Овен, 1967).

Хорошо известно, что в литературе прочно укоренилось представление о широко распространенном среди морских рыб трех-четырёхкратном икротетании. Под термином "порционный" тип нереста многими исследователями понимается вымет рыбами трех-четырех порций икры. Даже в разрез с явными фактами, или при сложной непонятной картине авторы отдельных работ говорят о трех-четырёхразовом нересте у того или иного вида рыб. Приведем некоторые примеры. Так, Н.Ф.Пушкарева (1960), изучавшая развитие половых продуктов скумбрии *Rhynchophagus japonicus* Н ö u t t e u ä, отмечает без каких-либо оговорок трехразовое икротетание у данного вида, хотя одновременно излагает данные, которые должны были бы заставить автора задуматься, действительно ли скумбрия выметывает три порции икры. Так она пишет: "После вымета первой, затем второй порции икры ястык находится в стадии зрелости ІУ-УІ. Для этой стадии так же, как и для стадий ІІ-ІУ и ІУ, характерна двухвершинная кривая с постепенным переходом от одной группы икры к другой. После отдачи третьей порции икры ястык находится в стадии УІ". Далее автор указывает, что "на всех стадиях развития половых продуктов скумбрии наблюдается постепенный переход

от одной группы икринок к другой..." и "следует отметить, что в то же время группа мелких икринок в фазе однослойного фолликула связана с группой созревающих икринок и не поддается разграничению". Возникает вопрос, почему автор считает, что окумбрия выметывает за сезон три порции икры, а не больше?

В работе Ю.А.Комарова (1964) приведен интересный материал по размножению ставриды *Trachurus trachurus* L. из района юго-западного побережья Африки. Он включает в себя гистологические срезы личников, вариационные кривые размерного состава овоцитов, по которым скорее всего можно предположить многократное икреметание данного вида. Однако автор, словно по привычке, пишет, что ставриду данного района следует "отнести к типу с прерывистой асинхронностью в пределах фаз отложения желтка с образованием, очевидно, трех порций для икреметания в один сезон". Подобных примеров можно было бы привести немало.

Накopiвшиеся как в отечественной, так и в зарубежной литературе данные свидетельствуют о большом разнообразии форм проявления порционного нереста. Следует более внимательно подходить к анализу добываемого материала по размножению костистых рыб.

### В ы в о д ы

1. Проведенные исследования показали, что 16 из 21 вида изученных рыб - хамса, сарган, морской налим, каменный окунь, ставрида, луфарь, темный горбыль, морской карась, смарида, султанка, зеленуха-тинка, морской дракон, морская коровка, морская собачка, морской ерш и морской язык-обладают длительным, сезонным, многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания овоцитов.

2. Непрерывный тип созревания овоцитов характеризуется наличием в яичниках половозрелых рыб овоцитов всех размерных групп и регулярным пополнением желтковых овоцитов за счет созревания в текущем нерестовом сезоне резервных овоцитов.

3. У рыб с непрерывным типом созревания овоцитов определению плодовитости должно предшествовать установление количества и величины порций икры, выметываемых одной особью за нерестовый сезон.

4. Три вида - бычок-трявник, петропсаро, глосса относятся к рыбам с прерывистым типом созревания овоцитов, который характеризуется отсутствием в зрелых яичниках овоцитов переходных

размерных групп, резким обособлением созревающих овоцитов от резервных.

5. Прерывистый тип созревания овоцитов свойствен как рыбам с единовременным икрометанием (петропсаро), так и порционным (бычок-травяник, глосса).

6. Определение плодовитости у рыб с прерывистым типом созревания овоцитов возможно общепринятыми методами, так как резервные овоциты не созревают в текущем нерестовом сезоне.

7. Два вида - камбала-калкан и пикша - относятся к рыбам с промежуточным типом созревания овоцитов, который можно называть прерывисторастянутым. Этот тип характеризуется не четко выраженной границей между резервными и желтковыми овоцитами. Требуются дальнейшие исследования промежуточного типа созревания овоцитов у морских рыб.

### Г Л А В А 3

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ИКРИНОК И ЛИЧИНОК

После опубликования работ В.А.Водяницкого (1930а, 1930б, 1936, 1940), в которых содержатся данные о размножении черноморских рыб, видовых признаках и распределении икринок и личинок, в литературе появилось много новых материалов относительно данной области исследований. Наряду с детальным изучением вогросов сезонной динамики видового состава ихтиопланктона, количественного распределения икринок и личинок массовых рыб, интенсивности размножения отдельных видов совершенно отсутствуют данные об общей численности и видовом соотношении икринок и личинок в планктоне, тогда как такие данные необходимы для решения ряда важных задач. Так, при анализе причин выживания рыб на ранних этапах развития авторы опопоставляют численность личинок какого-либо одного вида (в основном, хамсы или ставриды) с количественным развитием планктона, не принимая во внимание ни общей численности личинок в планктоне, ни количественного соотношения видов (Павловская, 1955, 1958а; Ревина, 1958; Дехник, 1960). Нельзя не признать, что без таких данных выводы о зависимости численности личинок (одного какого-либо вида) от количественного развития зоопланктона не могут считаться достаточно обоснованными.

Известно также, что методы количественного учета популяций взрослых рыб в открытых морях до настоящего времени не разработаны, тогда как методы учета личинок достаточно достоверны. Поскольку подавляющее большинство рыб Черного моря проходит в онтогенезе планктонную фазу жизни, можно допустить, что данные о количественном соотношении видового состава личинок в планктоне могут дать представление о соотношении численности нерестовых популяций рыб.

Проведенные в течение нескольких лет одним и тем же методом наблюдения над распределением и динамикой численности ихтиопланктона в разных районах Черного моря дали сопоставимые материалы о количественном соотношении видового состава и общей численности икринок и личинок рыб в планктоне. Эти данные, наряду с анализом питания и пищевых взаимоотношений личинок, позволили подойти к решению вопроса об обеспеченности личинок пищей в Черном море.

Из 113 собственно морских рыб, обитающих в Черном море (Книпович, 1923; Раас, 1949, 1965; Стоянов, 1963; Световидов, 1964), к пелагофильным (Крыжановский, 1949) относятся 60 видов. В планктоне Черного моря закономерно встречаются развивающиеся икринки и личинки 28 видов; отмечены единичные случаи нахождения икринок, личинок или текучих особей четырех видов (табл. 18). Два вида - азовская хамса (*Engraulis encrasiolus maeoticus*) и азовская камбала-калкан (*Scophthalmus maeoticus torosus*) размножаются только в Азовском море. Период размножения приведен на основании многолетних собственных наблюдений и литературных данных, обобщенных В. А. Водяницким, И. И. Казановой (1954) и А. Н. Световидовым (1964). Все перечисленные пелагофильные рыбы проходят в онтогенезе две планктонные фазы - икринки и личинки (Раас, 1946).

Многие собственно морские рыбы с демерсальной икрой проходят в онтогенезе одну планктонную фазу личинки. В составе черноморской ихтиофауны насчитывается 28 видов с донной икрой, пелагические личинки которых встречаются в планктоне (табл. 19).

Массовое развитие и наиболее высокая численность ихтиопланктона Черного моря соответствует максимальному прогреву воды (июнь - август), когда происходит наиболее интенсивный нерест всех теплолюбивых рыб средиземноморского происхождения.

В летнее время (июнь - август) численность икринок может достигать очень высоких величин (до 7 - 8 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup>);

Морские дельтагофридные рыбы, размножающиеся в Черном море

Семейство	Вид	Период размножения
Clupeidae	Щурот - <i>Sprattus sprattus phalericus</i> (Risso)	IX-VI (VI-VII)
Eugleniidae	Сардина - <i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum)*	VII-VIII
	Хамса черноморская - <i>Argyranthus encrasicolus ponticus</i> Александров	(IV) V-IX (X)
Gadidae	Хамса взлоская - <i>A. encrasicolus meoticus</i> P усанов	(V-VII) (VIII)
	Налим - <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linne)	IX-III
	Мерланг - <i>Odontogadus merlangus eurinus</i> (Nordmann)	XI-III (IV-X)
Zeidae	Рыбе-солнечник - <i>Zeus faber pungio</i> Valenciennes	VI
Mugilidae	Лобан - <i>Mugil cephalus</i> Linne	V-VIII
	Сингиль - <i>M. aeneus</i> Risso	VI-IX (X)
Serranidae	Острозуб - <i>M. saliens</i> Risso	VIII-IX
	Камешный окунь - <i>Serranus scriba</i> (Linne)	VI-VIII (IX)
	Ханос - <i>S. sabrilla</i> (Linne)	VI-VIII (IX)
Pomatomidae	Луфарь - <i>Pomatomus saltatrix</i> (Linne)	VI-VIII
Carangidae	Старка - <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev	VI-VIII (IX)
Sciaenidae	Темный горбыль - <i>Sciaena umbra</i> Linne	(V) VI-VIII (IX)
Sparidae	Морской карась - <i>Diplodus annularis</i> (Linne)	VI-VII
	Зубарка - <i>Pomatoscoelus setifer</i> Востра востра (Linne)	VIII VI-IX

/см. продолжение/

## Продолжение табл. 18

Семейство	Вид	Период размножения
Lallidae	Султанка - <i>Mullus barbatus ponticus</i> E s s i p o v	У-IX
Labridae	Губан - <i>Stenolebrus rupestris</i> ( L i n n é )	УП-УП
Trachinidae	Морской дракон - <i>Trachinus draco</i> L i n n é	У1-IX (X)
Uranoscopidae	Звездочет - <i>Uranoscopus scaber</i> L i n n é	(У) У1-УП
Orhididae	Олибень - <i>Orhidion rochei</i> М ü l l e r	У1-IX
Callionymidae	Малая морская мимь - <i>Callionymus belemnus</i> R i s s o	(У)У1-IX
	Морская мимь - <i>C. festivus</i> P a l l a s	(У)У1-УП (IX)
Scombridae	Тунец - <i>Thunnus thynnus</i> ( L i n n é )	УП-УП
	Пелагида - <i>Sarda sarda</i> ( B l o c h )	У-УП
Scorpaenidae	Морской ерш - <i>Scorpaena roscus</i> L i n n é	(IX)У-IX
Triglidae	Морской петух - <i>Trigla lucerna</i> L i n n é *	УП
	<i>Arnoglossus kessleri</i> S c h m i d t	У1-УП (IX)
Bothidae	Канкан - <i>Scorpthalmus maoticus</i> ( P a l l a s )	П-У1 (УП)
	Азовская камбалка-калкан - <i>Scorpthalmus maoticus torosus</i> ( R a t k e ) *	IX-У
Fleurosetidae	Глосса - <i>Platichthys flesus luscus</i> ( P a l l a s )	I-IX (У)
Soleidae	Морской язык - <i>Solea laeagaris nasuta</i> ( P a l l a s )	У1-IX (X)

\*/ Единичные случаи нахождения икринок, личинок или текущих особей.

Морские рыбы с демерсальной икрой, размножающиеся в Черном море

Семейство	Вид	Период размножения
Belontiidae	Сарган - <i>Belone belone euxini</i> Gunderb. et G.	(IV) V-VIII (IX)
Atherinidae	Атерина - <i>Atherina moschoni</i> Eichwald	(VII) IV-VIII (IX)
	Коричневая атерина - <i>A. bonapartei</i> Bonaparte	IV - VIII
	Атерина - <i>A. heros</i> Linne	IV - VII
Sciæniidae	Светлый горбыль - <i>Umbra cirrosa</i> (Linne)	VI-VIII
Centracanthidae	Смариды - <i>Spicara smaris</i> (Linne)	V-VI (VII-VIII)
Pomacentridae	Ласточка - <i>Chromis chromis</i> (Linne)	V - VIII
Labridae	Зеленушка - <i>Grenilabrus tinea</i> (Linne)	V - VI
	Перепелка - <i>C. quinquefasciatus</i> (Bloch)	IV - VI
	Рыбчик - <i>C. griseus</i> (Linne)	V - VII
	Рулес - <i>C. ocellatus</i> (Forsk.)	IV-VII
	Носатый губан - <i>Symphodus nasus</i> (Forsk.)	V - VI
Blenniidae	Морская собачка-сфанкс - <i>Vlemmingia sphinx</i> Valenciennes	VI - IX
	Морская собачка - <i>Vl. senegalensis</i> Rafinesque	IV - VII
	Морская собачка-навагин - <i>Vl. raso</i> Risso	V - IX
	Морская собачка длиннопучалцевая - <i>Vl. tentaculata</i> Valenciennes	V - IX
	<i>V. pinnata</i>	V - IX
	Морская собачка Зюмиера - <i>Vl. zumiéri</i> Kolombatovic	V - VIII

/см. продолжение/

Продолжение табл. 19

Семейство	Вид	Период размножения
	Хохлатая морская собачка - <i>Coryphoblennius galerita</i> ( L i n n é )	У - IX
Ammoduтиidae	Песчанка - <i>Gymnammodytes cicerellius</i> ( R a f i n e s q u e )	IX-X-XI-XII-I-II-III
Gobiidae	Бланкет - <i>Aphia minuta</i> ( R i s s o )	У - УП
	<i>Pomatoschistus minutus elongatus</i> ( C a n e s t r i n i )	III-IX
	<i>P. microps leopardinus</i> ( N o r d m a n n )	У - УШ
	<i>Gobius niger</i> L i n n é	IV - IX
	Бычок-кругляк - <i>G. sobitius</i> F a l l a s	IV
	Травяник - <i>G. orhiscephalus</i> F a l l a s	IV - УП
Gobiesocidae	Присоска - <i>Lepadogaster lepadogaster</i>	
	В о у н а т е р г е	У - УI
	Прилипаю - <i>L. decandollei</i> R i s s o	У - IX
	Прилипаю - <i>Lepadogaster bimaculatus bimaculatus</i>	
	( В о у н а т е р г е )	(У)УI-УШ (IX)

в среднем общая численность икринок всех видов, размножающихся в это время, изменяется по годам (по нашим данным) от 78 до 539 экз. под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря в слое 25 - 0 м (табл. 20).

Т а б л и ц а 20  
Средняя численность икринок в июне -  
августе (в экз /м<sup>2</sup>)

Год наблюдений	Хамса	Ставрида	Султанка	Карась	Прочие виды	Всего икринок
1960	79,0	20,2	11,8	-	0,4	111,4
1961	70,8	14,6	16,2	7,4	4,0	113,0
1962	440,2	43,8	31,9	6,1	17,2	539,2
1963	66,6	8,6	2,6	-	0,2	78,0

Такая концентрация икринок в планктоне создается в основном за счет трех основных пелагофильных рыб (хамса, ставрида, султанка). Икринки карася представлены в значительно меньшем количестве. Остальные пелагофильные виды, размножающиеся летом, также составляют очень небольшую долю общей численности развивающихся икринок (табл. 21).

Следует отметить, что в 1960-1962 гг. наблюдения проводились в прибрежной области Черного моря (в пределах зоны 2,5 - 10 миль). В группу "прочие" за эти годы наблюдений вошли почти все указанные в табл. 18 летнеразмножающиеся пелагофильные рыбы. В открытых районах моря (данные 1963 г.) встречались икринки в основном только трех массовых видов, при этом икринки султанки вылавливались очень редко. В группу "прочие" вошли в основном единичные икринки пелагиды и тунца, обнаруженные в сборах.

Т а б л и ц а 21  
Соотношение численности икринок по видам (в %)

Год наблюдений	Хамса	Ставрида	Султанка	Карась	Прочие виды
1960	70,8	18,2	10,6	-	0,4
1961	62,6	12,8	14,3	6,4	3,9
1962	81,6	8,1	5,9	1,2	3,2
1963	85,4	10,7	3,7	-	0,2

Наиболее высокие концентрации личинок в планктоне, соответствующие количественному распределению икринок, наблюдаются летом. Численность личинок в июле и августе в разные годы наблюдений достигает 150 - 200 экз/м<sup>2</sup> и в отдельных случаях - 500 - 550 экз/м<sup>2</sup>; в среднем численность всех личинок колеблется по годам приблизительно от 25 до 60 экз. под 1 м<sup>2</sup> в слое 25-0 м (табл. 22). Видовой состав доминирующих в планктоне личинок расширяется за счет рыб с демерсальной икрой (Blenniidae и Gobiidae), составляющих сравнительно большой процент общей численности личинок (табл. 23).

Сопоставление численности личинок по средним данным за летний сезон (табл. 23) показывает значительное преобладание в планктоне хамсы (50-74%) и близкий порядок величин для других доминирующих в планктоне видов. Группа "прочие" составляет лишь 3 - 7% общей численности личинок в планктоне.

По данным Э.М.Калининой (глава 4), личинки из сем. Blenniidae представлены двумя массовыми видами (Bl. tentacularis и Bl. sphinx) и тремя сравнительно малочисленными видами (C. galerita, Bl. ravo и Bl. sanguinolentus). Из сем. Gobiidae в планктоне преобладают личинки Gobius niger и Pomatoschistus sp. (характеристика видового состава и распределение личинок Blenniidae и Gobiidae даны ниже в специальном разделе). Таким образом, основными формами летнего ихтиопланктона являются четыре пелагофильных вида (хамса, ставрида, султанка и карась), относящихся к четырем семействам, и четыре литофильных вида (Bl. tentacularis, Bl. sphinx, G. niger и Pomatoschistus sp.), относящихся к двум семействам.

Т а б л и ц а 22

Средняя численность личинок в июне - августе  
(в экз/м<sup>2</sup>)

Год наблюдений	Вид				Семейство		Прочие виды	Всего личинок
	Хамса	Ставрида	Султанка	Карась	Blenniidae	Gobiidae		
1960	13,3	4,4	1,7	1,6	1,3	3,2	0,8	26,6
1961	27,4	3,2	1,4	4,9	3,5	7,1	2,8	50,1
1962	35,4	2,3	7,9	1,2	4,9	4,2	2,4	58,2
1963	19,0	1,6	-	0,8	0,1	2,4	1,8	25,7

Рассмотрим некоторые недостаточно изученные стороны экологии массовых форм ихтиопланктона и сезонные колебания численности икринок и личинок.

ХАМСА - *Engraulis encrasicolus ponticus* A l e k s a n d r o v.

Изучению экологии размножения черноморской хамсы посвящены многочисленные работы. Детально изучены районы и условия нереста, количественное распределение, выживание и элиминация икринок и личинок, приспособительные особенности питания личинок и др.

Этот вид с широким ареалом, обитающий в условиях значительных колебаний температуры и солености. Наряду с большим разнообразием условий обитания четко прослеживаются общие для вида черты биологии размножения, являющиеся, по-видимому, основным критерием для оценки пространственного распределения и численности стада (Дехник, 1963а).

Т а б л и ц а 23

Видовое соотношение личинок (в %)

Год наблюдений	Вид				Семейство		Прочие виды
	Хамса	Ставрида	Султанка	Карась	Blenniidae	Gobiidae	
1960	50,0	16,4	6,2	7,3	5,0	12,0	3,1
1961	54,7	6,4	2,7	9,7	6,9	14,1	5,5
1962	60,8	3,9	13,5	2,1	8,3	7,3	4,1
1963	73,9	6,2	-	3,2	0,4	9,3	7,0

Нерест *E. encrasicolus* как в северных, так и южных широтах происходит в наиболее теплое время года. Продолжительность периода размножения, кроме биологических особенностей вида, обуславливается уровнем температуры воды. Летальными температурными границами для развития икринок и личинок являются 13 и 26°C (с незначительными отклонениями в ту или другую сторону); оптимальные условия развития создаются при прогреве воды от 18-20 до 25-26°C.

Икринки и личинки *E. encrasicolus* встречаются при значительных колебаниях солености: от 7 - 10 до 39 ‰. Однако большие концентрации икринок и личинок повсеместно отмечены на участках моря с пониженной соленостью (в пределах колебаний солености морской воды).

Тиготонием этого вида к районам с пониженной соленостью определяется пространственное распределение и, по-видимому, численность стад в различных областях обитания. В морях с низкой соленостью (от 7 - 9 до 20 ‰) *E. encraticolus* в период нереста широко распределяется по всей площади, интенсивно размножается как в прибрежных, так и открытых районах и является одной из многих численных промысловых рыб (Зюдергеев до перекрытия, Черное и Азовское моря). Напротив, в морях с высокой соленостью (34 - 39 ‰) в пределах ареала нерест происходит вблизи берегов и, главным образом, в местах с относительно пониженной соленостью. При этом интенсивность размножения сравнительно не велика. В этих условиях анчоу является типичной прибрежной формой и не образует многочисленных стад /Северное, Средиземное и Адриатическое моря/.

Нерест хамсы в Черном море происходит с апреля по сентябрь при температуре воды от 13 до 26<sup>0</sup>С и солености 9,7 - 19,3 ‰ (Дехник и Павловская, 1950; Дехник, 1954; Зайцев, 1959; Einarsson а. Gürtürk, 1960; Георгиев, Александрова, Николов, 1961, 1962).

Из восьми видов, составляющих более 90% общей численности летнего ихтиопланктона (табл. 23), только один вид - хамса - интенсивно размножается на всем пространстве моря. Как в прибрежных, так и открытых районах моря встречаются значительные концентрации икринок и личинок этого вида (Никитин, 1929; Водяницкий, 1930б; Пузанов, 1936; Малятский, 1940а,б; Майорова, 1941; Дехник и Павловская, 1950; Дехник, 1954; Einarsson а. Gürtürk, 1960; Георгиев, Александрова, Николов, 1961, 1962).

Большие концентрации икринок и личинок хамсы, отмеченные многими исследователями; наряду с приведенными выше данными о соотношении икринок и личинок разных видов в планктоне свидетельствуют о высокой численности и значительном преобладании этого вида в ихтиофауне Черного моря. По наблюдениям в течение ряда лет, в прибрежной части моря (2,5 - 10 миль от берега), где размножаются многие пелагофильные рыбы, икринки хамсы составляют в среднем около 72% общего количества развивающихся в планктоне икринок. В открытом море количество икринок хамсы достигает 85% (см. табл. 21). Только у самого берега, в пределах зоны 0,5-1,5 мили, видовое соотношение икринок изменяется: доминирующее значение приобретает группа "прочие виды" (табл. 24).

Численность личинок хамсы также превосходит суммарное ко-

личество всех пелагических личинок, составляя в прибрежном районе 50 - 60% а в открытом море - около 75% общего количества (см. табл. 6).

Т а б л и ц а 24

Видовое соотношение икринок  
в планктоне узкой прибрежной зоны моря (в %)

Район и период наблюдений	Соотношение икринок по видам				
	Хамса	Ставри-да	Султайка	Карась	Прочие виды
Камышовая бухта, I-I,5 мили от берега; 22-30. УП 1959	12,3	43,1	7,6	3,1	33,9
Карадаг, 0,5 мили от берега; 17-20. УП 1957	0	4,8	0	2,7	92,5

Икринки хамсы обладают высокой плавучестью (Зайцев, 1954). По данным многих исследователей (Водяницкий, 1930б; Косякина, 1938; Малайтский, 1940а,б; Майорова, 1941), распределение икринок ограничено преимущественно самым поверхностным слоем воды (0-I м). Наши наблюдения над распределением икринок по горизонтам показали значительную вариабельность их вертикального распределения (табл. 25). В одних случаях численность икринок хамсы убывает с глубиной (Евпаторийский р-н, июль, 1957; Камышовая бухта, июнь, 1960 и июль, 1962; открытое море, июль, 1963), в других - наблюдается заметное преобладание икринок в ниже расположенных слоях (Евпаторийский р-н, август, 1957; Прибосфорский р-н, июль-август, 1958). Как показали исследования Ю.П.Зайцева (1954), удельный вес икринок морских рыб не является строго стабильным и может изменяться в зависимости от условий, в которых происходит их развитие или, точнее, - от солености воды, обеспечивающей заполнение перивителлиновой полости. Этим объясняется распределение икринок хамсы в широком слое воды в пределах температурного и солевого диапазонов, ограничивающих нормальное развитие данного вида.

Распределение икринок в верхнем теплом слое моря соответствует размещению нерестовых популяций хамсы до глубины 15 - 20 м (Майорова и Чугунова, 1954). Можно предположить, что развитие икринок хамсы происходит в тех слоях моря, где они были вымета-

ны и где произошло заполнение перивителлиновой полости водой, соответствующей данному слою плотности.

Т а б л и ц а 25

Вертикальное распределение икринок и личинок хамсы  
(в экземплярах на один горизонтальный десятиминутный лов)

Район и период наблюдений	Икринки				Личинки			
	0	5	10	15	0	5	10	15
Евпаторийский р-н, 1957, июль	326	41	-	-	-	-	-	-
То же, 1957, август	432	397	741	-	9,5	14,6	14,9	13,5
Приосфорский р-н, 1958, июль-август	1595	1559	-	2057	41,1	93,0	-	102,0
Камышовая бухта, 1960, июнь	115	-	74	-	2,7	-	3,2	-
То же, июль	-	-	-	-	10,2	-	11,1	-
" " август	-	-	-	-	4,8	-	13,4	-
То же, 1961, июль	-	-	-	-	12,4	-	18,9	-
То же, июль	-	-	-	-	31,4	-	41,2	-
" " август	-	-	-	-	100,0	-	82,5	-
То же, 1962, июнь	-	-	-	-	5,4	-	15,0	-
" " июль	940	-	720	-	20,5	-	32,4	-
" " август	-	-	-	-	49,4	-	115,7	-
Открытые районы Черного моря, 1963, июль	751	-	229	-	151,8	-	172,0	-

В вертикальном распределении личинок хамсы закономерно прослеживается увеличение их численности с глубиной (в слое 0-10-15 м). Приведенные в табл. 25 данные получены на основании многосуточных наблюдений с примерно равным числом дневных и ночных ловов.

Суточные миграции в пределах теплого слоя моря, ограничивающего распределение личинок хамсы, не выражены. Размещение личинок в этом слое можно рассматривать, по-видимому, как приспособление к смягчению возможных внутривидовых противоречий из-за пищи.

В размножении хамсы и развитии выметанных икринок четко выражен суточный ритм (Дехник, 1959). Свежовыметанные икринки хамсы поступают в планктон ежедневно от 22 до 24 час. Продолжительность развития выметанных икринок находится в прямой зависимости от температуры воды, при которой протекает развитие каждого суточного вымета. При изменении средней температуры от 20,6 до 23,8<sup>0</sup>С длительность развития отдельных выметов изменяется от 45 до 32 час. В планктоне в течение суток закономерно встречаются икринки хамсы двух суточных выметов: ближайших ночных часов и предшествующей ночи. В каждый отрезок времени обнаруживались икринки хамсы только двух (или одного) этапов развития (Косыкина, 1938).

Закономерность ежедневного поступления икринок хамсы в планктон определяется не только одновременным созреванием различных возрастных категорий нерестовой популяции, но и растянутым многопорционным нерестом отдельных особей.

Многопорционность нереста, прослеженная Л.С.Овен (1961а, 1961б, 1962а, 1962б, 1967) на некоторых черноморских рыбах, выявляется также у черноморской хамсы как на основании суточного изменения стадий зрелости гонад (Сафьянова и Демидов, 1954), так и ежедневного поступления икринок в планктон в период нерестового сезона.

Нерест хамсы в Черном море начинается в конце апреля - начале мая при температуре воды 13 - 14<sup>0</sup>С (Дехник и Павловская, 1950; Дехник, 1954). Ю.П.Зайцев (1959в) обнаружил икринки хамсы в планктоне при температуре 11<sup>0</sup>С. При той же температуре встречались икринки и личинки калкана, пикши, глоссы и шпрота, а также личинки некоторых видов *Blenniidae* и *Gobiidae*. Икринки и личинки указанных видов рыб обнаруживались при этих условиях обычно в единичных экземплярах.

В апреле и мае нерест хамсы, по-видимому, оказывается безрезультатным в отношении воспроизводства. Ее личинки можно найти в уловах в июне, а у северного побережья Черного моря - обычно во второй половине июня при температуре воды 17-18<sup>0</sup>С (Малытский, 1940а,б; Виноградов, 1948, 1949; Дехник, 1954). Насколько известно, ни в одной из работ по иктиопланктону

Черного моря нет указания на нахождение личинок хамсы в планктоне в апреле или мае.

Однако и в июне эффективность нереста хамсы, по нашим данным, еще низкая. Так, по наблюдениям в Египаторийском р-не с 3 по 6 июня 1958 г., при значительной численности икринок личинки хамсы в планктоне не обнаруживались. Температура воды у поверхности колебалась от 18,1 до 19,1°C. С 1 по 19 июня 1959 г. проводились многосуточные наблюдения в халистатической области западной половины Черного моря. За первые десять суток наблюдений численность икринок хамсы в планктоне составила в среднем 60 экз/м<sup>2</sup> (в слое 25-0 м). За то же время было найдено только три предличинки хамсы в горизонтальных ловах. В следующие девять суток численность икринок увеличилась до 84 экз/м<sup>2</sup>, а численность личинок составила в среднем только 0,1 экз/м<sup>2</sup>. За три года в р-не Камышовой бухты при среднем количестве икринок в июне, достигающем 70 экз/м<sup>2</sup>, численность личинок составила в среднем лишь 2,2 экз/м<sup>2</sup>. Отношение численности личинок к количеству икринок в июне неизменно очень низкое и в среднем равно 3,2 % (табл. 26).

Т а б л и ц а 26

Изменение количества икринок (и) и личинок (л) хамсы в течение нерестового сезона (в экз/м<sup>2</sup>)

Месяц наблюдений	1960 г.		1961 г.		1962 г.		Среднее значение		Соотношение численности икринок и личинок, %
	и	л	и	л	и	л	и	л	
Июнь	97,6	3,9	45,6	0,2	66,4	2,5	69,0	2,2	3,2
Июль	121,4	19,0	162,6	45,7	386,2	12,6	223,0	26,0	11,8
Август	17,8	17,1	6,4	36,3	868,0	91,1	297,0	45,0	15,1
Среднее значение	78,9	13,3	70,9	27,4	440,2	35,4	196,3	24,4	-

В более южных районах Черного моря, в частности у побережья Болгарии, количество личинок хамсы в июне бывает значительным. К сожалению, в работе Ж. Георгиева, К. Александровой и Д. Николава (1961) численность личинок рассчитана по поверхностным горизонтальным ловам и выражена средней величиной на одну станцию. Эти данные не могут быть сопоставлены с нашими. Однако более высокие концентрации личинок в июне (в отдельные годы) по сравне-

нию с июлем, по данным названных авторов, несомненно, свидетельствуют о высокой эффективности нереста в данный период.

Максимальные концентрации икринок в северных районах Черного моря свидетельствуют о том, что наиболее интенсивный нерест хамсы происходит в июле и августе. Численность икринок хамсы в июле изменяется, по нашим наблюдениям, от 121 до 336 экз/м<sup>2</sup> (см. табл. 26). Количество личинок хамсы в планктоне также значительно возрастает в это время, повышается, соответственно, и процентное соотношение личинок и икринок.

В августе интенсивность нереста снижается (1960 - 1961 гг.), а количество личинок в отдельных случаях превосходит численность икринок в результате расширения размерного ряда личинок и преобладания в планктоне крупных личинок (рис. 15). В некоторые годы нерест хамсы в августе может быть очень интенсивным. Так, в 1962 г. в р-не Камышовой бухты численность икринок и, соответственно, личинок хамсы в планктоне была необычайно высокой. В отдельных случаях количество личинок хамсы в планктоне достигало 400 - 500 экз/м<sup>2</sup>. Соотношение между численностью икринок и личинок в августе в среднем за три года наблюдений составило 15 % (см. табл. 26).

В сентябре икринки хамсы обычно немногочисленны в планктоне, а количество личинок не превышает, по нашим данным, 20 экз/м<sup>2</sup> и составляет в среднем в прибрежном районе 9 экз/м<sup>2</sup>. О низкой интенсивности нереста хамсы в сентябре свидетельствуют данные и других исследователей (Дехник и Павловская, 1950; Овен, 1959; Георгиев, Александрова, Николов, 1961). В октябре икринки хамсы встречаются очень редко, наличие личинок не отмечено (Дехник, 1954).

Значительный интерес представляют данные о размерном составе личинок хамсы в планктоне. Только выклюнувшиеся личинки имеют длину 2,28 - 2,52 мм. В наших материалах личинки таких размеров обычно очень малочисленны, так как большая часть их выпадает из уловов: мелкие, нитевидные личинки с легко спадающим желточным мешком проскальзывают через отверстия мельничного сита, применяемого для ихтиопланктонных сетей. Наиболее многочисленную группу в июне и июле составляют личинки длиной от 3 до 4 мм. Размерный ряд личинок в июне ограничен II-12 мм. В июле он несколько расширяется. Преобладание в июне и июле мелко-размерных личинок свидетельствует об интенсивном нересте этого вида в рассматриваемый период года.

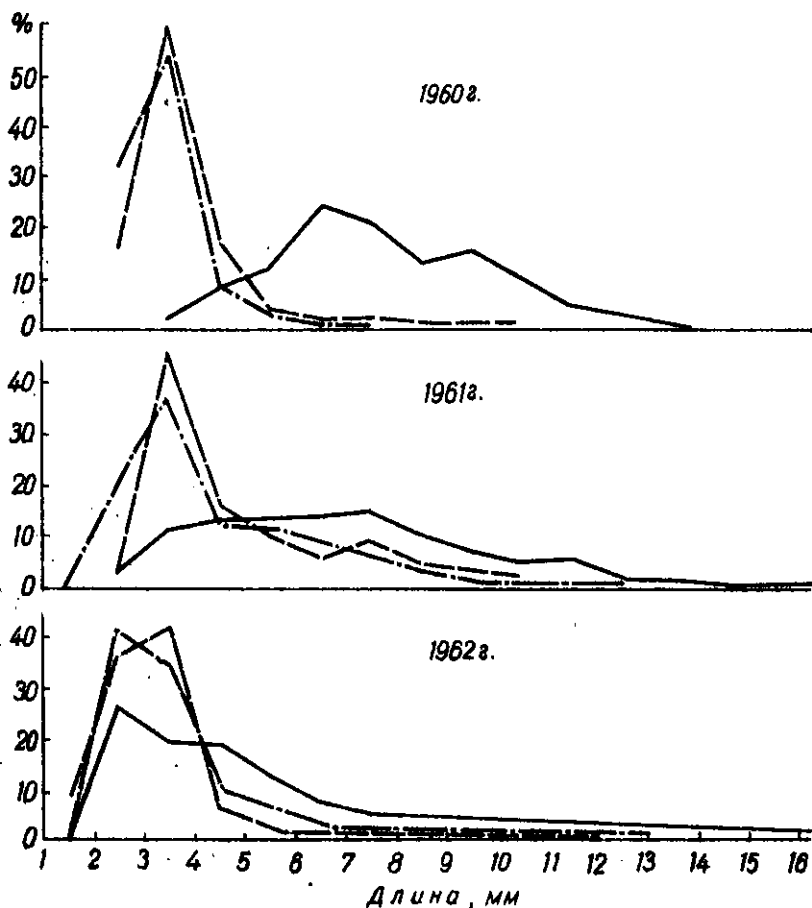


Рис. 15. Размерные ряды личинок хамсы:

--- июнь, - · - · июль, — август.

Кривая размерного ряда личинок, появившихся в августе, сдвинута влево, значительно растянута и не имеет четко выраженного максимума. Уменьшение численности мелких личинок в это время характеризует снижение интенсивности нереста. Несколько иной ход кривой размерного ряда личинок в августе 1962 г., соответствующий объему виду "июньской" и "июльской" кривых, свидетель-

стает, как было показано выше, о продолжении интенсивного нереста хамсы в это время (см. рис. 15).

СТАВРИДА - *Trachurus mediterraneus ponticus* A l e e v .

Размножение ставриды в Черном море происходит в наиболее теплое время года - с июня по август (Дехник и Павловская, 1950; Павловская, 1954; Ревина, 1958; Георгиев, Александрова, Николов, 1961). В Средиземном море ставрида нерестится в течение всего года, однако, наиболее интенсивный нерест приходится также на летний период (Paçoa, 1956; Дехник, Синюкова, 1964).

Икринки и личинки этого вида эвригалинны и эвритермны. Их нормальное развитие происходит при значительных колебаниях температуры и солености. В Средиземном море они развиваются при солености 37,5 - 39,1 ‰ и температуре 15 - 26°C. В Черном море икринки и личинки ставриды встречаются при солености 13,8-19,3 ‰ и температуре 15,1 - 25,9°C. В работе Ю.П.Зайцева (1959а) есть указание на то, что икринки ставриды обнаруживаются при температуре 11,5°C. Следует отметить, что границы температурного и солевого диапазонов развития икринок и личинок ставриды сужены по сравнению с соответствующими границами развития хамсы.

Икринки и личинки ставриды распределяются преимущественно в прибрежной зоне на расстоянии до 10-12 миль (Дехник и Павловская, 1950; Георгиев, Александрова, Николов, 1961). В годы резкого увеличения численности крупной формы ставриды нерест происходит на значительно большем пространстве Черного моря - до 80 и более миль от берега (Ревина, 1958).

Проведенные нами исследования показывают, что численность икринок и личинок ставриды уменьшается при удалении от берега в открытое море. Значительная разница выявляется при сопоставлении наблюдений в прибрежном десятимильном р-не (1959-1962 гг.) и открытом море (1963 г.) (см. табл. 20, 22, 28). Данные Р.М.Павловской (1954) также свидетельствуют о пребывании этого вида в период размножения в прибрежных районах.

В Мраморном море икринки и личинки ставриды встречаются над глубинами от 20 до 350 м (Demir, 1958а,б), в основном также в прибрежной области. С другой стороны, наблюдения Н.И.Ревинной (1958) показали, что в отдельные годы значительные концентрации икринок и личинок могут быть обнаружены в открытом море.

Таким образом, данные различных исследователей так же, как и наши наблюдения, показывают, что основная масса икринок и личинок ставриды входит в состав прибрежного ихтиопланктонного комплекса, характеризующегося разнообразным видовым составом и значительно более высокой численностью по сравнению с ихтиопланктоном открытого моря.

Икринки ставриды, как и хамсы, распределяются в верхних теплых горизонтах до слоя температурного скачка (Косякина, 1938; Павловская, 1954; Ревина, 1958). Ниже слоя скачка встречаются мертвые, выпадающие из планктона, икринки. Личинки ставриды распределяются в пределах этого же слоя, но концентрируются, как и личинки хамсы, преимущественно в слое 5-15 м (Павловская, 1954; Ревина, 1958; Синюкова, 1964). Наши наблюдения над распределением личинок в слое 0 и 10 м показали, что их численность увеличивается с глубиной (табл. 27).

Т а б л и ц а 27

Вертикальное распределение икринок и личинок ставриды  
(в экземплярах на один горизонтальный десятиминутный лов)

Район и период наблюдений	Икринки		Личинки	
	0	10	0	10
Камышовая бухта, 1960, У1	24	18	4,8	5,0
То же УП	-	-	4,1	8,0
" " УШ	-	-	3,0	2,4
То же, 1961, У1	-	-	3,2	6,6
" " УП	-	-	18,5	29,0
" " УШ	-	-	1,0	4,0
То же, 1962, У1	-	-	1,0	2,0
" " УП	238	171	1,0	2,0
" " УШ	-	-	5,0	6,6
Открытое море, 1963, УП	104	60	4,4	11,2

В размножении ставриды и развитии выметанных икринок выражен определенный суточный ритм. Икринки на первом этапе развития встречаются в планктоне в промежутке времени от 16 до 24 час; наиболее интенсивный вымет икринок происходит от 20 до 24 час. Так же, как было отмечено для хамсы, в планктоне одновременно развиваются икринки двух суточных порций - ближайшего суточного

вымета и вымета предшествующих суток. В определенный промежуток времени, когда инкубационный период икринок вымета предшествующих суток закончился и произошел выклев эмбрионов, в планктоне находится икринки одной суточной порции вымета ближайших суток. Последовательность развития суточных выметов рассмотрена в предшествующих работах (Дехник, 1961, 1964). Продолжительность эмбрионального периода развития при температуре от 23,1 до 24,3°C изменяется от 35 до 30 час.

В летнее время (с июня по август) в планктон ежесуточно поступают икринки ставриды. В любом районе моря (с июня по август) в ночное время можно найти свежовыметанные икринки (на этапе дробления). Закономерность ежесуточного поступления икры в планктон является важной приспособительной особенностью к сохранению численности стада.

Первые икринки ставриды начинают встречаться с конца мая (Дехник, Павловская, 1950). У побережья Болгарии наиболее ранний нерест отмечен в первых числах июня (Георгиев, Александрова, Николов, 1961).

В начале нерестового периода численность икринок ставриды в планктоне незначительна. Личинки появляются единичными экземплярами в первых числах июня. К середине июня численность икринок и личинок в планктоне значительно возрастает. В июле наблюдаются максимальные концентрации икринок и личинок этого вида. В августе интенсивность нереста обычно снижается, численность икринок и личинок в планктоне уменьшается (табл. 28).

Т а б л и ц а 28

Изменение количества икринок (и) и личинок (л) ставриды в течение нерестового периода (в экз/м<sup>2</sup>)

Ме- сяц наб- лю- де- ний	1959 г.		1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.		Среднее значение	
	и	л	и	л	и	л	и	л	и	л	и	л
Июнь	-	-	22,0	3,5	28,6	2,7	0,2	0	-	-	17,0	2,1
Июль	90,0	18,4	38,0	7,9	14,4	6,6	105,8	2,6	8,6	1,6	51,4	7,4
Ав- густ	-	-	0,4	1,6	0,8	0,2	25,4	4,3	-	-	8,9	2,0

В сентябре икринок ставриды встречаются в единичных экземплярах; мелкие личинки в планктоне не встречаются, что по-видимому, также свидетельствует о безрезультатности нереста в это время (как и у хамсы).

Численность икринок и личинок в планктоне значительно колеблется по годам. В одном и том же районе (Камышовая бухта, 2,5-10 миль от берега) пределы колебаний численности икринок за три года наблюдений выражаются соотношением 1:3. Численность личинок за эти годы колебалась в среднем от 2 до 7 экземпляров под 1 м<sup>2</sup>. Наиболее высокая концентрация икринок и личинок ставриды отмечена для прибрежного р-на (Камышовая бухта, 1-1,5 миль от берега, наблюдения 1959 г.); в открытом море (наблюдения 1963 г.) численность икринок и личинок этого вида в период интенсивного нереста (конец июня - первая половина июля) была низкой.

Значительный интерес представляют данные о соотношении численности икринок и личинок двух массовых видов рыб Черного моря - хамсы и ставриды. Сопоставление среднегодовых значений численности их икринок показывает, что высокой численности икринок хамсы соответствует высокая концентрация икринок ставриды и, напротив, снижение средней численности икринок хамсы в какой-либо нерестовый сезон соответствует уменьшению количества икринок ставриды в планктоне (см. рис. 18, а). Чрезвычайно интересен почти параллельный ход кривых численности, соответствующей периоду с 1960 по 1963 гг. Так как количество выметанных икринок является производной популяционной плодовитости, определяемой в основном пищевой обеспеченностью маточного стада (Никольский, 1953, 1960; Иогансен, 1955; Николаев, 1958), можно предположить, что условия обеспеченности пищей двух видов с различными типами питания (планктонофаг и хищник) имеют параллельную изменчивость.

Кривые численности личинок хамсы и ставриды, составленные также по среднегодовым значениям, имеют четко выраженный обратный ход изменений: с увеличением численности личинок одного вида, численность другого закономерно уменьшается (см. рис. 18, б).

На основании выявленной закономерности можно было бы предположить наличие причинно-следственной связи в изменении численности личинок одного и другого видов. Такая связь, по-видимому, могла быть результатом антагонистических отношений (хищник - жертва) или пищевой конкуренции при совпадающем спектре питания. Однако в данном случае учитываемые личинки ставриды (длиной от 1,5 до 9-10 мм) являются потребителями только планктона, следо-

зательно антагонистические взаимоотношения "хищник-жертва" в рассматриваемые периоды личиночного развития между этими видами не выражены. По данным И.И.Ревинной (1964), личинки рыб, главным образом личинки хамсы, появляются в желудках молоди ставриды длиной около 20 мм. Ниже (глава 5) будет также показано, что, несмотря на совпадение спектров питания личинок хамсы и ставриды, на данных этапах развития пищевая конкуренция не имеет места. В этой связи следует отметить, что коррелятивной зависимости между численностью личинок в планктоне и концентрацией кормовых организмов не установлено (глава 6).

Размеры личинок ставриды, улавливаемых ихтиопланктонными сетями, колеблется от 1,6 до 9-10 мм. В течение всего нерестового сезона значительно преобладают мелкогазовые личинки: в июне и июле - длиной от 2 до 3 мм, августе - от 3 до 4 (1961 и 1962 гг.) и от 4 до 5 мм (1960 г.). Как и у хамсы, августовский размерный ряд личинок ставриды сдвинут вправо и растянут за счет крупногазовых личинок (рис. 16).

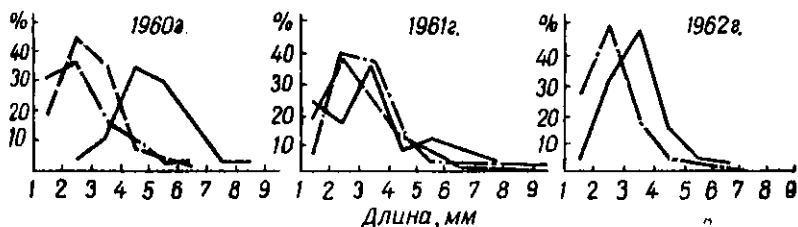


Рис. 16. Размерные ряды личинок ставриды. Обозначения те же, что на рис. 15.

Чрезвычайно интересен близкий характер кривых размерных рядов личинок хамсы и ставриды для каждого нерестового сезона, что свидетельствует о равнозначном действии условий внешней среды на размножение и развитие икринок и личинок этих видов.

#### СУЛТАНКА - MULLUS BARBATUS PONTIUS ESSEFFOV

Данные о размножении султанки в Черном море, о развитии и экологии икринок и личинок содержатся во многих работах советских и зарубежных исследователей. В нашей работе основное внимание обращено на количественное распределение икринок и личинок этого вида в сопоставлении с другими летнеразмножающимися рыбами.

Икринки и личинки султанки встречаются в Черном море в середине - конце мая по сентябрь (Devedjian, 1926; Водяницкий, 1930б, 1936; Косыкина, 1938; Данилевский, 1939; Борисенко, 1940; Виноградов, 1949; Смирнов, 1949; Дехник и Павловская, 1950; Зойцев, 1959а; Павловская, 1954; Ткачева, 1955; Дука, 1959; Овен, 1959; Георгиев, Александрова и Николов, 1960, 1961).

Оба обитающие в Средиземном море вида (*Mullus surmuletus* и *M. barbatus*) размножаются в период с мая по август (Montalenti, 1931). В Мраморном море икринки и личинки обоих видов встречаются в единичных экземплярах во второй половине мая до конца июля (Ariş, 1957). Распределение икринок и личинок султанки в Черном море ограничено в основном десятимильной зоной (Дехник и Павловская, 1950; Павловская, 1954; Овен, 1959; Георгиев, Александрова и Николов, 1960, 1961). Нахождение икринок в значительном удалении от берегов (Смирнов, 1949; Павловская, 1954; Георгиев, Александрова и Николов, 1960) можно объяснить выносом их в эти районы течениями. Так как процесс развития икринок султанки продолжается в период интенсивного нереста (при 23-24°C) в среднем 1,5 суток (Смирнов, 1949; Дехник, 1961), встречаемость икринок в значительном удалении от берегов свидетельствует о том, что они с большой скоростью распространяются течениями. Течения способствуют также выносу в открытое море пассивно парящих личинок, что подтверждается нахождением в открытых районах очень мелких личинок многих типично неритических видов. Так как пелагический период жизни султанки длится 1,5 - 2 месяца (Данилевский, 1939), распространение икринок и личинок на большой площади моря способствует наиболее полному освоению кормовых ресурсов, ослаблению внутривидовых и межвидовых отношений и, следовательно, являются важным условием сохранения численности стада.

Икринки султанки, так же, как икринки хамсы и ставриды, распределяются во всем верхнем теплом слое, однако концентрируются, в основном, у поверхности. Горизонтальные ловы на поверхности и глубине 10 м показывают, что икринки султанки преобладают в поверхностном слое моря (табл. 29).

В распределении личинок султанки, в отличие от хамсы и ставриды, выявляется тяготение к поверхностному слою. При проведении параллельных ловов на 0 и на 10 м почти во всех случаях отмечено преобладание личинок этого вида в верхнем горизонте.

Т а б л и ц а 29

Вертикальное распределение икринок и личинок барабули  
(в экземплярах на один горизонтальный десятиминутный лов)

Район и период наблюдений	Икринки		Личинки	
	0	10	0	10
Евпаторийский, 1957, УП	58	15	-	-
Камышовая бухта, 1960, У1	81	11	4,8	1,3
То же ,                   УП	-	-	4,3	3,0
" "                       УШ	-	-	14,0	5,8
То же, 1961,           У1	-	-	1,8	2,2
" "                       УП	-	-	55,4	14,2
" "                       УШ	-	-	4,5	2,7
То же, 1962,           У1	-	-	1,2	2,3
" "                       УП	112	150	7,4	8,0
" "                       УШ	-	-	9,7	12,0
Открытое море, 1963, УП	114	29	4,6	-

Проведенные ранее исследования (Дехник, 1959, 1961) показали четко выраженный суточный ритм размножения султанки. Все последующие наблюдения подтверждают закономерность ежесуточного поступления икринок в планктон в промежуток времени от 20 до 24 час. Икринки на первом этапе развития встречаются и в последующие часы наблюдений (до 6 час). Однако, как правило, в это время они находятся не на начальных стадиях развития, а в середине-конце первого этапа (крупноклеточная и мелкоклеточная морула). В течение суток прослеживаются последовательные стадии развития каждого суточного вымета.

Численность икринок и личинок султанки в прибрежном районе моря (в пределах 2,5-10 миль) несколько ниже численности икринок и личинок ставриды (табл. 20, 22). В отдельные годы, а также в течение нерестового сезона в разные месяцы концентрация икринок и личинок султанки может быть выше, чем ставриды (см. табл. 28, 30).

Единичные икринки султанки появляются в планктоне, как отмечено выше, в мае при 12<sup>0</sup>С. Личинки появляются значительно позже, обычно, в середине июня при 19-20<sup>0</sup>С. Их количество в это время в планктоне еще очень мало (табл. 29, 30).

Интенсивный нерест султанки приходится на июль. В это время отмечены наиболее высокие концентрации икринок в планктоне и сравнительно высокая численность личинок (табл. 30). В нересте принимает участие вся нерестовая популяция, вымет икры происходит ежедневно, о чем свидетельствуют суточные изменения коэффициента зрелости гонад (глава 2) и последовательность развития суточных выметов икринок.

Т а б л и ц а 30  
Изменение количества икринок (и) и личинок (л)  
султанки в течение нерестового сезона (в экз/м<sup>2</sup>)

Месяц наблюдений	1959 г.		1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.		Среднее значение	
	и	л	и	л	и	л	и	л	и	л	и	л
Июнь	-	-	0,2	0	35,2	0,6	1,0	0	-	-	12,1	0,2
Июль	16,0	9,6	34,0	2,8	13,2	2,7	66,8	1,8	2,8	0	44,3	5,6
Август	-	-	1,2	2,1	0,4	0,8	28,0	21,8	-	-	9,9	8,2

Среднее значение  
- - 11,8 1,7 16,2 1,4 31,9 7,9 - - 22,1 4,7

Интенсивный нерест султанки приходится на июль. В это время отмечены наиболее высокие концентрации икринок в планктоне и сравнительно высокая численность личинок (табл. 30). В нересте принимает участие вся нерестовая популяция, вымет икры происходит ежедневно, о чем свидетельствуют суточные изменения коэффициента зрелости гонад (глава 2) и последовательность развития суточных выметов икринок.

В августе интенсивность нереста султанки, как и ставриды, снижается. Численность икринок в планктоне уменьшается, а количество личинок, напротив, достигает наиболее высоких значений за счет расширения размерного ряда и преобладания крупных личинок.

В сентябре икринки и личинки султанки встречаются в единичных экземплярах очень редко.

Изменение численности икринок султанки по годам (по средним значениям за нерестовый сезон) соответствует общему характеру кривых численности икринок хамсы и ставриды (см. рис. 18, а). Очень высокие концентрации икринок в планктоне всех трех видов наблю-

дались в нерестовый сезон 1962 г. Наряду с этим выявляется несоответствие кривых изменения численности личинок рассматриваемых видов (см. рис. 18, б). Кривая численности личинок султанки повторяет в общем виде кривую численности икринок: высоким концентрациям икринок в планктоне соответствует большая численность личинок и низкой численности икры соответствуют малые концентрации личинок.

Размеры личинок султанки в наших сборах колеблются от 1,5 до 10,5 мм. Изменение размерного состава личинок султанки в различные нерестовые сезоны соответствует общему ходу изменений размерного состава личинок хамсы (см. рис. 15, 17). У обоих видов средний размер личинок в нерестовый сезон 1962 г. был значительно меньше, чем в два предшествующие года наблюдений. При этом особен-

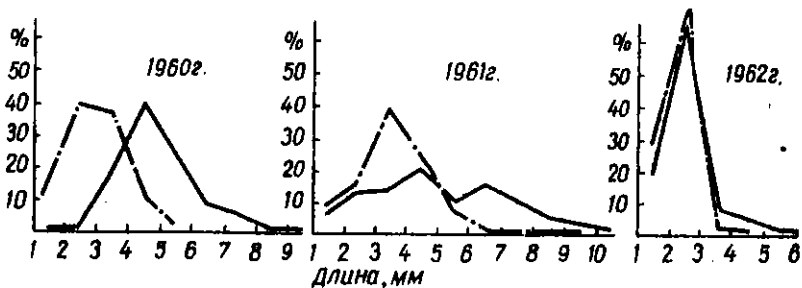


Рис. 17. Размерные ряды личинок султанки. Обозначения те же, что на рис. 15.

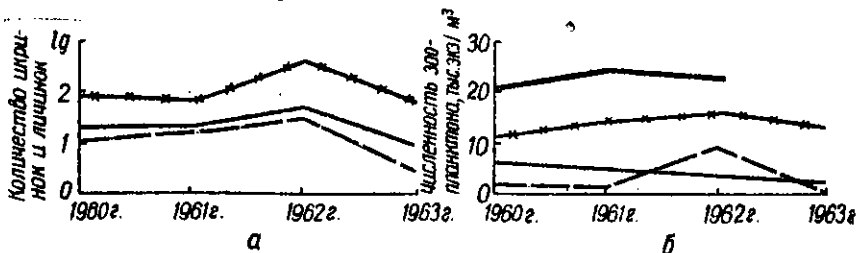


Рис. 18. Средняя численность икринок (а) и личинок (б) в различные нерестовые сезоны: —×— хамса; — ставрида, - - - султанка, — зоопланктон.

но характерно преобладание мелких личинок в августе, когда интенсивность нереста этих видов обычно снижается. "Августовские" кривые размерного состава личинок султанки в нерестовые сезоны 1960 и 1961 гг. очень близки по характеру к соответствующим кривым для хамсы. В июне количество личинок султанки в уловах обычно очень мало. Так как размерные ряды составляются по данным вертикальных (количественных) ловов, немногочисленные сборы личинок в это время не могли быть использованы для анализа размерного состава. В июле наиболее многочисленную группу составляют личинки от 2 до 3,4 мм длиной (на этапе смешанного питания); группа самых мелких личинок - от 1,5 до 2 мм (на этапе желточного питания) в уловах немногочисленна. Это определяется, с одной стороны, меньшей продолжительностью этапа развития, с другой - тем, что они, как и предличинки хамсы, по-видимому, проскальзывают через ячейки сеток при сборах.

#### МОРСКОЙ КАРАСЬ, ЛАСКИРЬ - *DIPLODUS ANNULARIS* (LINNÉ)

Морской карась является одним из массовых летнеразмножающихся видов. Икринки и личинки карася встречаются в планктоне Черного моря с июня по сентябрь (Водяницкий, 1930б; Косякина, 1938; Пчелина, 1940; Дехник и Павловская, 1950; Дука, 1959; Овен, 1959). В Средиземном море производители с зрелыми половыми продуктами вылавливаются в период с апреля по июль; время нахождения икринок этого вида не отмечено; мелкие личинки (от 6 до 8 мм) встречаются в мае - июне (Ranzi, 1933).

Икринки и личинки морского карася распространены в Черном море, в основном, в прибрежных районах. Они встречаются в планктоне в начале июня до середины сентября. Температура воды в местах нахождения икринок колеблется от 18° до 25°C. Личинки появляются несколько позже, обычно при температуре не ниже 19°C. Распределение икринок и личинок этого вида в Черном море ограничивается соленостью воды. Они не встречаются в местах с соленостью ниже 13-14‰. В Одесском заливе с неустойчивым гидрологическим режимом нахождение икринок и личинок карася не отмечено (Зайцев, 1959в).

Распределение икринок карася, также, как и всех других теплолюбивых видов, ограничено слоем температурного скачка. Основные концентрации наблюдаются в приповерхностном слое моря. Однако и на горизонте 10 м можно обнаружить сравнительно большие концентрации икринок (табл. 31). Распределение икринок карася в слое от поверхности до 10-15 м глубины, также, как и других вышеописан-

ных видов, в значительной степени объясняется, по-видимому, постоянным перемещением водных масс в пределах этого слоя под влиянием суточных бризовых ветров.

В вертикальном распределении личинок карася не выявлено четкой приуроченности к какому-либо определенному слою, как это было отмечено для других видов. В одних случаях личинки карася концентрируются в поверхностном слое, в других - их численность выше на горизонте 10 м (табл. 31). Так как приведенные в таблице данные получены на основании стационарных многосуточных наблюдений, можно полагать, что такая разобщенность распределения личинок не носит случайного характера, а вполне закономерна для этого вида. Следует подчеркнуть, что личинки и других ранее рассмотренных видов, также, как и личинки *Vlepliiidae* и *Gobiidae*, обитают во всем теплом слое моря, правда с довольно четко выраженным тяготением одних к поверхностному слою, а других, напротив, - к нижележащим слоям, в частности по нашим наблюдениям, к слою 10-15 м. Сборы ихтиопланктона, проводимые на горизонтах 15, 25, 50, 75 и 90 м (Евпаторийский р-н, 1957 г.) показали резкое снижение численности личинок на горизонте 25 м и отсутствие личинок рыб, размножающихся в летнее время, в нижележащих слоях.

Т а б л и ц а 31

Вертикальное распределение икринок и личинок карася  
(в экземплярах на один горизонтальный десятиминутный дош)

Район и период наблюдений	Икринки		Личинки	
	0	10	0	10
Евпаторийский, 1957, УП	10	5	1	1
Камышовая бухта, 1960, У1	-	-	3,4	2,7
То же, УП	-	-	5,1	4,2
" " УШ	-	-	5,3	6,0
То же, 1961, У1	-	-	1,7	4,6
" " УП	-	-	8,8	9,0
" " УШ	-	-	0	1,0
То же, 1962, У1	-	-	5,1	0,4
" " УП	232	56	3,0	5,8
" " УШ	-	-	1,0	4,5
Открытое море, 1963, УП	31	6	7,7	7,5

В размножении карася и развитии выметанной икры был отмечен определенный ритм (Дехник, 1961). Свежовыметанные икринки карася встречаются в планктоне в промежуток времени от 18 до 22 час. Нахождение икринок на последующих этапах развития соответственно сдвигается во времени. Изучение суточного изменения состояния зрелости гонад позволило установить закономерное увеличение коэффициента зрелости к вечеру и резкое снижение - в утреннее время (глава 2). Эта особенность четко подтверждает установленный на основании развития в планктоне икринок суточный ритм размножения этого вида.

Численность икринок и личинок карася в планктоне подвержена значительным колебаниям (табл. 32). Икринки обычно встречаются в самых прибрежных районах, и уже на расстоянии 2,5 миль от берега их количество в планктоне резко уменьшается. Личинки распределяются на более широком пространстве, в основном до 10 миль от берега. Количество их в планктоне изменяется от 1 до 3 экземпляров под 1 м<sup>2</sup> и в отдельных случаях достигает более высоких значений (до 10 личинок под 1 м<sup>2</sup>): Какой-либо зависимости изменения численности икринок и личинок карася от наличия других массовых форм ихтиопланктона не выявлено. В нерестовый сезон 1962 г., когда в планктоне были обнаружены наиболее высокие концентрации икринок и личинок массовых пелагофильных видов (хамсы, ставриды и султанки), численность икринок и личинок карася в среднем была даже несколько ниже, чем в другие периоды наблюдений (табл. 32).

Т а б л и ц а 32

Изменение количества икринок (и) и личинок (л)  
карася в течение нерестового сезона (экз/м<sup>2</sup>)

Месяц наблюдений	1959 г.		1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.	
	и	л	и	л	и	л	и	л	и	л
Июнь	-	-	0	1,2	15,8	2,6	0	1,6	-	-
Июль	6,4	3,4	0	3,3	6,4	2,2	10,0	1,5	0	0,8
Август	-	-	0	1,3	0	9,8	8,4	0,5	-	-
Среднее значение	-	-	0	1,9	7,4	4,9	6,1	1,2	-	-

В течение всего нерестового сезона в планктоне значительно преобладают мелкие личинки карася (от 2 до 4 мм). Средний размер личинок в различные периоды нерестового сезона и разные годы наблюдений почти стабилен (преобладают личинки размерами от 3,0 до 3,5 мм). Личинки карася длиной более 6 мм очень редко встречаются в планктоне; личинки размерами более 8 мм в наших оборах не отмечены. Л.П.Салехова (1966) считает, что личинки карася опускаются в придонные слои при достижении длины 10-11 мм в возрасте примерно двух недель. По данным Ранци /1988/, молодь карася переходит к придонному образу жизни при длине 11-13 мм. Наши наблюдения позволяют предположить, что придонный период жизни животных начинается, по-видимому, раньше, уже при длине тела 8-9 мм.

#### В ы в о д ы

1. Из 113 собственно морских рыб, обитающих в Черном море, пелагофильные составляют 53,1% (60 видов). В планктоне Черного моря закономерно встречаются развивающиеся икринки и личинки 28 видов, отмечены единичные случаи нахождения икринок, личинок или текучих особей четырех видов. Два вида - азовская хамса и азовская камбала-калкан размножаются только в Азовском море.

2. В составе черноморской ихтиофауны насчитывается 28 видов с донной икрой, пелагические личинки которых встречаются в планктоне.

3. Массовое развитие и наиболее высокая численность ихтиопланктона в Черном море соответствует максимальному прогреву воды (июнь - август), когда происходит наиболее интенсивный нерест всех теплолюбивых рыб средиземноморского происхождения.

4. Икринки четырех летнеразмножающихся видов - *Engraulis encrasicolus ponticus*, *Tr. mediterraneus ponticus*, *M. barbatus ponticus*, *D. annularis* - составляют более 95% общей численности икринок в планктоне. Видовой состав личинок расширяется за счет рыб с демерсальной икрой. Личинки восьми видов (*E. encrasicolus ponticus*, *Tr. mediterraneus ponticus*, *M. barbatus ponticus*, *D. annularis*, *Bl. tentacularis*, *Bl. erhinx*, *G. niger*, *Pomatoschistus* sp.) составляет около 95% общего количества личинок в планктоне.

5. Нерест подавляющего большинства рыб Черного моря происходит в прибрежных районах, где образуется наиболее высокая численность ихтиопланктона.

6. Численность икринок и личинок подвержена значительным се-

зонным и годовым колебаниям. Кривые численности икринок трех видов (хамсы, ставриды и султанки) имеют близкий характер изменений: высокой концентрации икринок хамсы соответствует большая численность икринок двух других видов и, напротив, снижению концентрации икринок хамсы в какой-либо нерестовый сезон соответствует уменьшение численности икринок других видов. Так как количество выметанных икринок является производной популяционной плодovitости, зависящей в основном от пищевой обеспеченности маточного стада, можно предположить, что изменяются соответственно условия обеспеченности пищей трех видов с разными типами питания (планктофаг, бентофаг и хищник). С другой стороны, кривые изменения численности личинок для каждого вида специфичны. Следовательно, выживание личинок определяется не равнозначным действием факторов внешней среды, а видовыми приспособительными особенностями.

7. Количество икринок и личинок в уловах в каждый короткий период наблюдений в одном и том же микрорайоне колеблется от 2-3 до нескольких тысяч (икринки) и сот (личинки) экземпляров. Это свидетельствует о неравномерном, дисперсном распределении ихтиопланктона.

#### Г Л А В А 4

##### НЕРЕСТ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ЛИТОФИЛЬНЫХ РЫБ - ИЗ СЕМЕЙСТВ GOBIIDAE И BLENNIIDAE

В черноморской ихтиофауне значительное место занимают литофильные рыбы. Особенно многочисленны среди них бычки Gobiidae (25 видов) и морские собачки Blenniidae (восемь видов). Морские литофильные рыбы, охраняющие икру, имеют ряд интересных экологических особенностей.

Семейство Blenniidae в Черном море представлено восемью видами: *Blennius sphinx* Valenciennes, *Bl. pavo* Risso, *Bl. tentacularis* Brunnich, *Bl. zvonimeri* Kolombatovic, *Bl. ocellaris* Linné, *Bl. trigloides* Valenciennes, *Bl. sanguinolentus* Risso, *Coryphoblennius galerita* (Linné).

Все черноморские Blenniidae являются иммигрантами из Средиземного моря, где это семейство представлено 21 видом. По данным А.Стейница (Steinitz, 1950), семь видов черноморских собачек обитает и в Средиземном море, и по восточному побережью Атлантики до Англии - на севере и до Гвинеи - на юге. Только один вид *B. sphinx* является средиземноморским эндемиком.

Семейство Gobiidae в Средиземном море, по данным Е.Торто-незе ( Tortonese, 1953), представлено 32 видами, из которых в Черном море натурализовалось девять видов: *Gobius ophicephalus* Pallas, *G. niger* Linné, *G. cobitis* Pallas, *G. paganellus* Linné, *Pomatoschistus minutus elongatus* (Canestrini), *P. microps leopardinus* (Nordmann), *P. pictus* (Malm), *P. caucasicus* (Kawrajsky), *Aphia minuta* (Risso). Все эти виды, кроме *A. minuta*, являются эндемиками средиземноморского бассейна. *A. minuta* имеет широкий ареал: обитает в Средиземном море, в прибрежных водах Западной Европы до Балтики. Кроме средиземноморских бычков в Черном море обитают еще 16 видов Gobiidae, которые по своему происхождению являются солонатоводными понтическими реликтами. Реликтовые бычки имеют ряд своеобразных экологических и морфологических признаков. Многие из них крупные, достигают до 25 см в длину, хорошо переносят понижение солености воды, откладывают крупную олигоплазматическую икру, из которой вылупляются вполне развитые мальки. Стадия пелагической личинки у этих бычков отсутствует. Средиземноморские Gobiidae, натурализовавшиеся в Черном море, имеют, как правило, небольшие размеры тела, откладывают мелкую полиплазматическую икру и при развитии проходят стадию пелагической личинки.

Черноморские собачки и бычки обитают в прибрежной зоне и ведут в значительной степени оседлый образ жизни, не совершая далеких миграций. Большое значение в распространении этих семейств по всему средиземноморскому бассейну имеет то, что часть видов проходят в онтогенезе стадию пелагической личинки и в этот период разносятся морскими течениями по обширным пространствам моря.

В Черном море собачки и бычки не являются предметом специального промысла, но, так как эти семейства в прибрежной части моря довольно многочисленны и служат, с одной стороны, пищей хищным рыбам, а с другой - являются потребителями молоди промысловых рыб, они имеют немаловажное значение в общей биопродукции моря.

#### ЭКОЛОГИЯ НЕРЕСТА МОРСКИХ СОБАЧЕК И БЫЧКОВ

До настоящего времени вопросы размножения и развития черноморских рыб, имеющих демерсальную икру, остаются недостаточно изученными. Из опубликованных по этому вопросу работ наиболее полным и обстоятельным является сообщение Б.С.Москвина (1940) о

размножении некоторых рыб из семейств Blenniidae и Gobiidae, в котором указываются сроки нереста, плодовитость, описываются различные типы нерестилищ, поведение самцов и самок этих рыб в период размножения. В работе приводится описание икры и личинок нескольких видов литофильных рыб этих семейств. Работы Б.С.Ильина (1927, 1949) посвящены, главным образом, вопросам систематики азовско-черноморских бычков и лишь попутно в них приводятся некоторые данные о биологии размножения бычков. В послевоенные годы Г.П.Трифоновым (1955) проводились специальные наблюдения в Азовском море за размножением трех видов бычков: мартовика (*G. batrachosephalus* Pallas), кругляка (*G. melanostomus* Pallas) и рылика (*G. cephalus* Pallas). В работе приводятся данные о распределении нерестилищ этих видов в прибрежной зоне, о сроках инкубации икры и плодовитости. В.К.Расщеперин (1964) впервые проводил длительные экспериментальные наблюдения за нерестом бычка-кругляка. Опыты велись в течение всего периода размножения. В результате были получены достоверные сведения о количестве порций икры в течение нерестового сезона и уточнены данные о плодовитости этого вида.

Из морских рыб Черного моря около половины имеют демерсальную икру. С.Г.Крыжановский (1949) выделяет ряд экологических групп рыб с демерсальной икрой: литофилы, псаммофилы, фитофилы и др. В Черном море к литофилам относятся многие виды бычков, собачки, присоски, ласточки; к псаммофилам - смарида *Spicara smaris* (L.) и песчанка *Gymnammodytes cicerellus* (Rafinesque); к фитофилам - сарган *Belone belone euxini* Gunther и атерины *Atherina moschon pontica* Eichwald, *A. hepsetus* Linné. Сюда же относятся виды, откладывающие икру в специально устроенные гнезда (зеленушки). Демерсальная икра рыб, в отличие от педагогической, имеет плотную оболочку и довольно крупные размеры. У черноморских собачек форма икринок округлая, приплюснутая, у бычков - веретеновидная, грушевидная или яйцевидная.

Нерест морских собачек у крымского побережья происходит с середины апреля до конца сентября. Нерестилища располагаются в бухтах и узкой прибрежной полосе на мелководных с песчано-каменистым дном. Собачки избегают тех участков дна, которые зарастают растительностью или сильно замлены. Нерестилища *Bl. sagittolentus*, *Bl. pavo*, *Bl. sphenix* могут находиться в непосред-

ственной близости к берегу на глубинах от 0,5 до 1,5 м. *B1. tentacularis* откладывает икру на глубине 5 м и более. Самцы *B1. sanguinolentus* устраивают гнезда обычно под камнями. В период постройки гнезда самец тщательно очищает нижнюю поверхность камней от водорослей и грязи. Кладка икры имеет вид округлых желтоватых лепешек диаметром 10-15 см. Выявлена интересная особенность: более мелкие особи *B1. sanguinolentus* устраивают гнезда дальше от берега на глубине 5-10 м.

Постройка гнезд и их охрана осуществляется самцами собачек. В период нереста они "приобретают" брачный наряд. Брачный наряд самцов *B1. sanguinolentus* очень скромный: на коричнево-бурой голове появляются тонкие светло-фиолетовые полоски. Брачные наряды самцов *B1. ravo* и *B1. arhinx* более яркие и красочные. У *B1. ravo* в период нереста гребень на голове приобретает красную окраску, а на теле образуются сиреневые полосы. Брачный наряд появляется только в момент постройки гнезд или во время их охраны. Если перенести из моря в аквариум гнездо вместе с самцом, то его брачный наряд сохраняется. Когда камень с кладками убирали из аквариума, самец на следующий же день терял брачный наряд и принимал скромную серо-коричневую окраску самки. В летние месяцы у берега можно наблюдать самцов собачек без брачного наряда. Очевидно, брачный наряд самцов морских собачек, в отличие от бычков, зеленушек и других рыб, не сохраняется на весь нерестовый сезон, а только в период постройки и охраны гнезд и является сигналом, указывающим на наличие у этого самца готового гнезда и зрелых половых продуктов. Самец морских собачек со зрелыми половыми продуктами подготавливает гнездо и ярким брачным нарядом оповещает об этом самку. Привлечение самки в гнездо, откладка и оплодотворение икры происходит в дневное время и длится несколько часов. Процесс откладки икры в гнезде в естественных условиях моря наблюдался нами дважды в полуденное время.

Для литофильных рыб характерен очень высокий процент оплодотворения икры. Б.С.Москвин (1940) сообщает, что в период наблюдений он не обнаружил неоплодотворенной икры собачек. По нашим данным, оплодотворяемость икры в гнездах собачек так же равна 100%. Икрички располагаются в гнездах утолщенной стороной к субстрату; вторичная оболочка на этой стороне выделяет клейкое вещество, которое вместе с осевшими на нем различного рода взвешенными частицами образует твердую массу, плотно прикреп-

лящую икринки к камню, в результате чего они могут благополучно развиваться в прибойной зоне (Соин, 1961). При таком способе прикрепления только половина икринки омывается водой, и дыхание эмбриона осуществляется через эту часть оболочки.

Кладки икры собачек имеют вид округлых лепешек, где икринки расположены в один ряд плотно друг к другу. Обычно в одном гнезде находятся несколько (до пяти) охраняемых одним самцом кладок на разных стадиях развития. Следовательно, в одно гнездо самец привлекает несколько самок. Было замечено, что в гнездах бычков и собачек каждая новая кладка икры плотно прилегает к уже имеющимся кладкам, и, таким образом, получается сплошное "поле" икры, находящейся на разных стадиях развития. Если одна из кладок частично повреждена беспозвоночными и между икринками имеются пустые места, новая самка при откладывании икры старается заполнить эти пустоты. Часто встречаются гнезда, где между икринками с хорошо развитыми эмбрионами вкраплена икра, которая только начала развиваться.

В литературе нет данных о продолжительности эмбрионального периода черноморских собачек. На основании наблюдений за развитием икры собачек в море и экспериментальных условиях нам удалось установить сроки развития икры рыб трех видов: *B1. ravo*, *B1. sphinx*, *B1. sanguinolentus*. *B1. sanguinolentus* начинает нерститься первой среди черноморских собачек в середине апреля. Нерест продолжается до конца июня. Температура воды в период икрометания колеблется от 10 до 23°C. Инкубация икры при температуре 10 - 12°C длится около 20 суток. При повышении температуры до 17 - 23°C эмбриональное развитие этого вида сокращается до 12 суток. *B1. sphinx* и *B1. ravo* размножаются с июня по сентябрь, когда температура воды в прибрежной части моря колеблется от 18 до 25°C. Эмбриональное развитие *B1. ravo* при такой температуре длится в среднем 12 суток, а у *B1. sphinx* выдупление наблюдается через семь суток после откладки икры. В работах Москвина (1940), Георгиева, Александровой и Николова (1960) есть указания на порционное икрометание черноморских собачек. В частности, указывается, что *B1. sphinx*, *B1. ravo*, *B1. zwonimiri* и *B1. sanguinolentus* в течение нерестового сезона выметывает по три порции икринок. Нашими наблюдениями за нерестом собачек в море и аквариумах выявлено наличие большого количества порций икринок. Так, при содержании в аквариуме пары *B1. ravo* в течение двух меся-

откладка новой порции наблюдалась регулярно через каждую неделю. Следовательно, за весь нерестовый сезон, который длится у этого вида три месяца, может быть выметано свыше десяти порций. По нашим наблюдениям, количество икринок в каждой отдельной порции у собачек различных видов коррелируется заметнее всего с размерами самок. Самки наиболее крупной *B1. sanguinolentus* за один раз откладывают в среднем 3200 икринок, самки *B1. ravo-* около 1500, а самая маленькая собачка *B1. sphinx* откладывает за один раз 700 икринок.

Нерест различных видов *Gobiidae* в Черном море длится с марта по сентябрь. Температура воды в прибрежной зоне в период икрометания бычков колеблется от 6 до 25°C. В Черном море размножается 25 видов бычков. Экология нереста у всех видов различная. Бычок-травяник *G. orphicephalus* в качестве нерестового субстрата использует растительность. Мелкие бычки рода *Pomatoschistus* откладывают икру в пустые раковины моллюсков, остальные - на камни и другие подводные предметы. Нерестилица бычков располагаются у открытых берегов и в бухтах; для гнезд используются россыпи камней, расщелины скал и подводные предметы.

Нами проведены наблюдения за нерестом кругляка в Черном и Азовском морях. Его нерестилица представляют собой песчаные отмели со значительным количеством мелких и крупных камней. В большинстве случаев гнезда располагаются на нижней поверхности камней и напоминают соты. Изредка бычок-кругляк откладывает икру в расщелины скал или сверху на камни. При постройке гнезда самец вырывает углубление под камнем и тщательно очищает его нижнюю поверхность от ила или остатков растений. Поверхностный слой песка или ила укрепляется в гнезде секретом придаточных половых желез (Ильин, 1949). Дно и стенки такого гнезда как бы оцементированы, икринки в нем меньше заораются.

Бычки имеют покровительственную окраску тела, гармонирующую с фоном морского дна. Они окрашены в буроватые, рыжие или серые тона, с комбинацией бурых, коричневых и желтых полос и пятен. В период нереста самцы приобретают брачный наряд: темнеют и становятся грязно-серыми (*G. sobitia*) или совершенно черными (*G. niger*). Рыбаки называют таких бычков - угольщиками. На фоне дна черные бычки хорошо заметны, - их окраска из покровительственной превращается в предостерегающую. Назначение

такой окраски не только в привлечении особей того же вида, но и отпугивании врагов. По мнению Г.П.Трифоновца (1955), «брачный наряд бычков может включать: предохраняющие или угрожающие признаки, обеспечивающие встречу самцов и самок в период нереста и стимулирующие признаки, вызывающие физиологическую готовность к нересту». В период нереста самец бычков сохраняет гнездо, смело нападая на приближающихся к гнезду рыб и беспозвоночных. Для отпугивания врагов самцы при приближении опасности принимают угрожающую позу: расправляют грудные плавники, открывают рот. У самок некоторых видов к началу нерестового сезона появляются вторичные половые признаки: у песочника увеличиваются грудные и спинной плавники. Самцы этого вида в момент опасности пугают своих врагов внезапным минимым увеличением объема тела, расправляя свои большие плавники. В нерестовый период у самок бычков по краю грудных плавников появляется яркая кайма: у кругляка-белая, у *G. cobitis* - голубая, у песочника - оранжево-желтая. Такие полосы образуются в момент подготовки гнезда и являются сигналом, свидетельствующим о готовности самца к нересту. У некоторых видов бычков брачный наряд слабо выражен, например у ширмана (*G. surman Nordmann*) ; у самок двух видов мартовика и травника брачный наряд вообще отсутствует.

Как правило, брачная окраска всегда выражена у рыб, которые нерестятся днем, и отсутствует или слабо выражена у рыб, нерестящихся ночью (Никольский, 1963). У бычков, как и у собачек, откладка икры происходит в светлое время суток. Нам удалось наблюдать процесс откладки икры несколькими парами бычка-кругляка. Икрометание происходило в первую половину дня в штилевую погоду и продолжалось несколько часов. В момент нереста самка и самец попеременно поворачивались брюхом вверх и медленно ползали по камню, трепеща плавниками и плотно прижимаясь к нему. К полудню нерест заканчивался и во вторую половину дня оба производителя неподвижно сидели в гнезде, как бы отдыхая. На следующий день самец остался в гнезде один и охранял развивающуюся икру до выклева.

У бычков, как и у собачек, наблюдается очень высокий процент оплодотворения икринок, близкий к 100. Неоплодотворенные икринки (до 10 - 15) можно обнаружить лишь в отдельных гнездах бычков.

## НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ИКРИНОК И ЛИЧИНОК МОРСКИХ СОБАЧЕК И БЫЧКОВ

Икринки и личинки собачек и бычков имеют интересные морфологические особенности и приспособления. Кладки икры собачек напоминают светлые лепешки, каждая икринка прилегает вплотную одна к другой, при этом икринки располагаются всегда в один ряд. У всех черноморских собачек икринки сверху немного приплюснуты и имеют слабо эллиптическую форму. Верхняя часть оболочки прозрачная, нижняя — утолщенная, полупрозрачная. При икреметании клейкой становится только утолщенная часть оболочки, в результате чего все икринки приклеиваются к субстрату нижней стороной. Желток однородный, с большим количеством мелких жировых капель. В икринках имеются жироподобные включения, бесцветные или сиреневато-фиолетовые. В период развития зародыша на поверхности желточного мешка появляются черные пигментные клетки, исчезающие к моменту выклева личинок. У развивающихся эмбрионов на желточном мешке появляется густая сеть кровеносных сосудов — дополнительный орган дыхания. Из икринок выклеваются вполне развитые личинки: глаза у них крупные с рефлекторами, челюсти вполне оформлены и подвижны, основным органом движения являются большие грудные плавники. Уже на вторые сутки после выклева личинки начинают самостоятельно питаться.

Икринки и личинки *Bl. pavo*, *Bl. ocellaris*, *Bl. galerita* из Средиземного моря описаны в многочисленных работах Л.В. Бирна (Вугле, 1902) и Г.Циприа (*Cipria*, 1936, 1938). Сведения об икринках двух видов (*Bl. sphinx* и *Bl. pavo*) из Черного моря содержатся в работах Б.С. Москвина (1940) и о личинках вида *Bl. sphinx* — в работе С.Г. Соина (1961). В.А. Водяницкий и И.И. Казанова (1954) приводят несколько рисунков личинок черноморских собачек без указания их видовой принадлежности. Так как сведений о систематических признаках икринок и личинок морских собачек в литературе очень мало, а в последующих разделах монографии рассматриваются некоторые экологические особенности (распределение, питание) отдельных видов, мы даем описание основных отличительных признаков икринок и личинок пяти наиболее часто встречающихся в планктоне видов: *Bl. sanguinolentus*, *Bl. pavo*, *Bl. sphinx*, *Bl. tentacularis* и *Bl. galerita*.

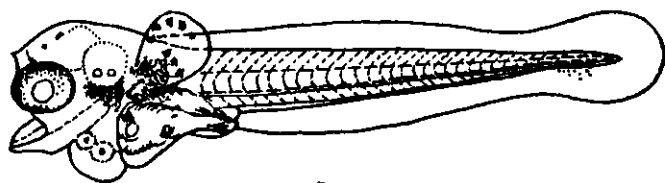
Видовая принадлежность икры, собранной в море, определяется по самцам, охраняющим гнезда. Икринки разных видов черно-

морских собачек имели диаметр от 0,75 до 1,35 мм. У более крупных видов собачек, как правило, отмечалась более крупная икра.

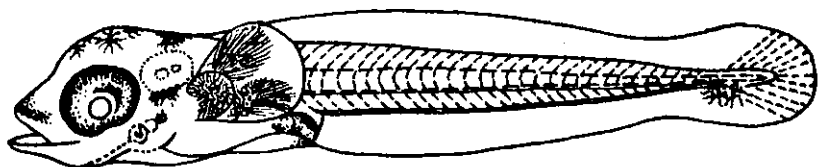
У наиболее крупной черноморской собачки *Bl. sanguinolentus* диаметр икринок 1,2 - 1,35 мм. Сверху икринки слегка приплюснуты, как у всех собачек. Желток светло-желтого цвета с многочисленными светлыми каплями жира. В желтке имеются включения в виде сиреневых капель. В период эмбрионального развития на поверхности желточного мешка появляются многочисленные темные пятна, каждое из которых образуется несколькими звездчатыми меланофорами. Выклюнувшиеся личинки *Bl. sanguinolentus* имеют длину 3 мм, тело прогонистое, антеанальное расстояние составляет в среднем 35% длины тела (рис. 19, а). Личинки этого вида хорошо отличаются от личинок собачек других видов своеобразной пигментацией тела и плавников. Грудные плавники у них интенсивно пигментированы, первоначально точечными, позднее звездчатыми меланофорами. На голове имеется цепочка черных пигментных клеток, которая располагается от края верхней челюсти к орбите глаза (рис. 19, б). У личинок длиной 5 мм грудные плавники трапециевидной формы, а темный рисунок на них напоминает силуэт бабочки. Несколько темных пигментных клеток просматривается на хвостовом стебле.

*Bl. ravo* имеет также крупную икру диаметром 1,1 - 1,3 мм. Желток в икринках розового цвета с большим количеством желто-оранжевых жировых капель и включениями сиреневого цвета. В период эмбрионального развития на поверхности желтка появляются крупные скопления меланофоров, похожие на черные кляксы, исчезающие перед выклевом. Выклюнувшиеся личинки имеют длину от 3,0 до 3,2 мм. Тело прогонистое, антеанальное расстояние составляет 30% общей длины тела; грудные плавники большие, веерообразные. Личинки *Bl. ravo* очень похожи на личинок *Bl. tentacularis*. Отличительным признаком является черное пигментное пятно, расположенное на внутренней стороне оснований грудных плавников, и отсутствие у мелких личинок пигментных клеток на голове (рис. 20, а, б).

Икринки *Bl. tentacularis* мельче (0,74 - 0,80 мм). Желток светло-желтый с несколькими светлыми каплями жира. При развитии икринок на желтке появляется сетка звездчатых меланофоров. Личинки при выклеве имеют размеры около 2,7 мм. Тело прогонистое, антеанальное расстояние составляет 30 - 32 % общей длины тела, грудные плавники большие, веерообразные. Личинки

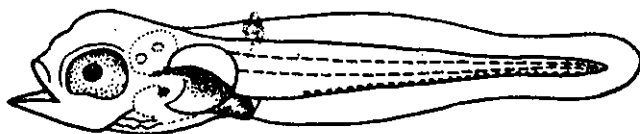


а

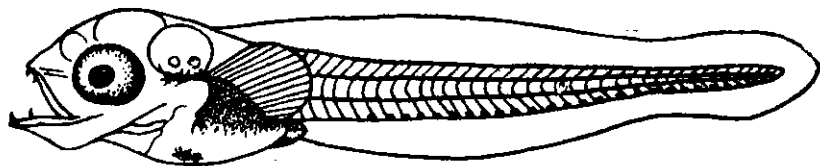


б

Рис. 19. Личинки *Blennius sanguinolentus* :  
а - 4,4 и б - 5,6 мм.



а



б

Рис. 20. Личинки *Blennius pavo* :  
а - 3,4 и б - 4,5 мм.

*Bl. tentacularis* легко отличаются от личинок других собачек отсутствием пигмента на грудных плавниках. Имеется только один пигментный ряд на брюшной стороне тела. /рис.21/.

Наиболее мелкую икру имеет *Bl. sphinx*. Диаметр икринок этого вида равен 0,65 - 0,74 мм. желток ярко-желтого цвета. В период эмбрионального развития на поверхности желтка появляются черные точечные пигментные клетки, превращающиеся на стадии зародышевой полоски в крупные звездчатые. Икринки содержат одну жировую каплю диаметром 0,2 мм. Из икринок выклевываются мелкие личинки размером 2,4 - 2,5 мм, которые, в отличие от личинок других собачек, имеют довольно длинное туловище, составляющее 40% общей длины тела /рис.22/. Грудные плавники большие округлые, доходят до ануса. У личинок размером 5 мм появляется пигмент на основаниях грудных плавников, а затем - и на плавниках.

Сравнительно редко в планктоне Черного моря встречаются личинки *G. galerita*. Икринки этого вида описаны Ф. Гуителем /Guitel, 1893/. Икринки уплощенные, диаметром 1,1 мм, желтого цвета. Из икринок выклевываются мелкие личинки 2,3 мм длиной с большими округлыми грудными плавниками. Личинки легко отличаются интенсивной пигментацией головы и плавников. На грудных плавниках пятна располагаются вдоль лучей. Густо пигментированы меланофорами кишечник и нижняя часть головы. Личинки этого вида имеют наиболее крупные грудные плавники по сравнению с личинками других собачек. Если у личинок всех других видов грудные плавники доходят только до ануса, то у личинок *G. galerita*, длиной от 3 мм и более они заходят далеко за анус /рис.23/. Мальки размером 15 - 20 мм имеют длинные грудные плавники и напоминают летучих рыб.

Неоплодотворенные икринки бычков имеют шаровидную форму с оболочкой, плотно прилегающей к поверхности. Через несколько минут после оплодотворения оболочка икринки набухает, удлиняется и принимает характерную для этого вида веретеновидную, грушевидную или яйцевидную форму. При откладке в гнезде вторичная оболочка сползает, образуя вокруг микроциле пучок спутанных нитей, которыми икринка прикрепляется к субстрату.

Благодаря удлинённой форме и указанному способу прикрепления икринок кладка занимает небольшую площадь, что облегчает самцу охрану гнезда.

Икринки изученных черноморских бычков по морфологическим признакам можно распределить на три группы. К первой относятся икринки бычков средиземноморского происхождения рода *Gobius*. Это некрупная (от 1,0 до 3,6 мм по большому диаметру) полиплазматическая икра. Форма икринок веретеновидная или удлинённоовальная, оболочка тонкая, желток светло-желтого цвета, без оформленных капель жира. Наиболее мелкую икру из этой группы имеет *G. niger* (1,6 x 0,4 мм). У *G. ophiocerphus* - несколько крупнее (2,2 x 0,8 мм); у *G. paganellus* икра примерно такого же размера (2,6 x 0,8 мм). Наиболее крупные икринки имеет *G. cobitis* (3,6 x 1,0 мм).

Ко второй группе относятся икринки некоторых солоноватоводных видов. В эту группу входят три четверти количества черноморских бычков, в частности такие многочисленные виды как *G. batrachocerphalus*, *G. zygma*, *G. melanostomus*. Икра этих бычков олигоплазматическая, крупная (4,0 - 5,0 мм по большому диаметру), эллипсоидной формы. Верхняя часть икринки конусообразная, нижняя часть - сплющена в виде площадки. Оболочка икринок толстая и плотная.

Третья группа икринок наблюдается у бычков рода *Posanichistus*. Икринки мелкие (1,0 x 0,9; 1,0 x 0,8 мм), полиплазматические, грушевидной формы, с тонкой прозрачной оболочкой.

Все бычки откладывают икру на камни или в пустые раковины моллюсков. Икринки тесно примыкают друг к другу, но располагаются в один ряд. При таком расположении между соседними икринками остаются значительные промежутки, в которых свободно циркулирует вода, смывая икринки со всех сторон. Ранние стадии развития черноморских бычков изучены недостаточно. До сих пор неизвестны видовые признаки икринок и личинок многих видов бычков. В настоящей работе рассматриваются ранние стадии развития бычков, имеющих стадию пелагической личинки.

У берегов Крыма в планктоне обнаружены пелагические личинки

четырёх видов бычков: *A. minuta*, *G. niger*, *P. minutus* и *P. micros*. Описание видовых признаков личинок дано Петерсеном (Petersen, 1919).

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЛИЧИНОК

Первые обстоятельные данные о распределении личинок бычков и морских собачек в Черном море содержатся в работах Э.М.Пчелиной (1936, 1940). По наблюдениям автора, личинки бычков, в основном *G. niger*, являются постоянными компонентами планктона в теплое время года (с мая по сентябрь). Их количество в уловах неравномерно; очень часто они встречаются в единичных экземплярах. В указанных работах приводится также описание личинок, сроков нереста и нахождения в планктоне нескольких видов морских собачек.

Данные о распределении личинок бычков вдоль всего побережья Черного моря, от Одессы до Батуми, приведены в работе Г.В.Деник и Р.М.Павловой (1950). Наиболее многочисленными в планктоне, по их данным, были личинки *G. niger*, встречавшиеся в уловах с середины июня до середины сентября. Большие скопления личинок этого вида найдены в северо-западной части Черного моря и Каркинитском заливе. Авторы отмечают, что в уловах обнаруживаются единичные личинки *P. minutus elongatus*, которые встречаются в июле в Каркинитском заливе и сентябре - в северо-западной части Черного моря. Отмеченные авторами случаи нахождения в планктоне личинок мартовика и кругляка сомнительны. Личинки мартовика длиной 8,5 - 11,5 мм встречались, по их данным, в июле, в то время как этот вид нерестится значительно раньше - в марте - апреле (Москвин, 1940; Ильин, 1949; Трифонов, 1955; Калинина, 1965); к июлю молодь достигает больших размеров и живет у дна. Встречаемость в уловах личинок кругляка размером 3,4 - 4,3 мм также вызывает сомнение, так как выклевывающиеся личинки имеют величину 6,4 - 6,6 мм и сразу после выклева опускаются в придонные слои.

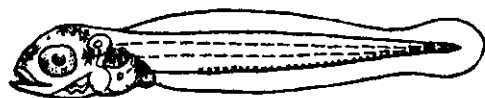
Подробные данные о размножении бычков и собачек, о времени нахождения в планктоне личинок у побережья Болгарии содержатся в работе Ж.Георгиева, К.Александровой, Д.Николова (1960). Авторы приводят также ориентировочные данные о численности личинок рыб этих семейств. К сожалению, в работе указанных авторов нет описания морфологических отличительных признаков личинок.

Наши наблюдения по распределению и численности личинок быч-

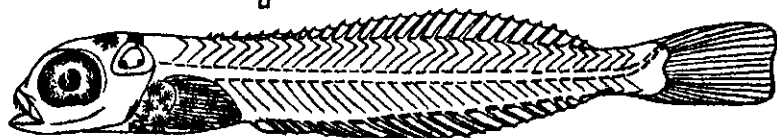
ков и собачек проводились в июле 1959 г. и в 1960-1962 гг. с мая по сентябрь в прибрежной зоне (от 2,5 до 10 миль от берега) в р-не Камышовой бухты у Севастополя, а также в июле 1963 г. в открытом море по разрезу от Севастополя до Сочи.

По данным Б.С.Москвина (1940), Ж.Георгиева, К.Александровой, Д.Николова (1960), стадию пелагической личинки проходят пять видов бычков, обитающих в Черном море: *Aphia minuta*, *P. minutus elongatus*, *P. microps leopardinus*, *G. niger* и *G. ophiocephalus*. В наших материалах наиболее многочисленными были личинки *G. niger* и *Gomatoschistus* sp., которых до вида определить не удалось. В единичных экземплярах встречались личинки *Aphia minuta*. Личинки *G. ophiocephalus* в уловах не обнаружены.

В периоды наших наблюдений в планктоне встречались личинки морских собачек *Bl. sanguinolentus*, *Bl. tentacularis*, *Bl. sphinx*, *Bl. pavo*, *C. galerita*.

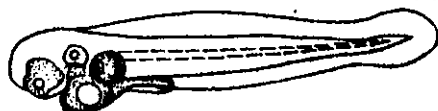


а

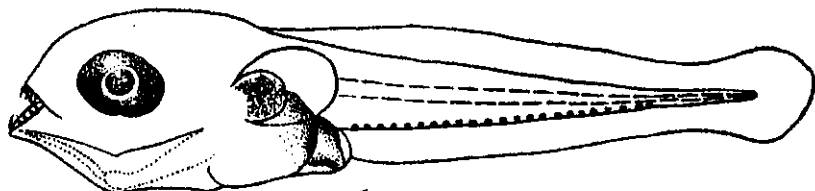


б

Рис. 21. Личинки *Blennius tentacularis*:  
а - 5,8 и б - 8,6 мм.



а



б

Рис. 22. Личинки *Blennius sphinx*:  
а - 2,4 и б - 5,2 мм.

Личинки *Bl. ocellaris*, *Bl. trigloides* и *Bl. zvonimiri* в уловах не найдены.

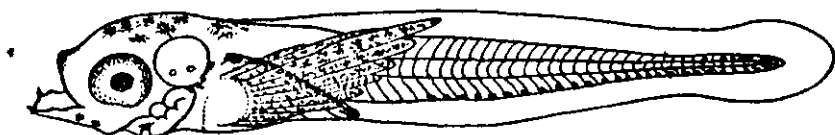


Рис. 23. Личинка *Conger blennioides* (4,9 мм).

У побережья Болгарии личинки *Bl. zvonimiri* встречаются в единичных экземплярах в июне - августе; нахождение личинок *Bl. trigloides* и *Bl. ocellaris* также не отмечено (Георгиев, Александрова, Николов, 1960).

Нерест бычков и собачек в Черном море начинается весной с повышением температуры воды. В апреле при температуре воды 9 - 11°C личинки бычков и собачек в планктоне, как правило, не встречаются. В конце апреля начинается нерест *Bl. sanguinolentus*. Но так как развитие икры этого вида при указанной температуре длится около двух недель, личинки начинают появляться в планктоне только в мае. Нерест заканчивается раньше, чем у всех других морских собачек, - к концу июня.

В мае температура воды в прибрежной части моря повышается до 15 - 16°C. В планктоне появляются личинки бычков (*Pomatoschistus minutus elongatus*, *P. microps leopardinus*) и личинки собачек вида *Bl. pavo*. Численность их в это время еще незначительна; в одном десятиминутном горизонтальном лове насчитывается несколько экземпляров собачек и бычков.

В июне температура воды в прибрежных районах у Севастополя достигает 18 - 20°C. Видовой состав личинок бычков остается без изменения, а численность их несколько увеличивается (табл. 3). В конце июня появляются кладки *G. niger*. В это же время продолжается нерест *Bl. sanguinolentus* и *Bl. pavo* и начинают размножаться другие виды морских собачек - *Bl. sphinx*, *Bl. tentacularis*, *C. galerita*. Численность личинок морских собачек в июне очень мала (табл. 33).

В июле температура воды у берегов повышается до 25 - 26°C. Интенсивный нерест морских собачек и бычков продолжается. В

## Численность личинок бычков и собачек в планктоне

Район и период наблюдений	Количество личинок (экз/м <sup>2</sup> в слое 25 - 0 м)	
	бычки	собачки
Камышовая бухта, 1959, УП	3,6	5,6
Камышовая бухта, 1960, У1	1,1	0,06
То же, УП	3,6	1,7
" " УШ	4,9	2,2
Камышовая бухта, 1961, У1	3,1	1,0
То же, УП	8,8	7,7
" " УШ	9,3	1,7
Камышова бухта, 1962, У1	1,7	0,5
То же, УП	4,1	3,9
" " УШ	6,8	10,2
Открытое море, 1963, УП	2,4	0,1

планктоне в значительном количестве появляются личинки *G. niger*, встречаются личинки *Paratoschistus* sp., в единичных экземплярах попадают вуловах личинки *A. minuta*. Общая численность личинок бычков в прибрежном районе увеличивается до 4 - 9 экз/м<sup>2</sup> (в слое 25 - 0 м). В отдельных уловах численность личинок бычков в июле достигает 80 - 112 экз/м<sup>2</sup>.

В июле попадают личинки морских собачек четырех видов: *Bl. ravo*, *Bl. tentacularis*, *Bl. sphinx* и *S. galerita*. Перест *Bl. sanguinolentus* к июлю заканчивается, в планктоне иногда встречаются мальки (20 - 25 мм), ведущие преимущественно придонный образ жизни. Численность личинок морских собачек в июле близка к общей численности личинок бычков (2 - 8 экз/м<sup>2</sup> в слое 25 - 0 м). На некоторых станциях под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря в слое 25 - 0 м насчитывалось до 50 - 90 личинок морских собачек.

Ициболон многочисленны в июле, как и другие месяцы, личинки *Bl. tentacularis*, составляющие до 70% общего количества личинок собачек. Второе место по численности среди морских собачек занимает *Bl. sphinx*.

В августе при температуре воды 22 - 24°C у берегов в р-не Омьютанпола продолжается интенсивный нерест *G. niger*, *Pomatoschistus* sp., *Bl. sphinx*, *Bl. tentacularis*, *Bl. pavo* и *S. kalerita*. Численность личинок бычков и собачек в планктоне в августе остается высокой (см. табл. 33).

В сентябре в прибрежных районах наблюдается понижение температуры воды до 17 - 18°C и постепенное снижение интенсивности нереста бычков и собачек. В начале сентября в планктоне еще встречаются личинки всех видов бычков и собачек, которые отмечались для июля и августа, но в это время они вылавливаются уже в единичных экземплярах. В конце сентября нерест бычков и собачек заканчивается, их личинки исчезают из планктона. Дольше всех видов в планктоне наблюдаются личинки *Pomatoschistus* sp.

Как и личинки других теплолюбивых видов, личинки бычков и собачек распределяются по вертикали во всем теплом слое до слоя температурного скачка. Однако наблюдается некоторое тяготение личинок собачек к поверхностному горизонту, а личинок бычков, напротив, - к нижележащим слоям, в частности, по нашим данным, к горизонту 10 м (табл. 34).

Личинки всех видов бычков и собачек обитают преимущественно в прибрежных районах и очень редко в единичных экземплярах встречаются на расстоянии 10 - 15 миль от берега. Однако в пределах прибрежной зоны (2,5 - 10 миль от берега) выявляется некоторая разобщенность в распределении отдельных видов. Так, личинки *Bl. sphinx* держатся, в основном, в мелководных районах, в непосредственной близости к берегу, а личинки *Bl. tentacularis* вскоре после выклева приобретают способность к активным направленным движениям, отходят от берегов и распределяются над сравнительно большими глубинами.

#### ВЫЖИВАНИЕ ИКРЫ ЧЕРНОМОРСКИХ СОБАЧЕК И БЫЧКОВ

До настоящего времени развитие донной икры в естественных условиях изучалось, главным образом, на рыбах, размножающихся в пресных водах: реках, ручьях и озерах. Наблюдения за выживанием икры лососевых сводятся к подсчету живых и мертвых икри-

Т а б л и ц а 34

Вертикальное распределение личинок бычков  
и собачек (в экземплярах на один горизонтальный десяти-  
минутный лов)

Район и период наблюдений	Бычки		Собачки	
	количество личинок по горизон- там			
	0	10	0	10
Камышовая бухта, 1960, У1	2,2	2,6	2,5	1,4
То же, УП	2,4	3,9	3,2	3,7
" " УШ	1,5	6,8	6,3	5,6
" " IX	2,8	2,3	5,4	4,3
Камышовая бухта, 1961, У1	3,3	4,9	3,2	3,7
То же, УП	10,7	7,1	23,1	15,9
" " УШ	1,0	2,8	5,8	3,3
Камышовая бухта, 1962, У1	5,1	8,6	4,7	4,0
То же, УП	7,4	14,0	7,3	8,1
" " УШ	2,0	4,0	9,5	18,5
Среднее	3,8	5,7	7,1	6,8

нок в гнездах в течение всего периода эмбрионального развития. Несмотря на то что развитие икры лососевых длится несколько месяцев, по наблюдениям многих исследователей, значительное количество отложенной икры благополучно проходит свое развитие. Так, по данным И.И.Кузнецова (1937), выживаемость икры кеты в дальневосточных реках составляет 50%. Средняя выживаемость икры кумжи в реках Прибалтики равна 64,2% (Крусель, 1958). В некоторых реках Канады отход икры лососевых при развитии в естественных условиях составляет всего 22% (Donald, 1960).

Относительно выживания донной икры морских рнб сведений очень мало. Можно назвать работу Б.И.Ротшильда (Rothchild, 1961) по исследованию выживания икры американской корюшки. Несмотря на небольшие размеры тела, корюшка выметывает от 3 до 13 мл. икринок. Выживание, по наблюдениям автора, за период инкубации составило 5%, и выход личинок от каждой нерестившейся самки в среднем был равен 75 000 экземпляров.

Охраняемую донную икру откладывают такие многочисленные морские рыбы, как терпуги, зубатки, морские бычки и морские собачки, однако об условиях инкубации их икры в море известно немного. Наблюдения за кладками бычка-кругляка в Азовском море проводились Г.И.Трифоновым (1955). Автор приводит значительный процент выклева личинок из икры кругляка. "Из просмотренных 70 гнезд, - пишет Трифонов, - только 25,7% оказались в той или иной степени объединенными" (стр. 25). По данным С.Г.Соина (1963), в необсыхающей береговой зоне Белого моря в течение 33 - 35 дней инкубации икринок беломорской сельди процент гибели был равен 5, в обсыхающей - 66, а по наблюдениям В.К.Расщеперина (1964), у бычка-кругляка в период инкубации в море стадии выклева достигают 72,9% икры.

Наблюдения за выживанием икры бычков и морских собачек проводились нами в течение трех лет у берегов Крыма и в Азовском море, в р-не м.Казантип. Наблюдения за нерестом и выживанием икры в море бычка-кругляка проводились летом 1963 и 1964 гг. Просмотр наблюдаемых гнезд производился через день. Камень с икрой осторожно переворачивался, отмечалось количество кладок в каждом гнезде, стадия развития икры в каждой кладке, наличие или отсутствие самца около гнезда и количество беспозвоночных в гнезде. Как уже указывалось выше, икра бычков очень плотно прикрепляется к субстрату, и при выклеве или при объединении икринок беспозвоночными нижняя часть оболочки икринок остается на камне в виде беловатого колпачка. В период развития часть икринок в гнезде по каким-либо причинам погибает, желток в них становится мутным и непрозрачным. Погибшие икринки отрываются от субстрата не сразу, а в течение нескольких дней остаются в кладке. Проверяя регулярно гнезда, можно учесть количество мертвых икринок и, по оставшимся на камне колпачкам, подсчитать количество объединенных икринок. Процент выживания определялся отношением количества всех живых икринок в кладке накануне их выдупления к первоначальному количеству. Некоторые кладки соскабливались для подсчета живых и мертвых икринок в лабораторных условиях. Нами были проведены наблюдения над 106 кладками кругляка: над 25 кладками наблюдения начаты на этапе дробления и гастрюляции, над 34 - на стадии непигментированного зародыша и над 47 кладками - на стадии пигментированного эмбриона. 10 гнезд бычков наблюдались в течение всего инкубационного периода с момента откладки икры и до выклева.

На выживание донной икры в море оказывают влияние различные абиотические и биотические факторы. Среди абиотических факторов наиболее важным является заиливание гнезд в результате штормов и нагонных ветров, вызывающих размыв берегов. Сильные сгонные ветры также отрицательно влияют на выживание донной икры, так как они ведут к обмелению прибрежных нерестилиц и частичному обсыханию гнезд.

Наблюдения, проведенные в мае 1963 г. на нерестилице кругляка в прибрежной зоне на глубине 0,5 - 1,5 м, показали, что после сильного нагонного ветра 13% гнезд погибли полностью, в 40% гнезд погибла половина икринок, а в остальных - количество мертвой икры составило около 20%. В тихую погоду гибель икринок от заиливания не наблюдалась, так как оамцы постоянно находятся в гнездах и движением плавников вентилируют воду и очищают икринки от загрязнения. По наблюдениям в мае 1963 г., в гнездах бычка-кругляка погибшие от заиливания икринки составили 7% всей отложенной икры (табл. 35).

Т а б л и ц а 35

Выживание икры черноморских Gobiidae и Blenniidae в море (в %)

Район и период наблюдений	В и д	Количество отложенной икры	Количество икры, погибшей от заиливания	Выживание икры
Азовское море, май, 1963	<i>Gobius melanostomus</i>	19,5	7,5	73,0
Черное море, май, 1964	То же	12,0	-	88,0
Черное море, июнь-август, 1963	<i>Blennius pavo</i>	-	-	100
Черное море, июнь-август, 1964	То же	-	-	100
Черное море, июнь-август, 1963	<i>Blennius sphinx</i>	-	-	100
Черное море, июль-август, 1964	То же	-	-	100
Черное море, май, 1963 и май, 1964	<i>Blennius sanguinolentus</i>	10,7	8,8	80,5

Было замечено, что во время шторма самцы бычков покидают свои гнезда и отходят на большие глубины. После шторма они снова возвращаются к своим кладкам и очищают их от загрязнений. Те кладки, в которых сохранилось меньше половины живой икры, как правило, самцы объедают и затем очищают камень. На следующий день самец загоняет в гнездо новую самку и на очищенном камне появляется новая кладка. То обстоятельство, что самцы уничтожают поврежденные кладки очень показательно. Оно наталкивает на мысль, что у кругляка в прибрежной зоне не хватает нерестовых площадей.

Важным абиотическим фактором, влияющим на развитие икры, является температура. Икра многих литофильных рыб Черного моря является эвритермной. Нерестовый период бычков значительно растянут, в связи с чем он происходит при широком диапазоне температур. Так, нерест кругляка начинается весной при 10-14°C, а в разгар лета температура воды на нерестилищах достигает 24-26°C. Суточные колебания температуры на нерестилищах также велики и, по нашим наблюдениям, могут достигать 3-5°C, но пагубного влияния на развитие икры температурные колебания не оказывают. Основной причиной гибели икры бычков является выедание ее беспозвоночными: креветками, крабами, морскими тараканами и рыбами. Креветки (*Leander*) постоянно держатся на нерестилищах бычков. Как только самец бычка отходит от гнезда, креветки немедленно забираются на кладку и поедают икру. В тех случаях, когда кладки оставались без самцов, креветки за несколько часов их полностью объедали. На нерестилищах бычков в Азовском море креветки отсутствовали, но в каждом гнезде, даже в охраняемых, встречались морские тараканы (*Idothea*) и бокоплавы (*Gammaridae*). Морские тараканы, как правило, выедают в гнезде с края по 3-5 икринок, оставляя характерные луночки. Ущерб, причиняемый беспозвоночными в охраняемых гнездах, не превышает 5% общего числа икринок; неохраняемые кладки выедаются до 50%. В какой степени опасны для донной икры бокоплавы неизвестно, но некоторые исследователи (Трифонов, 1955) считают их вредителями. Поедание икры крабами на нерестилищах у берегов не наблюдалось. На нерестилищах, удаленных от берега, по наблюдениям В.К. Расщеперина, крабы объедают до 42% отложенной икры кругляка.

В десяти гнездах кругляка, за которыми наблюдения проводились ежедневно от момента откладки до выклева, выживание икры

составило 73%. В Черном море в бухте Омега, где, в отличие от Азовского перестилища, не наблюдалось размывания берегов и заиления кладок, выживание икринок кругляка составило 38%. Следовательно, по наблюдениям, проведенным в Черном и Азовском морях, в гнездах бычка-кругляка смертность икры в период инкубации в море составляет 12-27%. Из общего количества погибшей икры кругляка 72,4% съедено беспозвоночными и рыбами; остальная икра погибла от заиления.

В течение летнего сезона 1963 - 1964 гг. проводились исследования выживания икры трех видов черноморских собачек: *B1. sanguinolentus*, *B1. sphinx*, *B1. ravo*. Экология нереста у этих трех видов различна. *B1. sanguinolentus*, подобно бычкам, откладывает икру на нижнюю сторону камней, предварительно очищая нижнюю поверхность камня. Наблюдения за выживанием икры *B1. sanguinolentus* проведены на 29 гнездах. Над тремя гнездами наблюдения велись от момента откладки икры до выклева эмбриона, за пятью - со стадии неподвижного эмбриона и за двадцатью одним - со стадии подвижного эмбриона. Максимальное количество икринок в кладке было 4400, минимальное - 2500. В одном гнезде наблюдалось несколько (от 3 до 5) кладок икры, и охранялись они одним самцом. Из всех наблюдаемых нами кладок ни одна за время наблюдений не была объедена полностью. Из общего числа всей отложенной икры количество объеденной составило 10,7%, в 65% гнезд обнаружена мертвая икра, процент которой от общего числа икринок составил 8,8. Следовательно, при инкубации в море икры *B1. sanguinolentus* в течение 11-12 дней благополучно развивается в прибрежной зоне и достигает выклева около 80% всей отложенной икры.

На выживание икры собачек так же, как и на выживание икры бычков, оказывают влияние сгонные и нагонные ветры. В начале мая 1963 г. наблюдалась штормовая погода, после которой в бухте Омега из 12 наблюдаемых гнезд *B1. sanguinolentus* пять оказались поврежденными и именно кладки, располагавшиеся вблизи от берега, в зоне прибоя. Они подвергались заилению и половина икринок в них погибла. В остальных семи кладках после штормовой погоды количество мертвой икры оказалось в обычных для этого вида пределах (около 5%).

Икра морских собачек активно "атакуется" креветками. Кладка икры собачек без самца через несколько часов объедается ими частично. *B1. sphinx* и *B1. ravo* занимают для своих гнезд, как пра-

вило, узкие расщелины камней и скал. Самцы в период инкубации икринок все время находятся в норке или около нее, бдительно охраняют от беспозвоночных, а при более серьезной опасности сами прячутся в норку. Такое надежное убежище делает неуязвимым и самца, и икру, - обследование всех норок с кладками этих двух видов показало полное отсутствие мертвой икры и ее 100%-ное выживание в течение всего периода инкубации.

Таким образом, несмотря на продолжительный период инкубации икры черноморских бычков и собачек в море (от 6 до 20 дней), выклева достигают, по нашим данным, 73-100% отложенных икринок. Из погибших около 3/4 икринок выедаются хищными беспозвоночными и рыбами и 1/4 погибает от заиления при штормовой погоде. У собачек, откладывающих икру в норки, отхода икры при развитии не наблюдается.

#### В ы в о ы

1. Черноморские собачки и бычки характеризуются индивидуальным своеобразием экологии размножения. Все виды этих семейств откладывают донную икру и тщательно ее охраняют от различных внешних воздействий.

2. Многие самцы собачек в период нереста приобретают брачный наряд, служащий для привлечения самки и сигналом, указывающим на наличие у него готового гнезда. Назначение брачного наряда бычков не только в привлечении самки, но и в отпугивании врагов.

3. Нерест собачек и бычков начинается весной и продолжается в течение всего лета. Первой из морских собачек начинает нереститься *Bl. sanguinolentus* (с середины апреля). В июне в нерест вступают другие виды собачек. Нерест различных видов бычков в Черном море происходит с марта по сентябрь.

4. Личинки некоторых видов собачек и бычков появляются в планктоне в мае. Численность их в это время очень мала. Они встречаются в единичных экземплярах. С середины июня количество собачек и бычков в планктоне возрастает, достигая максимума в июле и августе.

5. В летнее время в планктоне Черного моря закономерно встречаются личинки пяти видов собачек (*Bl. sanguinolentus*, *C. galerita*, *Bl. pavo*, *Bl. sphinx*, *Bl. tentacularis*) и четырех видов бычков (*G. niger*, *A. minuta*, *P. minutus*, *P. microps*). Наибольшую численность образуют личинки *Bl. tentacularis*, *Bl. sphinx*, *G. niger*, *Tomatoschistus* sp.

6. Охрана гнезд или кладок икры самцами бычков и собачек обеспечивает высокое выживание икринок. У некоторых видов (*Bl. aphinx*, *Bl. ravo*) стадии выклева достигают 100% развивающихся икринок.

7. На развитие икры и бычков большое влияние оказывает воздействие в результате сгонно-нагонных ветров, ведущее к гибели икры. Основной причиной гибели икры является выедание ее различными беспозвоночными и рыбами.

## Г Л А В А 5

### ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ ЛИЧИНОК МАССОВЫХ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ

Образ жизни организмов и их видовые особенности в большой мере определяются характером питания. Изучение круговорота органического вещества, лежащее в основе проблемы биологической продуктивности, непосредственно связано с установлением пищевых связей организмов, населяющих пелагиаль водного бассейна.

Глубокое изучение питания, пищевых взаимосвязей и кормовой базы рыб является также одним из обязательных условий развития ряда разделов рыбохозяйственной науки: динамики численности и воспроизводства стада промысловых рыб, поведения их в водоеме, реконструкции флоры и фауны водоемов и повышения их продуктивности.

В сравнении со степенью изученности питания взрослых рыб питание личинок изучено слабо, особенно в отношении морских рыб. Первые сведения о питании личинок морских рыб содержатся в работах М. Лебур (*Lebour*, 1918 - 1920). Позднее на личинках пресноводных и полупроходных рыб проводилось исследование морфо-экологических приспособлений, связанных с питанием (Васнецов, 1946, 1947, 1948, 1953; Крыжановский и др., 1953; Крыжановский, 1956).

В последние годы изучение питания личинок рыб в отечественной литературе получило целевую направленность - как фактора, определяющего выживание личинок и, следовательно, численность поколений рыб.

В работах Р.М. Павловской (1955, 1958а, 1958б, 1963, 1964) рассматривается качественный спектр питания, суточный ритм потребления пищи, интенсивность питания, рассчитанная по индексам наполнения кишечника и количеству питающихся личинок хамсы. Автор приводит оптимальную численность потребляемых личинками хамсы организмов (10-14 тыс/м<sup>3</sup>), при которой наблюдается хорошая выжи-

вместо личинок. На основании проведенных исследований, Р.М. Павловский приходит к заключению, что в годы с неблагоприятными гидрометеорологическими условиями развитие кормового зоопланктона запаздывает. Максимумы развития поедаемых форм и выклева личинок не совпадают, в результате чего наблюдается большая гибель личинок хамсы. Отмечается постоянство качественного состава пищи личинок черноморской хамсы при различных концентрациях зоопланктона, что, по мнению автора, свидетельствует о малой пищевой пластичности личинок. Т.Ф. Доментьева (1958), напротив, установила высокую пищевую пластичность личинок азовской хамсы и пришла к выводу о "большой возможности выживания личинок на этапе перехода к активному питанию".

По данным П.И. Грудинина (1961, 1963), запасы азовской хамсы зависят от состояния кормовой базы, т.е. от численности науплиусов *Sopheroa*, являющихся излюбленной пищей личинок хамсы в период перехода к активному питанию. Автор считает, что выяснение причин колебания численности *Sopheroa* в Азовском море позволит составлять более точные долгосрочные прогнозы численности азовской хамсы. Оптимальную численность науплиусов *Sopheroa* для личинок азовской хамсы П.И. Грудинин определяет в 30 тыс./м<sup>3</sup>, однако и в этом случае, по его данным, наблюдается около 20% личинок с пустыми кишечными трактами. К выводам о массовой гибели личинок из-за плохих кормовых условий приходят и другие авторы на основании наблюдений за питанием личинок черноморской ставриды (Ревина, 1958) и балтийской салаки (Лисивненко, 1961), а также в результате вычисления минимального рациона для личинок ставриды в период рассасывания желточного мешка (Ивлев, 1964).

С другой стороны, рядом авторов высказывается мнение об отсутствии зависимости между величиной биомассы планктона и численностью поколений и о высокой адаптации личинок к неблагоприятным кормовым условиям (Никольский, 1949; Mañr, 1956; Николаев, 1958; Владимирцов и Семенов, 1959; Дехник, 1960, 1963а,б; 1964).

В иностранной литературе приводится в основном качественная характеристика питания личинок морских рыб и в отдельных работах — соотношение потребляемых организмов в пищевом комке (Nisborg, 1948; Schelbourne, 1953, 1957; Bhattacharyya, 1957; Berner, 1959; Kuthalingam, 1959; Waldmann, 1962, и др.).

Следует отметить, что до настоящего времени объективных количественных данных о питании личинок морских рыб почти нет.

В некоторых работах рассматривается количественная характеристика питания личинок морских рыб и обеспеченность их пищей на основании анализа индексов наполнения кишечника, сопоставления количества непитающихся особей с численностью потребляемых форм в планктоне (Логвинович и Фельдман, 1951; Павловская, 1955; 1958а; Демонтьева, 1958; Ревина, 1958; Грудинин, 1961; Лисивненко, 1961).

Наиболее полное представление о количестве потребляемых пищевых организмов и об обеспеченности личинок пищей можно получить, анализируя данные о спектре питания, суточном ритме, суточных рационах и величинах выедания пищевых организмов в сопоставлении с их численностью в море.

Основной задачей наших исследований было изучение качественной и количественной характеристик питания личинок различных рыб Черного моря и обеспеченности их пищей в период перехода на внешнее питание.

Исследование питания личинок наиболее массовых видов - хамсы, ставриды, султанки, карася и личинок семейств *Gobiidae* и *Blenniidae*, производилось следующим образом. Из каждой пробы брали 10 - 15 личинок, определяли до вида, измеряли, затем помещали в каплю пресной воды на предметное стекло и вскрывали под биноклем МБС-1. Содержимое кишечника определяли под биноклем при увеличении 8 x 7 и под микроскопом МБИ-1, при увеличениях 7 x 8 и 15 x 40. Определенные до вида или рода пищевые компоненты просчитывались и измерялись. При вычислении веса пищевого комка использовались данные средних весов зоопланктона Черного моря /Петипа, 1959/.

Вес личинок определялся взвешиванием группы (40 - 50 экземпляров) одноразмерных личинок на аналитических весах типа АДВ-200 и торсионных - типа ВТ с ценой деления 0,05 мг. Для взвешивания отбирались хорошо сохранившиеся, неповрежденные личинки, фиксированные 2%-ным формалином и выдержанные в течение четырех месяцев в этом растворе (Боруцкий, 1934). Перед взвешиванием личинки 30 сек просушивались на фильтровальной бумаге. Данные исследований приведены в табл. 36.

В результате многолетних наблюдений изучено питание личинок семи видов рыб и личинок семейства *Gobiidae* (без разделения по видам); прослежен качественный состав пищевых организмов личинок в разные нерестовые сезоны; получены данные о суточном

Т а б л и ц а 36

Районы наблюдений и количество исследованных личинок

Район	Год	Период наблюдений	Хамса	Старяда	Султан-ка	Карась	Бачки	Собачки
Севастопольская бухта	1955	У-IX	-	160	-	-	460	590
Евпаторийский	1957	УП-УП	304	152	-	-	-	-
Прибосфорский	1958	УП-УП	745	330	-	-	-	-
Центральная часть Черного моря	1959	У I	164	-	-	-	-	-
Камановая бухта	1959	УП	106	251	-	-	-	-
То же	1960	У I-УП	451	365	-	-	-	-
" "	1961	У I-УП	407	947	635	145	-	336
" "	1962	У I-УП	-	200	90	179	-	387
Открытое море	1963	УП	-	242	-	-	-	-
Открытое море и прибрежный район (Одесса - Батуки)	1965	УП-УП	-	110	-	-	-	-
Севастопольская бухта	1965	УП	-	10	-	10	-	150

потреблении корма личинками (рационы). На основании качественного состава пищи, величин суточных рационов и численности потребляемых организмов в планктоне определены показатели поедания основных пищевых организмов. Изучены трофические связи личинок на различных этапах развития.

#### КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК

По морфологическим показателям и особенностям питания личинки хамон, ставриды, барабули, карася, бычков и морских собачек распределены по размерным группам. К первой группе относятся личинки хамон размером 2,0 - 3,5 мм, ставриды, барабули, карася, бычков и морских собачек - размером 1,6 - 2,2 мм. Личинки этой группы характеризуются желточным питанием. Во вторую группу включены личинки хамсы размером 3,6 - 3,9 мм, ставриды 2,2 - 3,5 мм, карася 2,2 - 4,5 мм, барабули, морских собачек 2,2-4,0 мм и бычков 2,3-3,2 мм. Они относятся к личинкам со смешанным типом питания. На внешнее питание личинки переходят, имея определенный запас энергии в виде желтковых веществ. Поэтому личинки, еще не начавшие потреблять корм извне, могут активно передвигаться в поисках скоплений пищевых объектов.

В третью группу объединены личинки, полностью перешедшие на внешнее питание. Это - личинки хамсы размером 4 - 6 мм, ставриды 3,6 - 5,0 , султанки 4,1 - 5,5 , карася 4,6 - 6,0 , бычков 3,3 - 6,9 и морских собачек 4,1 - 7,0 мм. К четвертой группе относятся личинки хамсы размером 6,1 - 12 мм, ставриды и султанки 5,1 - 10 , карася 6,1 - 10 , бычков и морских собачек 7,1 - 10 мм.

У личинок данной группы дифференцируются непарные плавники; они становятся очень активными, целенаправленно передвигаются в поисках пищи. Личинки переходят на питание крупными подвижными формами зоопланктона.

Качественная характеристика питания личинок рассматривается по размерным группам для всех видов, за исключением личинок хамсы, которые по типу питания существенно отличаются от остальных видов. Большая часть потребляемых организмов (табл. 37) не имеет большого значения в питании личинок, поэтому в дальнейшем при характеристике спектра питания приводятся только основные пищевые организмы, составляющие в среднем более 80% веса пищевого комка.

Пищевые компоненты, встречаемые в

Пищевые организмы	Смешанное питание				
	Хвм- са	Став- рида	Сул- тан- ка	Карась	БЧ
<i>Mnemiella cordata</i> Ostf.		+	+		+
<i>Mnemiella compressa</i> Ostf.					
<i>Prorocentrum micans</i> Ehren.		+	+		+
<i>Goniaulax diegensis</i> Kofoid.					
<i>Peridinium</i> sp.					+
<i>Coscinodiscus</i> sp.		+		+	+
<i>Navicula</i> sp.					+
<i>Thalassionema nitzschioides</i> Grun.					+
<i>Tintinnopsis cylindrica</i> Daday.		+	+	+	+
<i>Metacyclis mediterranea</i> (Meresch)					
<i>Stenosemella ventricosa</i> (Clap, Lachm.)		+	+	+	
<i>Favella ehrenbergi</i> (Clap, Lachm.)					
<i>Synchaeta</i> , ova					
Copepoda, ova		+	+	+	
Copepoda, metanauplii	+	+	+	+	+
Copepoda, metanauplii		+	+	+	+
<i>Oithona minuta</i> Kritcz.		+	+	+	+
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus).		+	+	+	+
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck)					
<i>Acartia clausi</i> Giesbr.					
<i>Centropages kroeyeri</i> Giesbr.					
Harpacticoidae		+			
<i>Podon polyphemoides</i> Leuck.				+	
<i>Penilia avirostris</i> Dana.				+	
<i>Cirripedia</i> , nauplii					
<i>Lamellibranchiata</i> , veliger		+	+	+	
<i>Gastropoda</i> , veliger		+		+	

кишечнике личинок различных видов

				Внешнее питание								
Со- бач- ки	Bl. tenta- cula- ris	Bl. ra- vo	Bl. sphinx	Хам- си	Став- рида	Суд- тан- ка	Ка- рась	Выч- ких/	Со- бач- ких/	Bl. tenta- cula- ris	Bl. ra- vo	Bl. sphinx
+		+		+					+			
				+					+			
+	+	+	+							+		+
									+			
+	+	+	+						+	+		
+	+	+	+		+				+	+		
+	+	+	+		+		+		+	+	+	+
+									+			
+									+	+		
+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
+		+			+	+	+		+	+	+	+
+					+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+

Многолетние наблюдения (1957-1961) показали, что личинки хамсы в разных условиях обитания имеют ограниченный качественный состав пищи. Доминирующими формами в пищевом комке личинок размером 3,6 - 6,0 мм являются науплиусы и метанауплиусы *Sopropoda*

(в основном, науплиусы *Acartia*), а также копеподитные и взрослые формы *Oithona minuta*. Эти организмы составляют свыше 80% по весу и количеству от пищевого комка (табл. 38). Все другие организмы занимают незначительное место в питании личинок хамсы. С увеличением размера последних до 6 - 9 мм в пищевом комке появляются крупные и более подвижные формы как *Acartia clausi*.

Приведенные данные показывают четко выраженную стенофагию личинок черноморской хамсы в различных районах обитания.

В Азовском море качественный состав пищи личинок хамсы также ограничен и представлен в основном науплиусами *Acartia*, которые были массовыми формами в планктоне в период наших наблюдений (Дука, 1966). Личинки азовской хамсы при переходе на внешнее питание имеют несколько меньшие размеры, чем личинки черноморской хамсы.

По данным В.П.Корниловой (1955), личинки хамсы в Азовском море переходят на внешнее питание при длине 3,0 мм, по нашим данным, - при 3,2 мм. Личинки черноморской хамсы начинают питаться при длине 3,6 мм. Ограниченный спектр питания наблюдается и у личинок хамсы в Адриатическом море (Дука, 1963).

Качественный состав пищи личинок ставриды, султанки, карася, бычков и морских собачек разнообразен, особенно у личинок бычков и собачек из Севастопольской бухты (1955 г.) (см. табл. 37). Вместе с тем основное значение в питании этих личинок, как правило, имеют только два-три вида. Для более детального анализа пищевого спектра личинок на этапе смешанного питания рассматривается качественный состав пищи отдельно для личинок размером 2,2 - 2,5, 2,6 - 3,0 и 3,1 - 4,0 мм (табл. 39 - 41). На этом этапе личинки рассматриваемых видов питаются преимущественно науплиусами *Sopropoda*, которые в отдельные годы составляют до 70 - 90% веса всего пищевого комка. В пище личинок ставриды размером 2,2 - 3,5 мм иногда преобладают копеподитные стадии *Oithona minuta* весом не более 0,0006 мг (1955, 1957 гг., табл. 39). Помимо перечисленных организмов, в пище личинок ставриды значительное место занимает *Metacyclops mediterranea* (1961, 1965 гг., табл. 39).

Личинки султанки и карася размером 2,2 - 4,5 мм питались

в основном науплиусами *Copepoda*, и только в одном случае (личинки карася) вид *Metacyclops mediterranea* составил 28,3% веса пищевого комка (табл. 40).

В пище личинок бычков наряду с науплиусами и метанауплиусами *Copepoda* большое место занимают *Oithona minuta* (табл. 42).

В пище личинок различных видов морских собачек размером 2,2 - 4,0 мм большое значение имеют также науплиусы *Copepoda*, составляющие от 40 до 78% веса пищи и от 40 до 86% по количеству. В отдельные годы у личинок *Bl. tentacularis*, *Bl. ravo* и *Bl. sanguinolentus* большое значение в питании приобретают личинки *Lamellibranchiata* (табл. 41). В пище личинок *Bl. arhinx* значительное место занимают *Oithona minuta* и *Podon polyphemoides*. *Metacyclops mediterranea* в незначительных количествах встречаются у большинства видов личинок и только у личинок *Bl. ravo* размером 2,6 - 3,0 мм они составили 18% веса пищевого комка и 26% общего количества пищевых организмов.

Состав пищи и значение отдельных компонентов в питании личинок меняется с их возрастом. Личинки, полностью перешедшие на внешнее питание, потребляют более крупные организмы. Незначительное количество в пищевом комке *Tintinnocidea* можно рассматривать как случайную пищу. Науплиусы *Copepoda* встречаются в пище всех видов личинок этой группы, но как правило, не являются основным компонентом в период смешанного питания. Основной пищей личинок в этом возрасте являются *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Podon polyphemoides* и *Penilia avirostris*. У личинок ставриды размером 3,6 - 5,5 мм в разные годы в пище преобладали *Oithona* и только в 1965 г. в районе открытого моря основное значение в питании этой группы личинок имели науплиусы *Copepoda* (см. табл. 44). Большое значение в питании личинок ставриды имеет также *Paracalanus parvus*, составляющий в отдельные годы до 30 - 42% веса пищевого комка.

Личинки султанки и карася питаются в основном *Oithona minuta* и науплиусами *Copepoda*. Третьим важным пищевым объектом для личинок султанки является *Podon polyphemoides*, а для личинок карася - *Penilia avirostris* (табл. 45).

Питание личинок бычков рассматривается в целом, так как существенных различий по видам при анализе материалов не выявлено. В пище личинок бычков из Севастопольской бухты насчитывается до 25 видов организмов (см. табл. 37). Основными объектами питания являются *Oithona minuta*, *Acartia clausi*, науплиусы и метанауплиусы *Copepoda* (см. табл. 42).

Состав пищи личинок хамсы

Размер личинок, мм	Пищевые компоненты	Евпаторийский р-н, 1957 г.	
		по весу	по количеству
3,6 - 6,0	Copepoda		
	Оvu	0,3	2,7
	Nauplii	17,9	51,4
	Metanauplii	1,5	2,7
	Oithona minuta	80,1	29,8
	Прочие виды	0,2	13,4
6,1 - 8,9	Copepoda		
	Nauplii	22,8	50,0
	Oithona minuta	45,7	35,4
	Acartia clausi	27,0	4,2
	Прочие	4,5	10,4

В питании личинок различных видов собачек размером 4,1 - 7,0 мм также нет резких отличий (см. табл. 43). Значительную часть пищи составляют *Oithona minuta*, *Penilia avirostris* и *Podon polyphemoides*. Их соотношение изменяется по годам и районам. *Oithona minuta* преобладает в пище личинок *Bl.tentacularis* (1961, 1962 гг., табл. 43). Личинкам *Bl.pavo* и *Bl.sphinx* из того же района пищей преимущественно служат *Penilia avirostris* (1961 г.) и *Podon polyphemoides* (1962 г.), содержание *Oithona minuta* не превышало 23,3%. Основную пищу личинок *Bl.tentacularis* и *Bl.pavo* в Севастопольской бухте составлял *Podon polyphemoides* (1965 г., табл. 43).

По составу пищевых компонентов личинки ставриды, султанки и караса величиной 5,0 - 10 мм не отличаются от предыдущей группы. Основной пищей этих личинок являются *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Penilia avirostris*, *Podon polyphemoides*, науплиусы и метанауплиусы Copepoda. В различные годы наблюдений в пище преобладали два или три из перечисленных видов организмов (табл. 46 и 47).

(в % веса пищевого комка)

Прибосфорский р-н, 1958 г.				Центральная часть, 1959 г.				Камышовая бухта			
								1959 г.		1960 г.	
по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- честву		
4,8	13,4	0,9	6,5	0,2	1,9	3,4	11,7	0,9	4,8		
75,7	75,6	59,7	42,1	40,0	84,6	72,8	80,3	80,4	80,1		
3,3	1,6	18,6	14,0	7,1	7,6	-	-	3,8	5,6		
15,1	3,8	16,4	4,6	52,6	5,9	20,4	5,7	14,0	6,6		
1,1	5,6	4,4	32,8	0,1	0	3,4	2,3	0,9	2,9		
30,3	66,3	-	-	-	-	23,5	70,8	30,6	62,7		
68,7	27,7	-	-	-	-	70,3	22,0	50,4	25,3		
-	-	-	-	-	-	-	-	13,8	11,1		
1,0	6,0	-	-	-	-	6,2	7,2	5,2	0,9		

Проведенные в течение ряда лет наблюдения над качественным составом пищи личинок массовых рыб Черного моря показывают, что все виды (за исключением хамсы) обладают высокой пищевой пластичностью. В пищевом спектре личинок ставриды, султанки, караса насчитывается 8 - 12 видов планктонных организмов, а у личинок бычков и собачек - до 20. Личинки перечисленных видов рыб обитают преимущественно в прибрежных районах.

Личинки хамсы, широко распространенные по всему морю, как показали наши многолетние наблюдения и данные других исследователей (Павловская, 1958а, 1958б; Грудиния, 1961) имеют неизменно ограниченный спектр питания, включающий два-три вида планктонных организмов. Состав пищевых компонентов и значение отдельных организмов в питании каждого вида изменяются с возрастом.

В период смешанного питания наряду с относительно широким спектром (см. табл. 39 - 42) в пище всех личинок преобладают науплиусы *Sopropoda*, по количеству экземпляров составляющие 70 - 90%. Основными пищевыми объектами личинок, полностью пе-

Состав пищи личинок ставриды разме-

Пищевые компоненты	Севчотопольская бухта, 1955 г.		Евпаторийский р-н, 1957 г.		Прибосфорский р-н, 1950 г.		Камышовая 1959 г.	
	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- чест- ву
<i>Metaculis mediterranea</i>	7,2	34,2	-	-	0,6	3,5	2,2	8,6
<i>Sopropoda, ova</i>	1,4	4,5	-	-	4,6	22,4	2,6	9,2
<i>Sopropoda, nauplii</i>	28,9	41,4	84,1	76,0	21,4	50,0	50,5	61,0
<i>Oithona minuta</i>	59,0	15,3	15,5	16,0	65,6	22,8	34,9	9,5
Прочие	3,5	4,6	0,4	8,0	7,8	1,3	9,8	11,7

Состав пищи личинок султанки размером 2,2  
в Камышовой бухте

Пищевые компоненты	Султанка					
	1961 г.			1962 г.		
	2,2 - 2,5 мм	2,6 - 3,0 мм	3,1 - 4,0 мм			
	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- чест- ву	по ве- су	по коли- чест- ву
<i>Metaculis mediterranea</i>	5,4	4,1	-	-	0,3	0,1
<i>Sopropoda, ova</i>	7,8	4,1	3,7	3,4	0,5	0,8
<i>Sopropoda, nauplii</i>	83,5	79,6	92,7	96,0	77,4	91,2
<i>Oithona minuta</i>	-	-	4,6	0,6	21,8	3,7
Прочие	3,3	12,2	0	0	0	4,2

Т а б л и ц а 39

ром 2,2 - 3,5 мм (в % веса пищевого комка)

бухта						Открытое море						прибрежный район	
1960 г.		1961 г.				1962 г.		1963 г.		1965 г.		1965 г.	
по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству
4,5	12,8	11,4	18,6	7,5	15,8	3,6	9,4	2,8	14,6	39,8	69,6	50,1	75,0
3,2	8,2	9,4	12,2	3,1	4,7	0,6	4,3	2,1	9,4	0,7	0,8	9,8	10,0
45,0	62,0	78,6	64,8	72,7	75,2	69,1	80,1	24,2	56,1	48,7	25,7	40,1	15,0
42,5	7,1	-	-	13,9	2,5	25,5	5,2	68,0	19,4	6,0	2,4	-	-
4,8	9,9	0,6	4,4	2,8	1,8	1,2	0	2,9	0,5	4,8	1,5	0	0

Т а б л и ц а 40

4,0 мм и личинок карася размером 2,2 - 4,5 мм

(в % веса пищевого комка)

Карась									
2,2 - 4,0 мм		1961 г.				1962 г.			
по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству	по весу	по количеству
0,5	1,5	15,4	28,6	19,7	28,3	1,9	6,5	5,7	19,7
1,5	3,5	2,3	2,8	3,9	3,8	1,9	4,6	2,5	6,5
78,5	87,9	32,3	68,6	70,2	64,2	60,8	80,1	71,1	67,0
12,0	3,5	-	-	2,7	0,9	16,7	2,7	6,0	1,3
7,5	3,6	0	0	3,5	2,8	18,7	6,1	4,7	5,5

Таблица 4.

Состав пиды личинок семейства Blattellidae размером 2,2 - 4,0 мм (в % веса личинового комка)

Пищевые компоненты		Blattellularis															
		Камышовая бугта						Севастопольская бугта									
		1961 г.						1962 г.						1965 г.			
2,2 - 2,5 мм		2,6 - 3,0 мм		3,1 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм			
По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву	По Ве- Су	По Ко- личест- ву		
-	-	7,4	9,7	7,0	20,6	1,4	3,9	1,0	4,3	9,0	15,7	0,4	2,8	0,5	1,7	0,1	0,4
100,0	100,0	58,7	41,7	59,1	63,0	78,2	85,9	71,7	86,8	1,6	0,3	26,8	4,2	3,8	1,7	3,4	0,8
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17,5	10,3	4,9	6,0	2,9	2,6	-	-
-	-	5,8	22,3	1,8	3,4	3,9	3,6	5,0	5,2	-	-	-	-	-	-	-	-

Metacalis mediterranea

Mintinnopsis cylindrica

Copepoda, nauplii

Oithona minuta

Podon polyphemoides

Laelibranchiata, veliger

Прочие

Продолжение табл. 41

Пилозные компоненты	Вл. раво									
	Камышовая бухта					Севастопольская бухта				
	1961 г.					1962 г.				
	2,6 - 3,0 мм		3,1 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм		2,2 - 4,0 мм	
по весу	по коли- честву	по весу	по коли- честву	по весу	по коли- честву	по весу	по коли- честву	по весу	по коли- честву	
<i>Metaculis mediterranea</i>	18,8	26,7	7,5	10,0	1,7	6,7	-	-	0,5	4,2
<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	7,2	24,8	0,7	2,5	0,1	0,2	58,1	80,7	1,7	3,4
<i>Copepoda, nauplii</i>	49,2	27,6	41,2	63,0	69,5	81,8	20,5	9,9	26,7	3,4
<i>Oithona minuta</i>	-	-	16,2	1,1	3,1	0,2	1,5	3,6	1,2	3,3
<i>Podon polyphemoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Limnibranchiata, veliger</i>	24,2	14,3	33,7	18,5	1,9	1,9	3,6	1,2	3,3	3,3
Прочие	0,6	6,6	6,7	4,9	3,6	3,7	3,6	3,7	1,2	3,3

/см. продолжение /

Продолжение табл. 41

Пилевые компоненты	Bl. zrbinx						Bl. sanguinolentus	
	Камышовая бухта						Камышовая бухта	
	1961 г.						1962 г.	
	2,6 - 3,0 мм	3,1 - 4,0 мм	по количеству	по весу	по количеству	по весу	2,2 - 4,0 мм	по количеству
<i>Metaculis mediterranea</i>	0,9	9,1	1,2	8,3	2,7	21,7	2,3	7,0
<i>Tintinnopsis cylindrica</i>	-	-	-	-	0,1	0,2	0,8	5,3
<i>Copepoda, nauplii</i>	24,6	71,0	0,3	1,4	41,2	64,3	63,3	52,6
<i>Oithona minuta</i>	30,9	9,0	98,5	90,3	10,7	3,5	-	-
<i>Paracalanus polyphemoides</i>	42,8	5,5	-	-	36,7	5,3	-	-
<i>Amelibranchiata, veliger</i>	-	-	-	-	0,3	0,5	33,7	22,8
Пески	0,8	5,4	0	0	8,3	4,5	9,9	12,3

Состав пищи личинок Gobiidae размером 2,3 - 6,9 мм  
в июле 1955 г. в Севастопольской бухте (в % веса пищевого  
комка)

Пищевые организмы	Смешанное питание		Внешнее питание	
	2,3 - 3,2 мм		3,6 - 6,9 мм	
	по весу	по количеству	по весу	по количеству
Dinoflagellata				
<i>Prorocentrum micans</i>	0,2	11,2	-	-
<i>Goniaulax diegensis</i>	0,1	15,3	0,1	15,3
<i>Ova synchaeta</i>	-	-	1,6	10,9
Copepoda				
<i>Ova</i>	-	-	3,0	15,0
<i>Nauplii</i>	33,5	33,6	12,0	16,6
<i>Metanauplii</i>	23,0	11,1	2,20	6,1
<i>Oithona minuta</i>	39,8	5,6	23,3	18,3
<i>Acartia clausi</i>	-	-	10,5	2,5
<i>Podon polyphemoides</i>	-	-	7,2	1,8
<i>Cirripedia</i>	-	-	3,9	0,2
<i>Lamellibranchiata, veliger</i>	-	-	17,0	0,2
<i>Gastropoda, veliger.</i>	-	-	7,9	3,8
Прочие	3,4	23,2	11,3	9,3

решедших на внешнее питание, являются копеподитные и взрослые формы *O. minuta*, *P. parvus*, *P. polyphemoides*, *P. avirostris*. Науплиусы *Copepoda* имеют второстепенное значение.

В питании личинок каждого вида отчетливо выражено доминирующее значение того или иного организма. Так, в пище личинок ставриды преобладают *O. minuta*, *P. parvus* и *P. avirostris*. Личинки султанки и карася питаются в основном науплиусами *Copepoda*, *O. minuta*, *P. avirostris*. Излюбленной пищей бычков являются *O. minuta* и науплиусы *Copepoda*, собачек - науплиусы *Copepoda*, *O. minuta*, *P. avirostris* (см. табл. 42 - 47). Перечисленные организмы составляют более 80% веса пищевого комка. Таким образом, наряду с широким пищевым спектром основное значение в питании личинок каждого вида в различные периоды наблюдений и, следовательно, при различных концентрациях планктона, принадлежит "излюбленным" формам.

Таблица 43

Состав пиди личинок семейства *Blennipidae* размером 4, I - 7,0 мм  
(в % веса пидевого комка)

Личинные компоненты	<i>Bl. tentacularis</i>					<i>Bl. ravo</i>					<i>Bl. sprink</i>									
	Камышовая бухта					Севастопо- льская бухта					Камышовая бухта					Севастопо- льская бухта				
	1961г.		1962г.		всего	1961г.		1962г.		всего	1961г.		1962г.		всего	1961г.		1962г.		всего
по ве- су	по коли- че- ству	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву		по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву		по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву		по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	по ве- ли- чест- ву	
<i>Soparoda, nauplii</i>	11,3	47,6	16,2	57,3	4,4	35,3	11,3	41,1	14,3	61,4	21,6	71,8	2,7	24,2	20,5	74,5				
<i>vittona minuta</i>	49,1	30,3	40,9	30,6	3,9	6,6	20,5	14,5	23,3	18,6	12,9	14,1	22,8	21,2	0,3	0,9				
<i>gocen polytrichoides</i>	13,0	3,6	4,1	8,9	87,3	53,2	7,8	3,7	50,2	11,6	62,3	9,9	30,0	12,1	78,2	20,2				
<i>penilia avirostris</i>	20,7	14,7	1,1	0,7	0,3	0,6	60,4	37,1	9,1	5,8	-	-	38,6	39,4	-	-				
Прочие	5,9	3,8	0,7	2,5	4,1	4,3	0	3,6	3,1	2,6	3,2	4,2	10,9	3,1	1,0	4,4				

Ограниченный спектр питания наиболее многочисленных в планктоне личинок хамсы, а также преобладающее значение в пище личинок других видов рыб одних и тех же "излюбленных" организмов свидетельствует о том, что концентрации планктона в Черном море удовлетворяют потребности личинок в тех или иных пищевых организмах при существующем неравномерном, дисперсном распределении планктонных сообществ.

#### ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК

Абсолютной мерой интенсивности питания рыб служит количество пищи, потребляемой в единицу времени - рацион (Шорыгин, 1939, 1952; Ивлев, 1955). Многие исследователи при определении интенсивности питания пользуются индексами наполнения кишечных трактов. Однако, как указывают многие исследователи, необходимо с осторожностью подходить к оценке интенсивности питания рыб на основании индексов наполнения (Шорыгин, 1952; Гаевская, 1955; Желтенкова, 1955; Ивлев, 1955; Матвеева, 1955; Липская, 1960; Фортунатова, 1964).

До настоящего времени исследователи вычисляют индексы наполнения по-разному. Одни авторы вычисляют средние индексы для всех личинок с наполненными и пустыми кишечными трактами (Матвеева, 1962), другие - учитывают только личинок, содержащих в кишечнике пищу (Павловская, 1958а; Лубны-Герцдук, 1962). А.П.Сушкина (1940), Д.Н.Логвинович и В.А.Фельдман (1951) рассчитывают индексы или только для питающихся личинок, или для питающихся и не питающихся вместе. Е.А.Фесенко (1953) и Л.Н.Лисивненко (1961) в своих работах не указывают, как вычислялись индексы. Используя индексы наполнения как показатель интенсивности питания, названные авторы в большинстве случаев не учитывают продолжительности переваривания пищи и не указывают время сбора материала на питание, что имеет большое значение в анализе этого вопроса. По мнению В.С.Ивлева (1955), индекс наполнения может быть интерпретирован как показатель интенсивности питания лишь при знании скорости пищеварительных процессов.

Н.Я.Липская (1960), изучая питание султанки в экспериментальных и естественных условиях, установила, что минимальному индексу наполнения может соответствовать максимальная физиологическая накормленность рыбы. Так, летом процесс переваривания пищи происходит настолько быстро, что, несмотря на повышение общей интенсивности потребления, она не накапливается в желудке

Состав пищи личинок ставриды размером

Пищевые компоненты	Севастополь- ская бухта		Евпаторий- ский р-н		Приобсфор- ский р-н		Камышовая	
	1955 г.		1957 г.		1958 г.		1959 г.	
	по ве- су	по ко- личе- ству	по ве- су	по ко- личе- ству	по ве- су	по ко- личе- ству	по ве- су	по ко- личе- ству
<i>Copepoda, nauplii</i>	8,4	29,1	3,4	20,2	4,2	19,6	8,2	13,5
<i>Oithona minuta</i>	53,4	41,6	24,3	39,0	66,3	45,9	73,7	40,5
<i>Paracalanus parvus</i>	30,6	7,5	42,2	13,5	10,7	2,6	13,8	2,2
<i>Podon polyphemoides</i>	2,2	0,5	-	-	11,5	3,6	1,2	0,2
<i>Penilia avirostris</i>	-	-	29,7	3,2	6,4	0,4	-	-
Прочие	5,4	21,3	0,4	24,1	0,9	27,9	3,1	43,6

Состав пищи личинок султанки  
4,1 - 5,5 и 4,6 - 6,0 мм в

Пищевые компоненты	Султанка	
	1961 г.	
	по ве- су	по коли- честву
<i>Copepoda, nauplii</i>	16,7	62,5
<i>Oithona minuta</i>	72,8	33,3
<i>Paracalanus parvus</i>	0,7	0,4
<i>Podon polyphemoides</i>	4,2	1,2
<i>Penilia avirostris</i>	5,1	2,5
Прочие	0,5	0,1

3,6 - 5,0 мм (в % веса пищевого комка)

Т а б л и ц а 44

бухта						Открытое море				Прибрежный район	
1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.		1965 г.		1965 г.	
по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву
5,6	24,0	7,0	39,3	13,1	61,3	4,5	26,8	61,7	87,5	25,8	63,7
71,5	41,2	84,1	51,1	66,3	36,0	69,2	61,7	34,0	8,3	32,4	12,5
12,7	2,6	3,8	1,4	20,6	2,7	13,8	3,8	0,3	0,2	4,4	0,9
5,3	1,3	0,8	0,1	-	-	8,8	2,8	-	-	4,3	0,9
1,6	1,4	1,5	1,0	-	-	0,3	0,2	3,3	0,8	24,5	11,1
3,3	29,5	2,8	7,1	0	0	3,4	4,7	0,7	3,2	8,6	10,9

Т а б л и ц а 45

и карася размерами соответственно  
Камышовый бухте (в % веса пищевого комка)

Карась					
1962 г.		1961 г.		1962 г.	
по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву
37,1	74,2	35,3	72,4	56,0	74,1
35,6	19,5	29,4	9,9	22,8	15,3
-	-	-	-	1,3	1,2
27,3	6,3	-	-	12,8	3,6
-	-	33,5	10,0	6,6	2,4
0	0	1,8	7,7	0,5	3,4

Состав пищи личинок ставриды размером

Пищевые компоненты	Савастопольская бухта		Евпаторийский р-н		Приобсфорский р-н		1959 г. по ве- су
	1955 г.		1957 г.		1958 г.		
	по ве- су	по ко- ли- че- ству	по ве- су	по ко- ли- че- ству	по ве- су	по ко- ли- че- ству	
<i>Copepoda, metanauplii</i>	23,3	47,4	2,4	12,5	45,5	18,7	0,9
<i>Oithona minuta</i>	76,4	45,8	39,0	34,2	22,0	19,3	73,3
<i>Acartia clausi</i>	-	-	-	-	-	-	2,6
<i>Paracalanus parvus</i>	-	-	45,4	8,6	24,4	14,6	22,0
<i>Podon polyphemoides</i>	-	-	0,3	0,2	-	-	-
<i>Penilia avirostris</i>	-	-	2,2	0,8	-	-	-
Прочие	0,8	6,8	10,7	43,7	8,1	47,4	1,2

Состав пищи личинок султанки  
5,6 - 10 и 6,1 - 10 мм в  
комка)

Пищевые компоненты	Султанка		
	1961 г.		
	по ве- су	по коли- честву	по ве- су
<i>Copepoda, metanauplii</i>	1,8	9,9	2,1
<i>Oithona minuta</i>	72,6	70,7	68,3
<i>Paracalanus parvus</i>	3,1	1,1	-
<i>Podon polyphemoides</i>	1,9	1,1	26,5
<i>Penilia avirostris</i>	13,9	15,4	0,3
Прочие	6,6	1,8	2,8

5, I - 10 мм (в % веса пищевого комка)

Камышовая бухта							Открытое море				
по коли- честву	1960 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.		1965 г.		
	по ве- су	по ко- ли- чест- ву	по ве- су	по ко- ли- чест- ву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по ко- ли- чест- ву	по ве- су	по ко- ли- чест- ву	
4,5	0,4	2,4	0,2	2,1	-	-	-	-	1,9	19,7	
52,7	17,0	26,6	56,6	70,9	3,9	11,5	48,7	72,9	24,3	40,4	
0,4	-	-	1,7	0,3	-	-	1,0	0,6	28,3	17,1	
1,5	9,3	6,5	27,8	12,1	17,1	11,5	46,9	24,5	-	-	
-	6,1	4,1	-	-	69,9	76,9	-	-	29,2	18,7	
-	51,7	41,5	9,7	12,6	-	-	0,3	0,6	-	-	
40,9	15,5	18,9	4,0	2,0	9,1	0,1	3,1	1,4	16,3	4,1	

Т а б л и ц а 47

и карася размерами соответственно

Камышовой бухте (в % веса пищевого

1962 г.	Карась			
	1961 г.		1962 г.	
по коли- честву	по ве- су	по коли- честву	по ве- су	по коли- честву
12,8	-	-	19,7	69,5
68,0	37,3	50,0	6,2	8,7
-	33,5	13,6	10,8	4,3
17,6	14,8	9,1	55,7	8,7
0,3	14,4	27,3	-	-
1,3	0	0	8,1	8,6

и индексы наполнения в это время низкие. Высокая физиологическая наполненность рыбы при низких значениях индексов наполнения подтверждается интенсивным ростом султанки.

Д.А.Панов (1960) выявил, что в экспериментальных условиях по мере снижения численности потребляемых форм в пище личинок леща увеличивается количество более крупных организмов, а индексы наполнения кишечных трактов не изменяются до определенного предела. Автор считает, что судить об обеспеченности пищей личинок леща только по индексам наполнения кишечника, не принимая во внимание другие показатели, неправильно.

Сведений о суточных рационах личинок морских рыб в литературе очень мало. В работе А.П.Сушкиной (1940) приводятся данные о суточных рационах личинок и молоди сельдей р.Волги. Р.П.Матвеева (1957) рассчитала суточное потребление пищи молодью сельдевых Северного Каспия. Сведения о суточном количестве потребляемых организмов личинками сельди (*Clupea harengus pallasi*) имеются в работе Курата (Kurata, 1959). Личинки сельди, прожившие в экспериментальных условиях от 15 до 40 дней, съедают в сутки до 19 науплиусов *Artemia*. В среднем, по расчетам автора, одна личинка съедала семь науплиусов в день.

Интенсивность потреблений пищи исследованных нами личинок хамсы, ставриды, султанки, карася и морских собачек выражается величиной суточных рационов. При расчете суточных рационов были использованы следующие параметры: продолжительность переваривания одной порции пищи, среднесуточное наполнение кишечника и количество порций пищи в сутки. Первый параметр определялся экспериментальным путем, два другие - по наблюдениям в естественных условиях. Было поставлено 8 опытов с личинками хамсы размером II мм, 12 - с личинками ставриды размером 6,8 и 7,0 мм и 10 - с личинками султанки размером 4,0 - 1,2 мм. Личинок вылавливали в море; перед опытом не менее 6 час выдерживали в профильтрованной воде. Кормом служили те же зоопланктонные организмы, которыми личинки обычно питаются в море.

Определение продолжительности прохождения разовой порции пищи у личинок хамсы, ставриды и султанки проводилось при постоянном присутствии пищевых организмов в опытных сосудах. Для личинок хамсы выполнение этого условия не обязательно. Наблюдения в экспериментальных и естественных условиях показали, что личинки хамсы захватывают пищу через относительно большой интервал, причем следующий захват новой порции пищи наступает после

полной эвакуации из кишечника переваренных остатков (Дука, 1961). Личинки ставриды, султанки, карся и морских собачек в течение светлого времени суток с пустыми кишечниками не наблюдаются. Захват новых порций пищи происходит с небольшими интервалами. В момент захвата в кишечнике всегда имеются полупереваренные или переваренные остатки пищи. При избытке корма в опытных особях личинки также имеют возможность питаться непрерывно.

Опыты проводились следующим образом: пищевые объекты отсаживались в сосуды с морской водой, слабо окрашенной нейтральным розом. Через 15 - 20 мин рачки окрашивались в красный цвет. В сосуды, где содержались личинки, вносился окрашенный корм. Время первого захвата пищи сразу фиксировалось и непрерывное наблюдение продолжалось. Как только личинки ставриды и султанки прекращали активно охотиться (считаем, что они съели первую порцию пищи), окрашенные рачки извлекались и вместо них добавлялись неокрашенные организмы, которыми личинки продолжали питаться. Выделение первых фекальных комочков фиксировалось, фекалии отбирались на стекло и просматривались под бинокуляром. Фекальные массы, содержащие окрашенные организмы, сохраняют розовый цвет после дефекации. Последующие фекальные комки не содержали окрашенных рачков, они состояли только из прозрачных хитиновых остатков. Продолжительность прохождения одной порции пищи у личинок ставриды и султанки определялась по времени от первого захвата пищевых организмов до выхода первых порций фекалий. Время переваривания пищи у личинок хамсы определялось от первого захвата пищевых организмов до полного освобождения кишечника от остатков пищи (у личинок хамсы в кишечнике содержалась всегда только одна порция пищи). Переваривание пищи у личинок хамсы при 23°C происходит в течение 2 час, при 24,8°C - в течение 1 час 40 мин.

У личинок ставриды время прохождения одной порции в среднем составляет 2 час, у личинок султанки - 1 час 35 мин. Эти величины учтены при расчете общего количества порций пищи, перевариваемых личинками в течение суток. Известно, что в естественных условиях личинки начинают питаться с 5, чаще с 6 час до 21 - 22 час, т.е. захватывают корм в течение 15 - 16 час. Количество съедаемых за сутки порций определяется отношением общей продолжительности питания к длительности переваривания одной порции пищи. Среднесуточное наполнение кишечника рассчитывалось по весу содержимого кишечника личинок в различные часы

Суточные рационы личинок хамсы в Черном море (в % к сырому весу)

Р а з л и ч и е п е р и о д н а б л ю д е н и й	3,6 - 6,0 мм		6,1 - 12,0 мм	
	t °C	Рацион	t °C	Рацион
Евпаторийский, 1957	21,1	7,1	-	-
Прибосфорский, 1958	23,2	8,4	-	-
Центральная часть, 1959	20,0	7,4	-	-
Камышовая бухта, 1959	23,0	10,2	-	-
То же, июнь, 1960	19,1	6,3	19,1	4,5
" " июль, 1960	22,2	8,7	-	-
" " август, 1960	23,4	10,7	-	-
" " июль, 1961	19,9	6,2	19,9	4,7
" " июль, 1961	23,9	10,2	22,9	4,1
" " август, 1961	24,3	10,1	24,8	7,6

суток. Производство величины среднесуточного наполнения кишечника и количества захватываемых порций пищи дает величину суточного рациона. (У личинок хамсы среднесуточное наполнение кишечника всегда соответствует разовой порции пищи. У личинок ставриды и карася, султанки и морских собачек размером свыше 5 мм величина среднесуточного наполнения может быть больше разовой порции пищи. Поэтому при расчете рационов для этих личинок обязательно учитывается количество порций, составляющих величину среднесуточного наполнения кишечника.)

Полученные абсолютные значения величины суточных рационов высчитывались в процентах к сырому весу тела личинок. Это позволило выявить характер изменения рационов личинок различных видов рыб в течение разных нерестовых сезонов, а также сравнить интенсивность питания разноразмерных личинок. Расчет суточных рационов показал, что самой низкой интенсивностью питания характеризуются личинки хамсы. Рационы личинок черноморской хамсы размером от 3,6 до 9 мм колеблются от 4 до 11, азовской - от 6 до 12%.

Интенсивность питания личинок хамсы зависит от их размеров. С увеличением линейных размеров относительное потребление пищи в течение суток уменьшается. Средние рационы личинок размером 3,6 - 6,0 мм колеблются в течение ряда нерестовых сезонов от 6 до 11%, рационы личинок хамсы размером 6,1 - 8,9 мм - от 4 до 8% (табл. 48). Относительные величины рационов личинок азовской хамсы, как и черноморской, уменьшаются с увеличением размеров. Рационы личинок хамсы размером 3,2 - 6,0 мм в 1962 и 1963 гг. колебались от 8 до 12%, а рационы личинок размером 6,1 - 8,9 мм составили 6% (табл. 49).

В светлое время суток встречается большое количество личинок хамсы с пустыми кишечниками или содержащими переваренные пищевые остатки в виде прозрачной слизистой массы / до 40 - 50% всего количества собранных личинок, что связано с особенностями их питания. Личинки хамсы захватывают пищу через относительно большой интервал, и следующий захват пищи наступает только после эвакуации переваренных остатков из кишечника. Личинки хамсы с пустыми кишечниками встречаются в часы, когда процесс переваривания предыдущей порции окончен, а новый захват пищи еще не наступил.

Личинки ставриды, султанки, карася и морских собачек питаются значительно интенсивнее хамсы. В светлое время суток личинки этих видов с пустыми кишечниками не встречаются. Суточные

## Т а б л и ц а 49

Суточные рационы личинок ханси в Азовском море  
(в % к сырому весу)

Размер личинок, мм	Средний вес личинок, мг	Среднее наполнение кормом, мг	t <sup>0</sup> C	Рацион
3,2 - 6,0	0,088	0,0018	21,1	12,2
8,1 - 8,9	0,511	0,0054	21,1	6,3
		ИЮЛЬ, 1962		
3,2 - 6,0	0,084	0,0010	20,0	7,8
8,1 - 8,9	0,429	0,0044	20,0	6,1
		ИЮЛЬ, 1963		

рационы как в период смешанного, так и в период внешнего питания были наименьшими у личинок карася, наибольшими - у личинок ставриды и *Bl. sphinx*.

В период смешанного питания суточные рационы личинок карася в различные годы наблюдений колебались в небольших пределах, составляющих от 12,6 до 14,3% веса тела (табл. 50). Личинки султанки и *Bl. tentacularis* потребляли пищи несколько больше. Их суточные рационы составляли от 12 до 18% веса тела. Рационы личинок ставриды в два раза больше, чем у личинок султанки, карася и *Bl. tentacularis* и более чем в три раза выше, чем у личинок хамсы.

Суточные рационы личинок ставриды в период смешанного питания в различные годы колебались в основном от 22 до 36% веса тела (табл. 51). И только у очень мелких личинок весом 0,103 - 0,113 мг суточные рационы не превышали 16 - 17% веса тела.

Самой высокой интенсивностью питания характеризуются личинки *Bl. sphinx*, вес съеденной ими пищи в сутки составляет 45% веса тела. Личинки *Bl. sphinx* уже при длине 2,8 мм имеют хорошо развитые зубы. Это, очевидно, дает им преимущество при поимке и удержании жертвы. Полностью перешедшие на внешнее питание личинки имеют более высокие величины суточного потребления корма. Только личинки карася составляют исключение. В этом возрасте (4,1 - 7,0 мм) они имеют очень низкие суточные рационы: 8 - 9% веса тела. У личинок султанки, *Bl. tentacularis* и *Bl. ravo* суточные рационы в различные годы колеблются от 21,5 до 37,5%.

Суточное потребление корма личинками ставриды составляет от 29 до 44,7%, а личинками *Bl. sphinx* - 48% (см. табл. 50, 51). С ростом личинок относительное потребление пищи уменьшается. Суточные рационы более низкие у личинок ставриды размером свыше 5 мм и личинок султанки размером 5,5 мм, чем у тех же личинок величиной 3,6 - 5,0 и 4,1 - 5,5 мм.

Суточное потребление пищи личинками ставриды длиной 5,1 - 10 мм изменялось в годы наблюдений от 22 до 38% веса тела, т.е. оно было ниже, чем у личинок размером 3,6 - 5,0 мм, на 5 - 6% (1959, 1961 гг.), 10% (1958, 1960 гг.) и 17% (1957 г.) (табл. 51). У личинок султанки размером 5,6 - 10 мм рационы составили 20,5 и 27,5% веса тела, следовательно, на 8 - 10% ниже, чем у личинок султанки размером 4,1 - 5,5 мм (1961, 1962 гг., табл. 50). Нет

Суточные рационы личинок шелко

Вид	Размер личинок, мм	1961 г.				1962 г.			
		Вес личинок, мг	Рацион, мг	Рацион, % к весу тела	Коды пищевого рациона, л м <sup>2</sup> , тмс. экз.	Вес личинок, мг	Рацион, мг	Рацион, % к весу тела	Количество пищевых организмов под 1 м <sup>2</sup> , тмс. экз.
<i>Mullus barbatus</i>	2,2-4,0	0,242	0,03102	12,8	Т36,7	0,196	0,03590	18,5	175,1
	4,1-5,5	0,717	0,20070	28,0	551,0	0,625	0,23430	37,5	415,1
	5,5-10,0	1,889	0,36640	20,5	465,3	1,904	0,52440	27,5	437,5
<i>Diploids annularis</i>	2,2-4,6	0,264	0,03784	14,3	136,7	0,252	0,03180	12,6	175,3
	4,6-6,0	0,744	0,07220	9,9	446,8	0,740	0,06250	8,5	467,9
<i>Blennius tentacularis</i>	2,2-4,0	0,193	0,03380	18,7	136,7	0,187	0,03020	16,1	175,3
	4,1-7,0	0,821	0,17677	21,5	465,8	0,696	0,16580	23,8	437,6
	7,1-10,0	-	-	-	-	1,740	0,48690	22,2	437,6
Bl. pavo	2,2-4,0	-	-	-	-	0,219	0,05900	24,6	175,3
	4,1-7,0	-	-	-	-	0,489	0,15481	32,0	437,6
Bl. sphinx	2,2-4,0	0,189	0,05910	31,3	136,7	0,213	0,09630	45,0	175,3
	4,1-7,0	-	-	-	465,3	0,459	0,21250	48,0	437,3

Т а б л и ц а 51

## Суточные рационы личинок ставриды

Период наблюдений	2,2 - 3,5 мм			3,6 - 5,0 мм			5,1 - 10,0 мм			Количество до пищевых организмов, тыс. экз.		
	Вес личинки, мг	Рацион, мг	Рацион, % к весу тела	Количество пищевых организмов, тыс. экз.	Вес личинки, мг	Рацион, мг	Рацион, % к весу тела	Количество пищевых организмов, тыс. экз.	Вес личинки, мг		Рацион, мг	Рацион, % к весу тела
1957	0,127	0,02896	22,8	59,9	0,901	0,37904	42,0	152,0	2,656	0,66936	25,2	152,2
1958	0,200	0,05000	25,0	157,2	0,821	0,27280	33,3	459,8	2,439	0,56384	23,1	616,0
1959	0,174	0,04786	27,2	34,2	0,482	0,21536	44,7	144,4	1,816	0,69698	38,4	144,4
1960	0,113	0,01960	17,3	99,7	0,547	0,17656	32,3	374,8	2,233	0,50296	22,5	300,9
1961	0,103	0,00210	16,3	136,7	0,387	0,14304	36,0	446,7	2,020	0,69472	31,4	422,2
1962	0,164	0,05912	36,1	175,3	0,547	0,17480	31,9	486,7*	-	-	-	-
1963	0,181	0,04552	25,1	-	0,633	0,18768	29,6	-	-	-	-	-
1965	0,173	0,04256	24,6	-	0,439	0,15560	35,4	-	2,910	0,87360	30,1	-

резких колебаний в суточном потреблении пищи личинками *Bl. tentacularis* различных размеров групп. Рационы личинок 7, I - 10,0 мм составили 22,2 %, лишь на 1,6% ниже, чем у личинок длиной 4, I - 7,0 мм.

Как известно, на величину суточных рационов большое влияние оказывает температура воды. Л.П.Максимова (1961), изучая питание молоди гибрида карпа с амурским сазаном, пришла к выводу, что между интенсивностью питания, весом сеголетков рыб и температурой воды в прудах в период выращивания существует прямая связь. Интересные данные о влиянии температуры на потребление пищи личинками леща Рыбинского водохранилища в экспериментальных и полевых условиях приводит Д.А.Панов (1963). Автор установил, что между показателями потребления пищи и температурой существует четкая зависимость, которая не нарушается даже различиями в кормности водоемов по годам. Так, самый благоприятный по кормности 1961 год по показателям потребления пищи оказался средним вследствие того, что температурный режим в этом году был недостаточно благоприятным. Экспериментальные данные по питанию личинок леща показали, что наиболее чувствительными к понижению температуры воды оказались личинки на ранних этапах развития. Показатели потребления пищи личинками леща на этапе "С" при температуре воды 8°C были примерно в 7 раз ниже, чем при 20°C. Г.И.Шпет (1953) отмечает, что в случае повышения температуры суточный рацион молоди карпа увеличивается значительно, чем у взрослых рыб. Интенсивность питания молоди карпа в водоеме Молдавии при температуре 19,7 - 23°C летом почти в четыре раза выше, чем при температуре 14,7 - 16,3°C осенью (Гримальский, Штутман, Хорьянова, 1955). Изменение интенсивности питания молоди осетра от весны до осени наблюдала В.И.Наумова (1962). Влияние температуры воды на суточное потребление пищи отчетливо выражено у личинок черноморской хамсы.

Величина суточных рационов личинок хамсы меняется в течение нерестового сезона. С повышением температуры от июня до августа суточные рационы увеличиваются (см. табл. 48, 49). Суточные рационы личинок хамсы в ряде наблюдаемых районов в разные годы в условиях близких температур колеблются в очень узких пределах.

Коэффициент корреляции между величинами рационов и средними температурами равен 0,92. Высокая коррелятивная зависимость

свидетельствует о том, что между температурой воды и величиной суточных рационов личинок хамсы существует прямая связь: с повышением температуры (в пределах адаптации) рационы увеличиваются. Это находится в соответствии с общей закономерностью для всех пойкилотермных организмов: изменение интенсивности питания в зависимости от температуры среды обитания.

Суточное потребление пищи личинками хамсы в Азовском море, по-видимому, так же, как и в Черном море, находится в зависимости от температуры воды, определяющей различную интенсивность питания (см. табл. 48, 49).

О зависимости суточного потребления пищи личинками хамсы от температуры воды свидетельствуют также близкие величины рационов одноразмерных личинок в Азовском и Черном морях при близких температурах. Так, в июне 1959 г. в центральной части Черного моря при 20°C рацион личинок размером 3,6 - 6,0 мм составил 7%; в Азовском море при 20°C рацион личинок размером 3,2 - 6,0 мм был равен 8%. Рационы личинок черноморской хамсы в 1960-1961 гг. (Камышовая бухта) при близких температурах имеют сходные величины с рационами одноразмерных личинок азовской хамсы.

Раполагая данными по питанию личинок хамсы в разных условиях обитания в течение ряда лет, мы попытались выявить связь между суточным потреблением пищи и численностью основных потребляемых организмов в планктоне.

Численность кормовых организмов в разных районах Черного моря в периоды наблюдений колебалась от 119,8 до 558,6 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup> в слое 25-0 м. При максимальных концентрациях зоопланктона (558,5 и 446,7 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup>) в июле 1958 (Прибоофорский р-н) и июле 1961 г. (Камышовая бухта) рационы личинок хамсы размером 3,6 - 6,0 мм колебались от 8,4 до 10,7% веса тела. При минимальных концентрациях кормовых организмов (183,5 и 119,8 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup>) в июле 1957 г. (Евпаторийский р-н) и июле 1959 г. (Камышовая бухта) рационы личинок размером 3,6 - 6,0 мм колебались в тех же пределах - от 7,1 до 10,2% веса тела. На основании приведенных данных можно заключить, что величины суточных рационов личинок черноморской хамсы в наблюдаемые годы (1957 - 1961) не зависели от численности кормовых организмов. Зависимость между суточными рационами личинок азовской хамсы от численности потребляемых организмов также не выражена (Дука, 1966).

В Азовском море количество только науплиусов *Sopropoda* в июне 1962 - 1963 гг. составило в среднем 62 - 64 тыс. экз. в 1 м<sup>3</sup>, общая биомасса зоопланктона в эти годы колебалась от 60 мг до 1166 мг в 1 м<sup>3</sup> (неопубликованные данные Маловицкой и Куравлевой, 1962).

В июне 1959 г. в Черном море (центральная часть) количество потребляемых личинками хамсы организмов равнялось лишь 1000 экз. в 1 м<sup>3</sup>, однако рационы одноразмерных личинок в указанные периоды наблюдений в Черном и Азовском морях были близки. Если бы концентрация потребляемых организмов в Черном море не удовлетворяла пищевые потребности личинок хамсы, то рационы одноразмерных личинок в Азовском море были бы во много раз выше, чем в Черном море, ввиду высокой обеспеченности пищей. Однако анализ материала таких различий не показал. Это дает основание предполагать, что имеющиеся концентрации планктона как в Черном, так и Азовском морях удовлетворяют пищевые потребности личинок. Зависимости между суточными рационами разновозрастных групп личинок ставриды, султанки, карася и морских собачек и численностью пищевых организмов также не установлено. Так как на этапе смешанного питания основной пищей личинок всех видов являются науплиусы *Sopropoda*, величины суточного потребления пищи наиболее целесообразно сопоставить только с количеством науплиусов без учета других пищевых организмов.

В годы наблюдений численность науплиусов *Sopropoda* изменялась от 34,2 до 175,3 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup> в слое 25-0 м. В то же время резких колебаний в измерении суточных рационов не наблюдалось (рис. 24, табл. 52).

Отмеченные выше низкие суточные рационы личинок ставриды в период смешанного питания в 1960-1961 гг. мы считаем возможным объяснить преобладанием в это время личинок с низким средним весом (0,103 - 0,113 мг), имеющих сравнительно большой запас желтка. Такие личинки, по-видимому, только переходят на внешнее питание, используют в основном желтковые вещества и поэтому их рационы невелики.

Известно, что суточные рационы определяются в значительной степени весом организма. Средний вес одноразмерных групп личинок каждого вида существенно изменяется по годам в зависимости от того, личинки каких размеров преобладают в группе. Если в пределах каждой группы преобладают личинки больших размеров, средний вес их будет высоким.

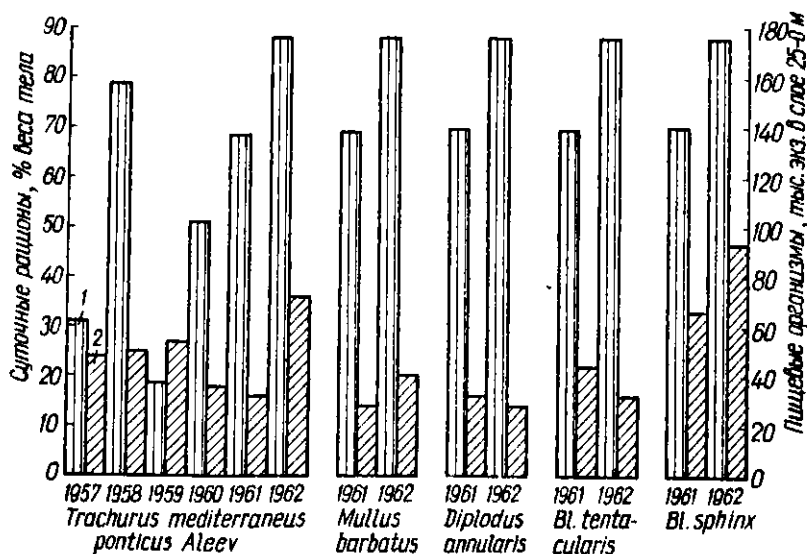


Рис. 24. Изменение суточных рационов личинок и численности пищевых организмов (личинки со смешанным питанием):

1 - численность пищевых организмов, 2 - суточные рационы.

Из сопоставления рационов личинок разных видов в период внешнего питания с численностью потребляемых форм в планктоне видно, что прямая зависимость между рационами и численностью зоопланктона в каждый конкретный период наблюдений отсутствует (коэффициент корреляции равен 0,16) (рис. 24-26).

В настоящее время без специального изучения пищевых потребностей личинок рыб можно с большой осторожностью предположить, что существующие в Черном море концентрации зоопланктона удовлетворяют пищевые потребности личинок на необходимом уровне. Однако совершенно очевидно, что наблюдаемые некоторые изменения суточных рационов личинок не зависят от численности и биомассы планктона. При очень значительных колебаниях этих величин рационы в целом изменяются в небольших пределах.

## Т а б л и ц а 52

Количество основных пищевых организмов (в экземплярах под 1 м<sup>2</sup>  
в слое 25-0 м)

Пищевые организмы	Евпаторийский р-н		Приобсфорский р-н		Камышовая бухта	
	ИМЛЬ-ВГУСТ, 1958 г.	ИМЛЬ-ВГУСТ, 1958 г.	ИМЛЬ, 1959 г.	ИМЛЬ-ВГУСТ, 1960 г.	ИМЛЬ-ВГУСТ 1961 г.	ИМЛЬ-ВГУСТ 1962 г.
<i>Sopropoda, nauplii</i>	59876	157221	34227	99720	136765	175362
<i>Oithona minuta</i>	123589	396370	85582	210955	309920	261777
<i>Paracalanus parvus</i>	28590	62437	24582	64167	93670	49577
<i>Podon polyphemoides</i>	368	975	730	1988	197	450
<i>Fenilia avirostris</i>	-	324	-	25745	18622	30765
<i>Lamellibranchiata, veliger</i>	-	-	48937	23642	15042	26690
<i>Gastropoda, veliger</i>	-	-	13222	6302	4207	8382

1  
146  
1

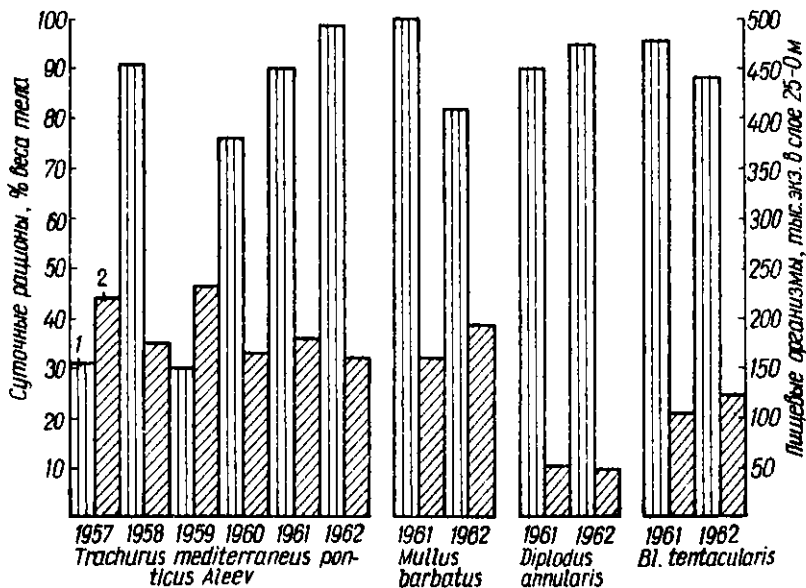


Рис. 25. Изменение суточных рационов личинок и численности пищевых организмов (личинки, перешедшие на внешнее питание). Обозначения те же, что на рис. 24.

#### ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК РЫБ

На основе анализа большого материала по питанию рыб М.В.Желтенкова (1963) пришла к заключению "что пищевые взаимоотношения возникают либо между организмами разных трофических уровней, либо в пределах одного трофического уровня в результате использования разными видами одного и того же пищевого объекта". Точное суждение о пищевых отношениях можно получить, по мнению М.В.Желтенковой (1963), только при изучении видовых особенностей питания и глубоком анализе характера использования рыбами кормовой базы.

Вместе с тем во многих работах оценка пищевых отношений рыб ограничивается лишь выявлением качественных спектров и индексов пищевого сходства. При этом не принимаются во внимание ве-

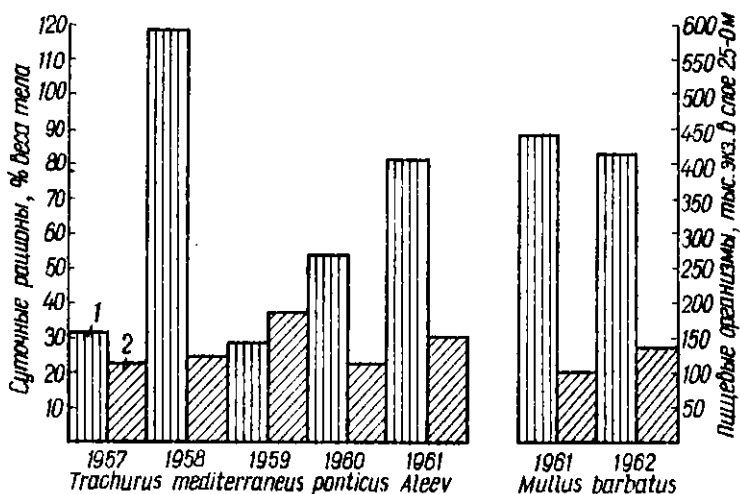


Рис. 26. Изменение суточных рационов личинок (размером от 5, I до 10 мм) и численность пищевых организмов. Обозначения те же, что на рис. 24.

личины выедания потребляемых форм, количественные показатели потребления сходных организмов разными видами, а также численность и распределение последних (Лапицкая, 1954; Назвич, 1955; Бокова, 1959; Schelbourne, 1962; Вашкевичюте, 1963, и др.).

Л. Н. Лапицкая приводит данные по пищевым взаимоотношениям 13 видов молоди рыб Цимлянского водохранилища. Наличие конкуренции у различных видов автор устанавливает путем сопоставления индексов наполнения кишечника пищей. На основании сходства спектров питания и степени наполнения кишечника она предполагает, что молодь "второстепенных" рыб "объедает" молодь ценных рыб. Такое заключение неубедительно, так как сходный спектр питания при высокой биомассе кормовых организмов не свидетельствует о конкурентных взаимоотношениях. Исследователи, привлекающие наряду с индексами пищевого сходства другие данные для характеристики межвидовых отношений, зачастую приходят к выводу, что индекс пищевого сходства при благоприятных кормовых условиях не свидетельствует о напряженных пищевых взаимоотношениях (Летипа, 1955; Zarkin, 1956; Тимакова, 1957; Базикало-

ва и Вилисова, 1959; Ярошенко, Томнатик, Набережный, Вальковская, Карлов, 1960; Nilsson, 1960; Горбунов и Косова, 1961; Извекова, 1964, и др.).

А.А.Шорыгин (1946) разработал количественный способ определения конкуренции у рыб. Сила пищевой конкуренции между двумя видами зависит, по мнению А.А.Шорыгина, главным образом от степени сходства в составе их пищи и отношения количества потребленной обоими конкурентами общей для них пищи к количеству ее в водоеме. За индекс пищевого сходства принимается сумма наименьших процентов, взятых из спектров питания конкурентов. На основании многолетних наблюдений по питанию пелагических личинок рыб Черного моря было выявлено, что на ранних этапах развития личинки питаются в основном науплиусами *Sopropoda* и *Oithona minuta* (свыше 80% общего наполнения кишечника). Исходя из этого, пищевое сходство личинок разных видов рассматривается только по указанным формам.

В табл. 53, 54 приводятся данные о пищевом сходстве личинок в летнее время, т.е. в период наиболее высоких концентраций их в планктоне (Камышовая бухта, июнь-август, 1961-1962 гг.). Для этого района наблюдений в указанные годы определено суточное потребление корма, помимо хамсы и ставриды, другими массовыми личинками - султанкой, карасем и личинками сем. *Blennidae*. Для более тщательного анализа поставленного вопроса, пищевое сходство рассматривается для личинок drobных размерных категорий, когда оно может быть наиболее четко выражено.

Анализ данных 1961 г. показывает, что самые мелкие личинки (2,2-2,5 мм) в момент перехода на экзогенное питание имеют очень высокие индексы пищевого сходства по науплиусам *Sopropoda* (78-83%). С возрастом личинок процент науплиусов в их пище уменьшается. У личинок 3,6-7,0 мм длиной индекс пищевого сходства по науплиусам не превышает 16,7%.

Пищевое сходство по *Oithona minuta* у личинок размером 2,6-3,0 мм не выражено. Более крупные личинки (3,1-4,5 мм) имеют индексы пищевого сходства в основном по *O. minuta* (от 11,2 до 26,8%). Личинки, полностью перешедшие на внешнее питание (3,6-7,0 мм) по *O. minuta* имеют наиболее высокие индексы пищевого сходства. Особенно высокие индексы по этому виду наблюдаются у личинок хамсы, ставриды и султанки (69,2-75,0%). В пище личинок карася и морских собачек большое значение имеют *Gladosega*, поэтому по *O. minuta* индексы пищевого сходства у них в основном не превышают 30%.

Т а б л и ц а 53

Пищевое сходство личинок по наушисам Сорерода (А) и  
Oithona minuta (Б) (Камышовая бухта, 1961 г.)

		2,2 - 2,5 мм				2,6 - 3,0 мм					
Хам- са	Стар- рида	Сул- танка	Карась	Bl. tetra-	Bl. tascu-	Bl. Ham-	Стар- рида	Сул- танка	Кар- рась	Bl. tascu-	Bl. ра-
				laris:	spinx:	sa:	рида	танка	рась	laris:	spinx:
А											
Хамса	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Старрида	0	78,6	78,6	78,6	-	-	0	72,7	70,2	58,7	24,6
Султанка	-	78,6	0	82,3	83,4	-	72,7	0	70,2	58,7	24,6
Карась	-	78,6	82,3	0	82,3	-	70,2	70,2	0	58,7	24,6
Bl. tentacularis	-	78,6	83,4	82,3	0	-	58,7	58,7	58,7	0	24,6
Bl. spinx	-	-	-	-	-	-	24,6	24,6	24,6	24,6	0
Bl. ravo	-	-	-	-	-	-	49,2	49,2	49,2	49,2	24,6
Б											
Хамса	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Старрида	-	-	-	-	-	-	0	4,6	2,7	1,6	13,9
Султанка	-	-	-	-	-	-	4,6	0	2,7	1,6	4,6
Карась	-	-	-	-	-	-	2,7	2,7	0	2,7	2,7
Bl. tentacularis	-	-	-	-	-	-	1,6	1,6	1,6	0	1,6
Bl. spinx	-	-	-	-	-	-	13,9	4,6	2,7	1,6	0
Bl. ravo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл. 53

		3,1 - 4,5 мм					3,6 - 7,0 мм							
		Хамса	Став- ряда	Сул- танка	Карась	Вл. tent.	Вл. sphinx	Вл. ра- во	Хамса	Став-Сул- ряда танка	Карась	Вл. tent.	Вл. sphinx	Вл. раво
Хамса		0	72,7	77,4	60,8	59,0	84,0	41,0	0	7,0	11,3	11,3	2,6	11,3
Ставрида		72,7	0	7,1	7,0	7,0	7,0	7,0	0	4,5	4,5	4,5	4,6	4,5
Султанка		77,4	7,0	0	60,8	59,1	77,4	41,2	11,3	4,5	16,8	11,3	2,7	11,3
Карась		60,8	7,0	60,8	0	59,1	60,2	41,2	11,3	4,5	16,7	0	2,7	11,3
<i>Bl.tentacularis</i>		59,0	7,0	59,1	59,1	0	59,1	41,2	11,3	4,5	11,3	11,3	0	2,7
<i>Bl.sphinx</i>		84,0	7,0	77,4	60,2	59,1	0	41,2	2,6	4,5	2,7	2,7	0	2,7
<i>Bl. pavo</i>		41,0	7,0	41,2	41,2	41,2	41,2	0	11,3	4,5	11,3	11,3	2,7	0
Хамса		0	11,2	11,2	11,2	11,2	11,2	11,2	0	75,0	72,6	37,6	49,1	22,8
Ставрида		11,2	0	21,8	16,7	26,8	-	16,2	75,0	0	69,2	29,4	19,1	22,8
Султанка		11,2	21,8	0	16,7	21,8	-	16,2	72,6	69,2	0	29,4	19,1	22,8
Карась		11,2	16,8	16,7	0	16,7	-	16,2	37,6	29,4	29,4	0	19,1	22,8
<i>Bl.tentacularis</i>		11,2	26,8	21,8	16,7	0	-	16,2	49,1	19,1	19,1	19,1	0	19,1
<i>Bl. sphinx</i>		11,2	-	-	-	-	-	-	22,8	22,8	22,8	19,1	0	20,5
<i>Bl. pavo</i>		11,2	16,2	16,2	16,2	16,2	-	0	20,1	20,5	20,5	19,1	20,5	0

Т а б л и ц а 54  
Личное сходство личинок по наушлицам Сорерода (А) и Ойфона млнута (Б)  
(Камышовая бухта, 1962)

	2,2 - 4,5 мс						3,6 - 7,0 мм									
	Став- рида	Султан- ка	Ка- рась	Вл.тен- таcular- spinx	Вл. раво	Став- рида	Сул- танк	Ка- рась	Вл.тен- таcularis	Вл. право	Став- рида	Султан- ка	Ка- рась	Вл.тен- таcularis	Вл. право	
Ставрида	0	72,7	71,1	72,7	49,9	69,5	0	13,1	13,1	13,1	13,1	13,1	13,1	13,1	13,1	
Султанка	72,7	0	71,1	77,3	49,9	69,5	13,1	0	37,1	16,2	14,3	14,3	14,3	20,5	20,5	
Карась	71,1	71,1	0	71,1	49,9	69,5	13,1	37,1	0	16,2	14,3	14,3	14,3	20,5	20,5	
Вл.tentacularis	72,7	77,3	71,1	0	49,9	69,5	13,1	16,2	16,2	0	14,3	14,3	14,3	16,2	16,2	
Вл.spinx	49,9	49,9	49,9	49,9	0	49,9	13,1	14,3	14,3	14,3	0	14,3	0	14,3	14,3	
Вл.право	69,5	69,5	69,5	69,5	49,9	0	13,1	20,5	20,5	16,2	14,3	14,3	0	0	0	
							Б									
Ставрида	0	11,9	6,0	3,8	10,0	13,9	0	35,6	22,8	40,9	0,26	0,26	23,3	23,3	23,3	
Султанка	11,9	0	6,0	3,8	11,9	10,0	35,6	0	22,8	35,6	0,26	0,26	23,3	23,3	23,3	
Карась	6,0	6,0	0	3,8	6,0	6,0	22,8	22,8	0	22,8	0,26	0,26	23,3	23,3	23,3	
Вл.tentacularis	3,8	3,8	3,8	0	3,8	3,8	40,9	35,6	22,8	0	0,26	0,26	23,3	23,3	23,3	
Вл.spinx	10,0	11,9	6,0	3,8	0	10,0	0,26	0,26	0,26	0,26	0	0,26	0,26	0,26	0,26	
Вл.право	13,9	10,0	6,0	3,8	10,0	0	23,3	23,3	23,3	23,8	0,26	0,26	0,26	0,26	0,26	

Рассмотренные показатели пищевого сходства и качественный спектр питания личинок свидетельствуют о том, что в естественных условиях в различные годы наблюдений личинки морских рыб в момент перехода на экзогенное питание имеют наиболее высокие индексы пищевого сходства по основным для всех видов объектам - науплиусам *Sorerosa*. С увеличением размеров личинок появляются, как уже отмечено, "излюбленные" организмы, что ведет к ослаблению внутривидовых пищевых взаимоотношений. При анализе вопроса о пищевой конкуренции помимо данных о количестве потребляемых организмов необходимо учитывать величины их выедания. Суммарное количество организмов, потребляемое личинками разных видов в течение суток, рассчитано по суточным рационам, выраженным в миллиграммах (см. табл. 48-51), процентному соотношению основных пищевых компонентов (см. табл. 38-47) и их среднему весу.

Представлено о количестве потребляемых пищевых компонентов дают таблицы 55-58.

Т а б л и ц а 55

Суточные рационы личинок хамсы  
размером 3,6 - 6,0 мм

Период наблюдений	Пищевые организмы	Рацион	
		мг	экземпляры
1957, УП-УШ	Nauplii	0,00170	5
	Oithona	0,00688	2
1958, УП-УШ	Nauplii	0,00164	5
	Oithona	0,00830	2
1959, УI	Nauplii	0,00133	4
	Oithona	0,00670	2
1960, УI	Nauplii	0,00420	II
	Oithona	0,00210	I
1960, УП	Nauplii	0,00416	II
	Oithona	0,00208	I
	Lamellibranch veliger	0,00104	4
1961, УI	Nauplii	0,00774	2I
1961, УП	Nauplii	0,01099	30
	Oithona	0,00138	I

Суточные рационы

Период наблюдений	Средний вес личинок, мг	2,2 - 3,5 мм			Средний вес личинок, мг	Пищевые организмы
		Рацион		экземпляры		
		мг				
1957	0,127	Nauplii	0,02484	69	0,901	O. minuta P. parvus P. avirostris
		O. minuta	0,00414	1		
1958	0,200	Nauplii	0,03750	104	0,821	O. minuta P. parvus P. polyphem.
		O. minuta	0,01250	3		
1959	0,174	Nauplii	0,02960	82	0,482	Nauplii O. minuta P. parvus
		O. minuta	0,11776	5		
1960	0,113	Nauplii	0,00980	27	0,547	Nauplii O. minuta P. parvus P. polyphem.
		O. minuta	0,00980	3		
1961	0,103	Nauplii	0,00210	6	0,387	Nauplii O. minuta
		O. minuta	0,00062	1		
1962	0,164	Nauplii	0,04434	123	0,547	Nauplii O. minuta P. parvus
		O. minuta	0,01478	4		

личинки ставриды

3,6 - 5,0 мм		Средний вес ли- чинок, мг	Пищевые организмы	5,1 - 10,0 мм	
Рацион				Рацион	
мг	экземп- ляры			мг	экземпляр- ы
0,08424	159	2,656	<i>O. minuta</i>	0,25101	72
0,16848	17		<i>P. parvus</i>	0,33468	34
0,012636	39		<i>P. avirostris</i>	0,08367	26
0,21217	60		Nauplii	0,28192	531
0,03031	3	2,439	<i>O. minuta</i>	0,14096	40
0,03031	9		<i>P. parvus</i>	0,14096	14
0,02153	41		<i>O. minuta</i>	0,52274	149
0,15078	43	1,816	<i>P. parvus</i>	0,17424	18
0,04308	4				
0,00981	18		<i>O. minuta</i>	0,12574	36
0,13734	39	2,233	<i>P. parvus</i>	0,06287	6
0,01962	2		<i>P. avirostris</i>	0,31435	97
0,00981	3				
0,01100	21		<i>O. minuta</i>	0,38082	109
0,13200	38	2,020	<i>P. parvus</i>	0,19041	19
			<i>P. avirostris</i>	0,06347	10
0,01748	33	-	-	-	-
0,012236	35	-	-	-	-
0,03496	4	-	-	-	-

Т а б л и ц а 57

Суточные рационы личинок карася и султанки

Бид	Размер личинок, мм	1961 г.			1962 г.				
		Средний вес личинки, мг	Пищевые организмы	Рацион		Средний вес личинки, мг	Пищевые организмы	Рацион	
				мг	экземпляры			мг	экземпляры
Султанка	2,2-4,0	0,242	Науплии	0,02480	69	Науплии	0,03143	87	
			Ойфона	0,00620	2	Ойфона	0,00449	1	
	4,1-5,5	0,717	Науплии	0,03150	60	Науплии	0,08520	160	
			Ойфона	0,15750	50	Ойфона	0,08520	24	
			Фенилия	0,01050	10	Фодон	0,06390	19	
5,6-10,0	1,889	Ойфона	0,32200	92	Ойфона	0,36708	105		
		Фенилия	0,06440	20	Фодон	0,15732	26		
Карась	2,2-4,0	0,269	Науплии	0,02646	73	Науплии	0,02724	76	
			Ойфона	0,00756	2	Фенилия	0,00454	1	
	4,1-6,0	0,744	Фенилия	0,00378	1	Науплии	0,03572	64	
			Науплии	0,02407	45	Ойфона	0,01788	5	
			Ойфона	0,02407	7	Фодон	0,00893	2	
			Фенилия	0,02407	7				

## Суточные рационы личинок сем. Blenniidae

Вид	Размеры личинок, мм	1961 г.			1962 г.				
		Средний вес личинок, мг	Пищевые организмы	Рацион	Средний вес личинок, мг	Пищевые организмы	Рацион		
								экземпляры	мг
Blennius tentaculatus	2,2-4,0	0,198	Nauplii	0,02254	63	Nauplii	0,02685	74	
			Oithona	0,01127			Podon		0,00335
	4,1-7,0	0,821	Nauplii	0,01964	37	Nauplii	0,03316	62	
			Oithona	0,09820			Oithona		0,06632
Bl. pavo	2,2-4,0	-	Podon	0,01964	3	Podon	0,06632	II	
			Penilia	0,03928		Penilia			
Bl. sphinx	4,1-7,0	-	Nauplii	0,08546	98	Nauplii	0,01510	42	
			Oithona	0,01182		Oithona	0,00377		I
			Podon	0,01182		Podon	0,01133		2
						Nauplii	0,04250	80	
						Podon	0,17000	28	

данных об интенсивности питания, численности личинок хамсы и ставриды, степени сходства в их питании, а также величин выедания.

А.П.Гладких (1954) наблюдала в Цимлянском водохранилище "очень тесные пищевые связи между молодью многих исследованных рыб, но благодаря разреженности стад промысловых рыб при огромных площадях нагула и массовому развитию доступного корма эта конкуренция (в первый год залития водохранилища) не являлась опасной, о чем свидетельствует хороший темп роста этих рыб в водохранилище".

А.Я.Базикалова и И.К.Вилисова (1959) считают, что питание сходными объектами еще не указывает на напряженные пищевые взаимоотношения. Запасы пищи настолько велики, что среди видов одного фаунистического комплекса не возникает необходимости в расхождении спектров питания.

На примере питания многих беспозвоночных, составляющих биоценоз цистозиры Черного моря, И.И.Грезе (1965) также показала, что сходство пищевых спектров при больших запасах пищи не свидетельствует о конкурентных взаимоотношениях.

#### В ы в о д ы

1. Личинки всех изученных массовых рыб Черного моря, за исключением хамсы, характеризующейся особым типом питания, обладают высокой пищевой пластичностью. В пищевом спектре личинок ставриды, султанки и карася насчитывается 8-12 видов планктонных организмов, а у личинок бычков и собачек - до 20. Личинки перечисленных видов рыб обитают преимущественно в прибрежных районах. Личинки хамсы, обитающие по всему пространству моря, имеют ограниченный спектр питания, включающий два-три вида планктонных организмов.

2. Основными объектами питания массовых летнеразмножающихся рыб Черного моря являются науплиусы и метанауплиусы: *Sopropoda*, *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Podon polyphemoides*, *Penilia avirostris*. В питании личинок каждого вида отчетливо выражено доминирующее значение того или иного организма.

3. При широком пищевом спектре основное значение в питании личинок каждого вида в разные периоды наблюдений и, следовательно, при различных концентрациях планктона, принадлежит "излюбленным формам" составляющим более 80% веса пищевого комка.

4. Суточные рационы личинок разных видов колеблется в пределах (от 4 до 18% веса тела). Самой низкой интенсивностью пи-

Исходя из количественного распределения личинок разных видов рыб под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря (в слое 0-25 м), количества потребляемых организмов одной личинкой в течение суток и численности основных пищевых организмов, были рассчитаны величины выедания кормовых организмов в разных районах наблюдений. Рационы личинок хамсы и ставриды определялись для каждого года наблюдений. Рационы личинок барабули, карася и морских собачек рассчитаны только для двух нерестовых сезонов (1961-1962 гг.). Для других периодов наблюдений за рационы для этих личинок принята средняя величина.

Если исходить из индексов пищевого сходства, то можно было бы предположить, что у всех личинок в период перехода на внешнее питание выражены конкурентные отношения. Однако расчет показал, что суммарное суточное потребление личинками рыб того или иного пищевого объекта составляет малую величину. Потребление науплиусов *Sopropoda* равняется, в основном, не более 1,5% (табл. 59) и только в одном случае (Камышовая бухта, 1959 г.) - 10%. Сравнительно высокий процент выедания в этот период наблюдений определялся низкой численностью науплиусов в планктоне и высокой - личинок. Это ни в коей мере не отразилось на показателях питания личинок. Как и в другие периоды наблюдений, личинки всех видов, за исключением личинок хамсы, характеризующихся особым типом питания, встречались в это время с наполненными кишечниками; суточные рационы личинок были такими же, как и в других районах.

Интересно отметить, что потребление науплиусов в открытом море (1958), где встречались только личинки хамсы и ставриды, составляло очень низкий процент (0,21) несмотря на высокую численность личинок. Потребление всех других пищевых организмов ничтожно мало (см. табл. 59).

На основании данных о питании личинок рыб планктонными организмами можно судить о том, в каком количестве последние используются личинками в период их наиболее высокой численности (июль-август). Как показано, эта доля составляет в среднем 1,31%, т.е. она чрезвычайно мала. Следовательно, не "пищевой фактор" ограничивает выживание личинок рыб; питание сходными объектами свидетельствует о том, что запасы пищи велики и потребности в расхождении спектров питания не возникает.

Вывод Р.М. Павловской (1958а) о том, что в Черном море в 1953-1954 гг. личинки крупной ставриды были опасными конкурентами личинок хамсы мало убедителен, так как автор не приводит

Выдание основных пищевых

Период и район наблюдений	Пищевые организмы	Хамса		Ставрида	
		Количество личинок под 1 м <sup>2</sup>	Рацион, экземпляры	Количество личинок под 1 м <sup>2</sup>	Рацион, экземпляры
Евпаторийский, 1957 г.	Nauplii, Copepoda		30		377
	Oithona minuta	6	12	3	1
	Paracalanus parvus				34
Прибосфорский, 1958 г.	Nauplii, Copepoda		240		104
	Oithona minuta	48	96	3	123
	Paracalanus parvus				6
	Podon polyphemoides				18
Камышовая бухта, 1959 г.	Nauplii, Copepoda	9	36	20	1180
	Oithona minuta		18		520
	Paracalanus parvus				42
Камышовая бухта, 1960 г.	Nauplii, Copepoda		143		108
	Oithona minuta	13	13	5	123
	Paracalanus parvus				6
	Podon polyphemoides				9
Камышовая бухта, 1961 г.	Nauplii, Copepoda		405		63
	Oithona minuta	27	27	3	114
	Penilia avirostris				
Камышовая бухта, 1962 г.	Nauplii, Copepoda		385		189
	Oithona minuta	35	35	9	74
	Paracalanus parvus				8

организмов личинками рыб

Султанка		Карась		Blenniidae		Gobiidae		Об- щее ко- ли- чест- во личи- нок под I м	Общая ра- цион, экзе- мпля- ры	Числен- ность пищевых орга- низмов, экземп- ляры	Выделение, %
Коли- чест- во личи- нок под I м	ра- цион, экзе- мпля- ры	Коли- чест- во ли- чинок под I м	ра- цион, экзе- мпля- ры	Коли- чест- во ли- чинок под I м	ра- цион, эк- земп- ляры	Коли- чест- во ли- чинок под I м	ра- цион, эк- земп- ляры				
	94		276		58		116		951	59876	1,58
I	19	2	8	I	13	2	26	15	79	123589	0,06
									34	28590	0,12
									51	344 157221	0,21
									6	219 396370	0,05
									18	6 62487	0,01
										18 975	2,00
	1128	4	552	6	348		290		8534	34227	10,33
I2	228		16		78	5	65	56	925	85582	1,08
									42	24582	0,17
	188		276		58		174		947	99720	0,95
2	38	2	8	I	13	3	39	26	234	210955	0,11
									6	64167	0,01
									9	1988	0,46
	129		280		200		450		1528	136765	1,11
2	52	5	25	4	62	9	140	50	420	309920	0,13
	10		23		24		51		III	18622	0,60
	988		440		334		334		2670	175362	1,52
8	100	2	5	5	57	5	57	58	328	261777	0,12
									8	49577	0,01

тания характеризуются личинки хамсы (4-12%). Личинки ставриды, султанки, карася и морских собачек питаются значительно интенсивнее хамсы. Из перечисленных видов наименьшие суточные рационы имеют личинки карася (13-14%), наибольшие - личинки ставриды (22-45%) и *B1. sphinx* (45-48%).

5. В светлое время суток личинки ставриды, султанки, карася, морских собачек и бычков с пустыми кишечниками не встречаются. Наличие большого количества личинок хамсы с пустыми кишечниками (40-50%) обусловлено особенностями их питания. Личинки хамсы захватывают пищу через большие интервалы, новый захват пищи наступает только после эвакуации из кишечника переваренных остатков.

6. Отчетливо выражена прямая связь между суточным рационом личинок хамсы и температурой воды (коэффициент корреляции равен 0,92). Зависимость между суточными рационами личинок и численностью потребляемых организмов в планктоне не выражена (коэффициент корреляции равен 0,16).

7. Исходя из индексов пищевого сходства можно было бы предположить, что у всех личинок при переходе на внешнее питание выражены напряженные конкурентные отношения. Однако прямой расчет показал, что суммарное суточное потребление личинками рыб пищевых объектов составляет весьма небольшой процент. Высокие индексы пищевого сходства при низких величинах выедания планктонных организмов личинками рыб дают основание считать, что конкурентные отношения у них не выражены.

## Г Л А В А 6

### ОБ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ И ПРИЧИНАХ СМЕРТНОСТИ

#### ЛИЧИНОК МАССОВЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

В настоящее время в трофологии большое значение приобретает изучение интенсивности питания личинок рыб и обеспеченности их пищей в период перехода на внешнее питание. Большинство исследователей при анализе этих вопросов исходят из представления о равномерном распределении потребителей и пищевых организмов. Наряду с этим хорошо известно, что обеспеченность рыб пищей определяется не только общей величиной продукции кормовых организмов, но и особенностями ее распределения. Проведенные нами в этом направлении исследования позволили прийти к заключению о том, что суждение об обеспеченности пищей только на основании данных о количестве пищевых объектов в том или ином объеме приводит к ошибочной оценке рассматриваемой связи.

В результате проведенных нами наблюдений за питанием личинок массовых рыб Черного моря выявлены важные особенности, свидетельствующие о том, что существующие в Черном море концентрации планктона удовлетворяют пищевые потребности личинок на необходимом уровне (глава 5). Рассмотрены также некоторые эколого-приспособительные особенности личинок, направленные на смягчение конкурентных межвидовых взаимоотношений (глава 3). Было показано, что основной процент гибели личинок хамсы и ставриды приходится на период желточного питания, т.е. на тот период, когда организм находится вне зависимости от наличия пищи в море (Дехник, 1960, 1963а, 1964). На основании этих данных и наблюдений за питанием личинок ставриды (Синюкова, 1963а, б, 1964) и хамсы (Дука, 1961, 1966) Т.В.Дехник предположила, что кормовой фактор не является определяющим в выживании личинок хамсы и ставриды - самых многочисленных видов в летнем планктоне. Наша попытка подойти к количественной оценке обеспеченности пищей личинок рыб, исходя из равномерного распределения пищевых объемов в море, привела к полному несоответствию между пищевыми потребностями личинок и возможностью их удовлетворения. Рассмотрим это положение на примере личинок ставриды в период их перехода на активное питание. Размеры таких личинок колеблются от 2,2 до 2,5 мм.

Спектр питания личинок составляет шесть видов планктонных организмов. Основное значение имеют науплиусы *Soperoa* (78,6% по весу, 64,8% по количеству, частота встречаемости 89,4%). Второе место занимают *Metacyclis mediterranea* (соответственно II,4, 18,6 и 32%).

Наиболее достоверной характеристикой питания является суточный рацион. Рационы личинок ставриды в момент перехода на внешнее питание составляют 15-17%. Одна личинка ставриды в сутки съедает 22-34 науплиуса *Soperoa* (табл.60).

Т а б л и ц а 60

Суточные рационы личинок ставриды  
размером 2,2 - 2,5 мм

Период наблюдений	Вес личинки, мг	Среднесуточное наполнение кишечника, мг	Суточные рационы			Количество науплиусов		
			мг	% к весу тела	экземпляры	в 1 м <sup>3</sup>	в 1 см <sup>3</sup>	в 800 см <sup>3</sup>
1961	0,059	0,00117	0,00936	15,9	26	2578,7	0,002578	2
1962	0,047	0,00101	0,008091	17,2	22	0009,2	0,006099	5
1963	0,068	0,00152	0,01216	18,0	34	-	-	-

При анализе вопроса об обеспеченности пищей личинок необходимо знать не только чем они питаются и в каких количествах потребляют пищу, но и когда и как они ее находят. Для решения этого вопроса проводят определение скорости движения личинок и их жертв. Средняя скорость движения науплиусов *Sorerosa*, основного объекта питания личинок ставриды, составляет 12-18 мм/мин (Петипа, 1959). По методике, предложенной В.С.Ивлевым (1964), определялась скорость движения личинок ставриды, султанки, морского карася, морской коровы и морского язика в двух- и четырехдневном возрасте. Все личинки выращивались в лабораторных условиях из икринок, собранных в море.

Скорость и характер движения у разновозрастных личинок существенно различны (табл. 61, 62).

Т а б л и ц а 61  
Скорость движения личинок в двухдневном  
возрасте (в см/мин)

Номер опыта	Ставрида	Султанка	Морской карась	Морская корова	Морской язык
1	8,50	9,50	12,70	4,30	3,25
2	8,80	6,35	5,90	5,20	8,45
3	9,40	14,00	13,23	3,90	3,32
4	8,00	5,00	11,20	3,10	3,34
5	9,70	8,10	7,80	-	4,47
6	8,40	-	-	-	-
Средняя скорость движения	8,80	8,59	10,16	4,10	3,56

В первый день после выклева личинки всех видов большую часть времени находятся в состоянии покоя. Они перемещаются только на короткие расстояния по прямой линии или по кругу, производя волнообразные движения хвостом (плавают желточным мешком вверх). Между короткими перемещениями возникает длительная пауза. На второй день личинки находятся в том же положении - спиной вниз; периоды покоя сокращаются, личинки становятся более активными. Помсковый инстинкт еще не наблюдается (у личинок ставриды, султанки и карася в возрасте двух суток только намечается ротовая ямка,

Т а б л и ц а 62

Скорость движения личинок в четырехдневном  
возрасте (в см/мин)

Номер опыта	Ставрида	Султанка	Морской карась	Морская корова	Морской язык
1	18,60	15,80	13,31	4,40	8,30
2	24,80	25,20	10,90	4,00	10,16
3	25,60	18,40	10,40	4,10	9,76
4	16,90	25,80	6,35	4,30	7,50
5	18,80	16,50	25,40	4,10	9,16
6	29,20	27,80	29,30	3,80	6,02
7	15,90	28,00	27,00	-	-
8	17,90	14,90	18,80	-	-
Средняя скорость движения	20,90	21,50	17,00	4,10	8,50

у морского языка рот прорезан, личинки морской коровы выклеваются с прорезанным ртом).

Скорость движения личинок с прогонистым телом (ставрида, султанка, морской карась) более, чем в два раза превышает скорость движения личинок, имеющих высокое тело, широкую плавниковую кайму и большой шаровидный (морской язык) или яйцевидный (морская корова) желточный мешок.

В четырехдневном возрасте у личинок ставриды, султанки и карася прорезается рот. Они принимают нормальное положение (плавает спиной вверх), желток в значительной степени уменьшается, наблюдается поисковый инстинкт. В естественных условиях личинки в этот период переходят на экзогенное питание, поэтому в дальнейшем при расчетах пройденного пути принята скорость движения личинок четырехдневного возраста. Из сравнения данных таблиц 61 и 62 видно, что с возрастом скорость движения личинок ставриды, султанки и карася значительно увеличивается (от 8,5 до 21,5 см/мин). Изменяется и характер их движения. Наряду с плавным перемещением личинки часто совершают резкие броски на расстояние от 3 до 8 см. У личинок морской коровы и морского языка в этом возрасте еще сохраняется большой желточный мешок, что не позво-

ляет им делать стремительные броски, поэтому средняя скорость их движения значительно меньше, чем у личинок с тонким прогонистым телом.

Интересно отметить, что средняя скорость движения личинок морской коровы остается без изменения в то время, как у личинок морского языка скорость движения возрастает более, чем в два раза. Это связано с тем, что форма тела морской коровы остается без изменения, а морского языка - удлиняется (становится более прогонистым).

Средняя скорость движения четырехдневных личинок разных видов рыб колеблется от 4,1 до 21,5 см/мин (см. табл. 62). В то же время средняя скорость движения основных объектов питания - науплиусов составляет 1,2 - 1,8 см/мин (Петипа, 1959). Следовательно, личинки рыб, передвигаясь значительно быстрее своей жертвы (в 2-12 раз), имеют возможность активно преследовать ее. О том, что личинки морских рыб хватают убегающую от них жертву, свидетельствует и положение пищи в кишечнике: науплиусы (за небольшим исключением) лежат в кишечнике личинок абдоменом в направлении к заднему концу тела личинки. Таким образом, способ питания пелагических личинок характеризует их как "преследователей". В.С. Ивлев отнес личинок ставриды по типу питания к "звсащичкам". Очевидно, это связано с тем, что в расчетах автор (1961) ошибочно принял скорость движения науплиусов в десять раз больше действительной (12-18 см/мин вместо 12-18 мм/мин). Личинки ставриды, двигаясь в среднем со скоростью 21 см/мин, в течение светлого времени суток (16 часов) проходят расстояние, равное 200 м. Максимальное расстояние, при котором личинка может схватить свою жертву, по данным В.С.Ивлева (1961), составляет примерно 1 мм. При переводе линейных мер в кубические находим, что личинки ставриды, султанки и карася облавливают объем воды, равный 800 см<sup>3</sup>. Если исходить из равномерного распределения зоопланктона, то очевидно, что в этом объеме воды личинки могут встретить в течение светлого времени суток только от двух до пяти науплиусов (см. табл. 60). При таком положении все личинки должны были бы погибнуть от недостатка пищи. Однако многолетние наблюдения за питанием личинок ставриды, султанки, карася, морских собачек и бычков показали, что в естественных условиях (при различной концентрации кормовых организмов в планктоне) в светлое время суток кишечник личинок всегда заполнен пищей разной

степени переваренности. Следовательно, личинки в течение дня непрерывно захватывают корм.

Суточные рационы личинок, рассчитанные по эмпирическим данным, составляют от 22 до 34 науплиусов (см. табл. 60). Разовая порция пищи личинок состоит обычно из двух - пяти организмов.

Итак, непрерывность питания в светлое время суток, высокие суточные рационы, большая разовая порция пищи свидетельствуют, что личинки могут встретить (и в действительности встречают) в течение суток не два - пять кормовых организма, а значительно больше, что возможно только при условии "пятнистости", неравномерности распределения пищевых организмов. В.М.Медников (1962) подсчитал, что при условии равномерного распределения пресноводный планктон не может покрыть расход энергии на добычу его рыбами таких размеров, какие имеют синец, чудской сиг, рипус. Автор приходит к выводу, что "биомасса планктона без учета размеров составляющих ее планктеров и дисперсии их распределения не может характеризовать условия нагула планктофагов" и ставит вопрос о необходимости определения показателей агрегатности кормовых организмов.

Большое значение характеру распределения кормовых организмов придавал В.С.Ивлев (1955, стр.36): "В определенных границах, даже в естественной обстановке, явление агрегатности может оказаться доминирующим, перекрывая влияние, оказываемое на размеры рациона хищника той или иной средней плотностью популяций жертв." "Чем неравномернее распределено одно и то же количество пищевого материала в одном и том же пространстве, тем интенсивнее он используется животным потребителем" (Ивлев, 1955, стр. 23).

Выше отмечалось, что в светлое время суток кишечник личинок ставриды, султанки, морского карася, морских собачек всегда заполнен пищей, что возможно, очевидно, только при условии "пятнистого" распределения пищевых организмов. Личинки рыб, которые всегда плавают стайками, отыскивают скопления науплиусов и держатся на них, имея возможность питаться непрерывно. Возникает ряд вопросов: какой объем может занимать отдельное скопление пищевых организмов, каково расстояние между этими скоплениями, как скоро личинки могут обнаружить скопление пищи, сколько энергии они при этом расходуют, перекрывает ли пополнение энергетического запаса, получаемого от соответствующего рациона, траты

энергии на поиски пищи и др. Выяснить эти важные вопросы можно только имея данные о степени неоднородности распределения кормовых организмов в планктоне.

Известна высокая адаптация личинок рыб к временному отсутствию корма. В момент перехода на экзогенное питание личинки имеют определенный запас энергии в виде питательных веществ желтка, расходуемого во время поисков пищи. С.Г.Крыжановский (1956) считает, что личинки сахалинской сельди могут жить без корма 10 дней. Н.А.Коханова (1957), изучая развитие циповки (*Gobitis taenia* L.), установила, что личинки этого вида способны прожить без пищи 18 суток. По наблюдениям З.Р.Красюковой (1958), личинки сазана могут прожить без пищи с момента начала смешанного питания около 12 дней. Личинки сахалинской сельди, не получавшие корма, жили 7-11 дней; получавшие растертый желток - 18-20 дней (Никитинская, 1958). В опытах Г.И.Фроленко (1959) 32,3% личинок леща погибло через шесть суток после выклева; все личинки погибли от голода на 11-е сутки. Личинки карася в опытах выдерживают голодание не более 10 суток. Автор отмечает, что голодание в течение трех суток не причиняло личинкам серьезного вреда и даже после семисуточного голодания они начинали питаться. Лишь при более длительном голодании в кишечнике наступают необратимые процессы, тогда личинки теряют способность активно питаться и гибнут. К.С.Попова (1961) показала, что крайним пределом, при котором личинки кутума еще могут начать питаться (при 16,2°C), являются 13-е сутки после выклева, т.е. по истечении около шести суток после резорбции желточного мешка. А.А.Костомарова (1962) считает, что в условиях полного голодания необратимые явления в кишечнике личинок щуки наступают через трое, а у сазана - только через семь суток после резорбции желтка.

Мальки бычка-кругляка начинают питаться на второй день после выклева (Куделина, 1963). Желточный мешок рассасывается на шестые-седьмые сутки, но мальки могут жить без пищи до 10 - 12 дней.

• На основании изложенного можно предположить, что личинки рыб, располагая резервом питательных веществ в период смешанного питания и обладая способностью перемещаться на относительно большие расстояния в поисках пищи, находят скопления зоопланктона и держатся на этих скоплениях, перемещаясь вместе с ними.

Данные о питании личинок морских рыб, скорости их движения

и высокой адаптации к условиям голодания позволяют считать, что гибель личинок от недостатка корма мало вероятна.

В одной из работ В.С.Ивлев (1955, стр.8) подчеркивал, что "определение степени агрегатности пищи имеет такое же актуальное значение, как и определение ее концентрации". Однако гидробиологи по-прежнему изучают в основном только степень концентрации планктона и, исходя из средних количественных данных, оценивают кормность водоема.

Г.В.Никольский (1965) всесторонне анализирует причины, определяющие смертность рыб на разных этапах онтогенеза. Обобщая различные данные, автор приходит к заключению, что в выживании икринок и предличинок рыб ведущее значение имеют абиотические факторы среды и воздействие хищников, а на этапе смешанного питания - такой мощный фактор, как обеспеченность пищей, действующий на всех последующих этапах онтогенеза. Г.В.Никольский отмечает далее, что обеспеченность пищей влияет на интенсивность смертности косвенным путем и что, как правило, только на ранних этапах развития недостаток пищи может быть непосредственной причиной гибели рыб.

Известны многочисленные указания исследователей на наличие прямой связи между количеством планктона в море и урожайностью поколений. Со времени появления в печати работы Йорта (Jort, 1914) основное значение в колебаниях численности поколений при дается пищевой обеспеченности личинок в момент их перехода на активное питание (Ogilvie, 1927; Soleim, 1942; Зарянова, 1951; Матвеев, 1952; Световидов, 1952; Деметьева, 1958; Гербицкий, 1952, 1954; Зайцева, 1954; Крыжановский, 1955; Павловская, 1956, 1958а; Покровская, 1957; Раннак, 1958; Ревина, 1958, и др.). Однако количественные данные для подтверждения этого вывода, как правило, не приводятся.

На основании гистофизиологического анализа пищеварительной системы осетровых и костистых рыб на ранних стадиях развития Н.Л.Гербицкий приходит к убеждению, что урожай молодежи данного года находится в зависимости от совпадения периода массового выклева с обилием корма, соответствующего требованиям особи на разных этапах развития. С другой стороны, автор отмечает, что в период желточного питания паренхима печени заполняется жировыми включениями так, что в дальнейшем этот орган может играть роль депо резервного жира. Это явление имеет, по-видимому, боль-

шее значение для видовой адаптации, определяющей возможность более или менее длительного "голодания" личинок в период ска- та. Падение интенсивности потребления кислорода, снижение темпа роста, массовую гибель при переходе к внешнему питанию Б.С.Мат- веев (1952) объясняет голоданием молоди в этот период развития, не подтверждая высказанное соображение данными по смертности молоди. Отмечая, что "численность стада рыб определяется оте- пенью их выживаемости на раннем этапе личиночного периода (при переходе на внешнее питание), И.С.Покровская (1957) выя- вила широкий пищевой спектр личинок сахалинской сельди, уста- новив, что "основу пищи личинок, за некоторыми исключениями, составляют те же группы организмов, которые встречались в не- больших количествах в планктоне". Т.Ф.Дементьева (1958) уста- новила высокую пластичность личинок азовской хамсы по отношению к пищевым объектам и пришла к выводу о большой возможности вы- живания личинок на этапе перехода к активному питанию. В заклю- чение высказывается мысль, что переход к активному питанию со- провождается значительной гибелью личинок, так как этот этап характеризуется быстрым и резким изменением функций пищева- рительной системы. Наиболее существенным фактором, определяющим численность личинок салаки, по наблюдениям Л.А.Ранник (1958), является температура воды. Длительный период нереста, большая протяженность вегетационного периода обусловили хорошее выживание поколения 1949 г. и, напротив, появление малурожайного поколе- ния 1947 г. совпало с коротким периодом нереста (прохладная и поздняя весна, резкое повышение температуры в июне - июле) и с непродолжительным вегетационным периодом. Однако в выводах априори отмечается, что развитию мощного поколения салаки спо- собствует совпадение развития зоопланктона с началом активного питания. Не подтверждены соответствующими данными выводы Н.И.Ре- виной (1958) о массовой гибели личинок ставриды в период пере- хода на внешнее питание и выводы Р.М.Павловской (1956, 1958а) о плохом выживании личинок черноморской хамсы в результате не- совпадения максимума развития зоопланктона с массовым переходом личинок на активное питание. В упомянутых работах показатели вы- живания в сколько-нибудь конкретной форме не выражены и, есте- венно, выводы малоубедительны.

Наряду с изложенным положением об определяющем влиянии пи- щевого фактора на выживание поколения на ранних этапах его жизни

известны данные, свидетельствующие об отсутствии зависимости между величиной биомассы планктона и численностью поколений и о высокой адаптации личинок к неблагоприятным кормовым условиям. Анализируя многолетние наблюдения, Т.Ф.Дементьева (1954) не обнаружила зависимости между биомассой планктона и величиной поколения азовской хамсы. Автор считает, что температурные условия и содержание кислорода в воде являются факторами, определяющими выживание эмбрионов азовской хамсы. На основании исследований колебаний численности балтийской сельди И.И.Николаев (1958) пришел к выводу, что численность поколений определяется не столько колебаниями пищевой обеспеченности личинок и мальков (многочисленные поколения формируются в годы сравнительно слабого развития планктона), сколько жизнеспособностью и темпом их развития. Эти признаки в основном связаны с пищевой обеспеченностью производителей в год, предшествующий формированию поколения. Исследования выживания личинок дунайской сельди (Владимиров, 1955) показали, что свыше 90% личинок погибает в период вылупления до рассасывания желтка. Дальнейшими наблюдениями В.И.Владимирова и К.И.Семенова (1959) выявлено, что громадную гибель личинок днепровской и дунайской сельдей никак нельзя отнести за счет отсутствия пищи, тем более, что личинки сельди с момента рассасывания желтка могут прожить без пищи 10-12 дней. Причиной высокой смертности личинок при переходе на активное питание В.И.Владимиров и К.И.Семенов считают не условия питания, а аномалии в развитии, что, в свою очередь, связано с дефектами в строении, возникшими в процессе овогенеза и эмбрионального развития. О высокой степени приспособления личинок к неблагоприятным кормовым условиям свидетельствуют наблюдения С.Г.Крыжановского (1955), показавшие, что личинки сахалинской сельди после рассасывания желточного мешка могут существовать без пищи в течение десяти суток. Исследованиями И.В.Никитиной (1958), А.А.Костомаровой (1961), В.А.Григораш (1961) выявлены морфоэкологическая разнокачественность личинок на этапе смешанного питания, возможность длительного голодания (7-11 дней) после рассасывания желточного мешка и, следовательно, высокая приспособляемость популяции к неблагоприятным кормовым условиям.

Анализируя данные о выживании икринок и личинок морских рыб, Фаррис (Farrigis, 1960) отмечает, что все известные в литературе количественные данные, за исключением сведений об атланти-

ческой макрела (Sette, 1943), показывают "значительную смертность в тот период, когда личинки живут за счет желтка, а не после резорбция желтка, как предположил Иорт" (Farris 1960, стр.301). Сопоставив кривые выживания нескольких видов рыб с моделью Иорта (Hjort, 1914), Фarris пришел к заключению, что тот "неколичественный" путь, по которому шло большинство исследователей, мог привести к ошибке в оценке действительного проявления высокой смертности.

Результаты наблюдений за изменением численности, выживанием и элиминацией икринок и личинок черноморской хамсы также показали, что "максимальная смертность наблюдается на первом и втором этапах эмбрионального периода и на этапе желточного питания. При переходе личинок на смешанное питание смертность резко уменьшается. В течение всего последующего личиночного периода жизни величины смертности постепенно снижаются" (Дехник, 1963а, стр.350).

Анализ выявленных нами особенностей питания личинок массовых рыб Черного моря (постоянство качественного состава пищи; питание в различные годы наблюдений одними и теми же "малобленными" организмами; отсутствие в планктоне в светлое время суток личинок с пустым кишечником, за исключением хамсы, характеризующейся своеобразным типом питания; отсутствие зависимости между суточным рационом личинок и концентрацией пищевых организмов в море; низкие общие величины выедания зоопланктона всеми личинками рыб в период их максимальной численности; отсутствие конкурентных межвидовых взаимоотношений) достаточно убедительно свидетельствует о том, что в Черном море пищевой фактор не является непосредственной причиной гибели личинок рыб.

Выше отмечалось, что при анализе причин выживания рыб в период личиночного развития авторы сопоставляют численность личинок (или молоди) одного какого-либо вида с количественным развитием планктона, не принимая во внимание ни общей численности личинок в планктоне, ни количественного соотношения видов. Так, период размножения хамсы и ставриды, по которым сделано соответствующее сопоставление, совпадает с интенсивным нерестом подавляющего большинства рыб, пелагические личинки которых являются потребителями одних и тех же форм планктона. В то время как личинки хамсы значительно преобладают в планктоне над другими видами, численность личинок ставриды в среднем ниже, чем личинок бычков, а в отдельные годы - и морских собачек. Общее ко-

личество личинок летнеразмножающихся рыб (без хамсы и ставриды) в открытом море и прибрежных районах составляет от 20 до 40% и повышается до 45 - 90% в узкой прибрежной зоне (глава 3).

Следовательно, при анализе зависимости численности личинок от концентрации планктона необходимо, по-видимому, исходить из общего количества пелагических личинок, потребляющих, как показали наблюдения, одни и те же пищевые организмы. Однако и такое сопоставление нельзя не признать односторонним, так как эта связь может значительно перекрываться, с одной стороны, - колебаниями численности других потребителей планктона и, по-видимому, самым мощным фактором - воздействием хищников, - с другой.

Простое графическое сопоставление средней численности всех пелагических личинок рыб в различные периоды наблюдений с данными о численности пищевых организмов (рис. 27) приводит к выводу об отсутствии зависимости между этими величинами (коэффициент корреляции равен 0,1).

Считая, что одной из важнейших причин смертности личинок является воздействие хищников на популяцию, Г.В.Никольский (1965) отмечает, что основными хищниками на ранних этапах онтогенеза являются некоторые группы беспозвоночных (кишечнополостные, моллюски, преимущественно, головоногие, ракообразные и насекомые). Этот важный вывод основан на многочисленных литературных данных. На истребление большого количества личинок рыб личинками *Cooperoda*, гидромедузами, сцифомедузами, гребневиками указывает М.Лебур (Lebour, 1925). По наблюдениям М.А.Долгопольской (1946), Е.Н.Куделиной и С.К.Журавлевой (1963), значительный вред личинкам рыб наносят науплиусы баянусов. На выживание дунайской сельди существенно влияют циклопы, поедающие личинок (Владимиров, 1953). Основным врагом личинок азовской хамсы Т.Ф.Дементьева (1954) считает взрослую хамсу. По данным Н.И.Резиной (1958), молодь ставриды переходит на хищничество при длине 20 - 55 мм, сеголетки размером 55 - 80 мм в основном питаются личинками рыб и крупными формами *Cooperoda*. Наши наблюдения показали, что у мальков ставриды длиной 50 - 57 мм личинки рыб составляют 64% веса пищевого комка (Синюкова, 1964). Личинки меч-рыбы питаются преимущественно личинками других рыб часто почти того же размера (Taning, 1955). М.Фабиан (Fabian, 1960) провел экспериментальные наблюдения за воздействием циклопов на молодь пресноводных и тропических рыб и показал, что в аквариумах с этими беспозвоночными смертность личинок всех видов

через один-два дня после выклева составляла 25-50%, тогда как в контроле - только 1-5%. С увеличением в аквариуме количества циклопов смертность возрастала. Циклопы откусывают личинкам голову, хвост, желточный мешок. Г.Н.Мионов (1960), изучая питание сагитты в Черном море, рассчитал, что одна особь в сутки съедает две личинки рыб. Ю.П.Зайцев (1964а) указывает на истребление большого количества икринок и личинок рыб из приповерхностного слоя птицами.

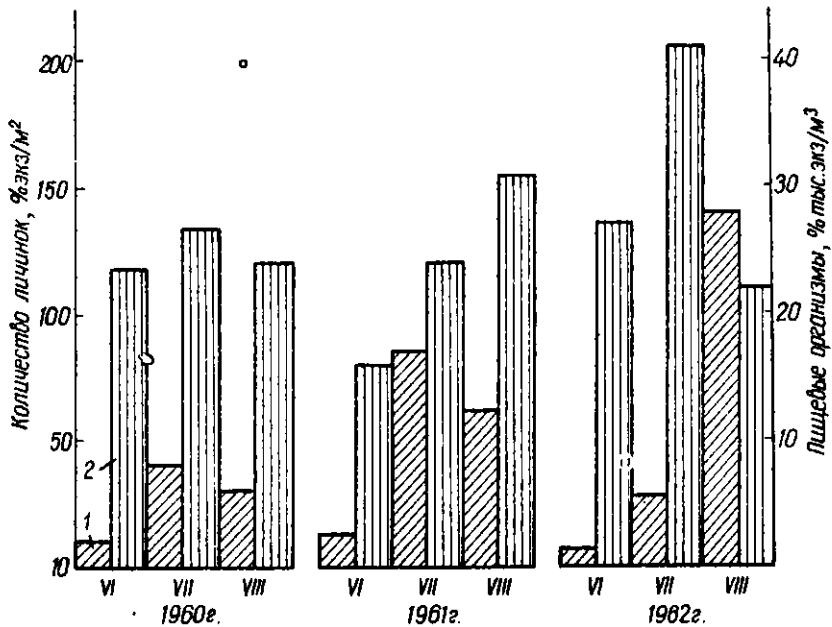


Рис. 27. Соотношение количества личинок и численности пищевых организмов.

1 - численность пищевых организмов; 2 - количество личинок.

При разборе проб ихтиопланктона из разных морей нами отмечаются многочисленные случаи "нападения" на личинок рыб хищных беспозвоночных: гидромедуз, сагитт, гребневиков, ракообразных и др.

Приведенные (далеко неполные) литературные данные свидетельствуют об огромном значении в смертности личинок рыб такого мощного фактора, как выедание. К сожалению, до настоящего времени эта связь еще не получила количественной оценки, что легко объяснимо, так как она, по-видимому, может быть выражена системой уравнений со множеством неизвестных. Однако уже исходя из того, что каждое из этих неизвестных является чрезвычайно лабильным, можно предположить, что эта связь чрезвычайно вариабельна. Анализ какой-либо односторонней связи, например численности личинок одного какого-либо вида и количественного развития планктона, не может дать достоверных результатов в решении вопроса об условиях выживания личинок.

Наиболее достоверная оценка, по-видимому, может быть получена на основе глубокого изучения многосторонних связей сообщества педаггали в их развитии и становлении.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование различных сторон экологии размножения массовых рыб Черного моря свидетельствует о многообразии приспособлений, направленных на повышение их выживания в период раннего онтогенеза и, следовательно, на сохранение численности вида.

Многие рыбы Черного моря обладают длительным многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания овоцитов. При таком типе созревания в течение всего нерестового сезона происходит регулярное пополнение желтковых овоцитов за счет резервных. У рыб с порционным типом нереста в период размножения возрастает интенсивность питания, что является, по-видимому, основной причиной непрерывного развития и роста овоцитов.

Изменение коэффициента зрелости гонад в течение суток, прослеженное на некоторых рыбах, наряду с выявленным суточным ритмом размножения рыб свидетельствует о ежесуточном поступлении икринок и, соответственно, личинок в планктон. При длительном периоде размножения это приводит к элиминации отдельных генераций в результате неблагоприятного воздействия тех или иных факторов среды, а в целом для популяции является важным приспособлением, обеспечивающим выживание потомства.

Массовое развитие и наиболее высокая численность ихтиопланктона в Черном море наблюдаются в летнее время (июнь-август), когда происходит интенсивный нерест всех теплолюбивых рыб средиземноморского происхождения. Общая численность личинок в это время достигает в отдельных случаях  $500-550 \text{ экз/м}^2$  в слое 25-0 м, а в среднем колеблется по годам от 25 до  $60 \text{ экз/м}^2$ . При широком рас-

пределении личинок во всем теплом слое моря отчетливо наблюдается разобщенность в распределении отдельных видов в вертикальном направлении: приуроченность одних видов к приповерхностному слою, других - к горизонтам 10-15 м. Наибольшие концентрации личинок отмечены в прибрежных районах, где происходит нерест многих рыб Черного моря. Однако и в открытом море личинки рыб встречаются в значительном количестве (до 100-120 экз/м<sup>2</sup>). Распространение личинок на большой площади способствует ослаблению внутривидовых и межвидовых отношений и, следовательно, является важным условием их выживания.

Из восьми видов, составляющих более 90% общей численности летнего иктиопланктона, только один вид - хамса интенсивно размножается на всем пространстве моря. Большие концентрации икринок и личинок хамсы как в прибрежных, так и открытых районах моря, а также соотношение икринок и личинок различных видов рыб в планктоне свидетельствуют о высокой численности и значительном преобладании этого вида в иктиофауне Черного моря.

Большая численность популяций хамсы в Черном и Азовском морях определяется, по-видимому, следующими особенностями экологии: тяготением этого вида к районам с пониженной соленостью в пределах ареала данного вида; распространением в период размножения в районах с низкой соленостью по всему пространству моря; длительным многопорционным нерестом; особенностями экологии питания личинок: малым разовым наполнением кишечника; экономичностью питания (захват пищи через длительные промежутки времени после полной эвакуации каждой порции из кишечника, переваривание пищи до аморфного состояния) и низкой его интенсивностью (суточные рационы хамсы очень малы по сравнению с личинками других видов).

Сравнительно высокую численность в планктоне образуют личинки морских собачек и бычков. Все виды этих семейств откладывают донную икру и тщательно охраняют ее от различных внешних воздействий. Охрана самцами собачек и бычков гнезд или кладок икры обеспечивает ее высокое выживание. Несмотря на продолжительный период инкубации икры в море (6 - 20 дней) выклев достигается 73-100% отложенных икринок.

Пелагические личинки рыб, обитающие в прибрежной зоне (станарида, султанка, карась, собачки, бычки), обладают высокой пищевой пластичностью. В пище этих личинок насчитывается от 8 до 20 видов

зоопланктеров. Наряду с этим основное значение в питании всех личинок в различные периоды наблюдений и, следовательно, при различных концентрациях планктона, принадлежит одним и тем же видам, составляющим 70-90% веса пищевого комка. При потенциальной опоспособности личинок к расширению пищевого спектра питание сходными объектами указывает на то, что потребности к расширению спектра не возникает, так как запасы излюбленной пищи достаточно велики.

Важнейшей экологической особенностью, обеспечивающей выживание личинок, является дисперсность, неравномерность распределения планктонных сообществ. Обладая запасом энергии в виде питательных веществ желтка, скоростью движения, значительно превосходящей скорость пищевых объектов, и высокой адаптацией к временному отсутствию пищи, личинки, собираясь стайками, перемещаются на относительно большие расстояния в поисках пищи, находят скопления зоопланктона и держатся на этих скоплениях, передвигаясь вместе с ними.

Многим видам семейств Sparidae, Serranidae, Maenidae, Labridae свойствен синхронный и онтогенетический гермафродитизм. Гермафродитизм - один из механизмов, обеспечивающих изменчивость половой структуры и, следовательно, существование вида как относительно морфо-физиолого-экологической стабильности. Нормальный гермафродитизм выражен, как правило, у рыб, обитающих у дна в прибрежных районах. Обычно эти рыбы одиночные или, если стайные, то не образующие высокой численности. Выработавшаяся и закрепившаяся у них та или иная форма гермафродитизма в процессе филогенетической адаптации является одним из приспособлений, регулирующих половую структуру стада рыб.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

А в е д и к о в а Т.М. О размножении и развитии черноморского саргана. - В сб.: Уч. зап. Ростовск. ун-та. Тр. Новоросс. биол. ст., 7, I, 1957.

А л е е в Ю.Г. О типе нереста у *Sprattus sprattus phalericus* Р і в а о . - ДАН СССР, 82, I, 1952.

А с л а н о в а Н.Е. Щпрот Черного моря. Тр. ВНИРО, 28, 1954.

Б а з и к а л о в а А.Я., В и л и с о в а И.К. Питание бентосоядных рыб Малого моря. - Тр. Байкальск. лимнологич. ст., 17, 1959.

Б е к к е р В.Э. О влиянии условий существования на развитие гонад и порционность икротетания у золотого караса (*Carassius auratus* L.) - ДАН СССР, 117, 5, 1957.

Б о к о в а Е.Н. Условия откорма молоди промысловых рыб в восточной части Таганрогского залива. - Вопр. ихтиол., 12, 1959.

Б о р и с е н к о А.М. До біології чорноморської султанки (*Mullus barbatus*). - Пр. Карадагської біол. ст., 6, 1940.

Б о р у ц к и й Е.В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. II. - Тр. лимнологич. ст. в Косино, 18, 1934.

В а с н е ц о в В.В. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. - Зоол. журн., 25, 3, 1946.

В а с н е ц о в В.В. Рост рыб как адаптация. - Булл. Московск. о-ва испытателей природы, 3 (I), 1947.

В а с н е ц о в В.В. Этапы развития системы органов,

связанных с питанием у леща, воibly и сазана. - В сб.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воibly и сазана. Изд-во АН СССР, М.-Л., 1948.

В а с н е ц о в В.В. О закономерностях роста рыб. - В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953.

В а ш к е в и ч ю т е А.Ф. Питание и пищевые взаимоотношения молоди леща, плотвы и окуни в заливе Кюрю-Марёс на первом году жизни. - Тр. АН ЛитССР, сер. В, 30, 1963.

В е т ы ш е в а М.Я. Питание молоди леща в Аральском море на ранних этапах развития. - Изв. АН КазССР, сер. Биол., 5, 1965.

В и н о г р а д о в К.О. Список рыб Черного моря, що зустрічаються в районі Карадазької біологічної станції. - ДАН УРСР, 5, 1947.

В и н о г р а д о в К.А. О сроках икротетания, о личинках и мальках рыб в Черном море у Карадага. - ДАН УССР, 1, 1948.

В и н о г р а д о в К.А. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции, с замечаниями об их биологии и экологии. - Тр. Карадаг. биол. ст., 7, 1949.

В и н о г р а д о в К.О. і Т к а ч о в а К.С. Про плодючість рыб Черного моря (попередні повідомлення). - ДАН УРСР, 2, 1948.

В и н о г р а д о в К.А. и Т к а ч е в а К.С. О плодовитости прибрежных рыб Черного моря. - ДАН СССР, 65, 3, 1949.

В и н о г р а д о в К.А. и Т к а ч е в а К.С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря. - Тр. Карадаг. биол. ст., 9, 1950.

В л а д и м и р о в В.И. Биология личинок дунайской сельди и их выживаемость. - Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, 28, 1953.

В л а д и м и р о в В.И. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. К., Изд-во АН УССР, 1955.

В л а д и м и р о в В.И. и С е м е н о в К.И. Критический период в развитии личинок рыб. - ДАН СССР, 126, 3, 1959.

В о д я н и ц к и й В.А. К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря. - В сб.: Раб. Новоросс. биол. ст., 1, 4, 1930а.

В о д я н и ц к и й В.А. Педагогические яйца и личинки рыб в районе Новороссийской бухты. - В сб.: Раб. Новоросс. биол. ст., 1, 4, 1930б.

Водяницкий В.А. Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., АН СССР, 5, 1936.

Водяницкий В.А. К изучению биологии пелагической области Черного моря. - Природа, 4, 1939.

Водяницкий В.А. К экологии и истории рыб Черного моря. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 3, 1940.

Водяницкий В.А. и Казанова И.И. Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. - В сб.: Тр. ВНИРО, 28, 1954.

Гавевская Н.С. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем основ рыбного хозяйства. - Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы, 6, 1955

Георгиев Ж., Александрова К. и Николов Д. Наблюдения вверху размножаването на рибите по българското черноморско крайбрежие. - Изв. на зоол. ин-т, IX. София, 1960.

Георгиев Ж., Александрова К. и Николов Д. Количествено разпределение на яйцата и личинките на хамсията, сафрида и барбунята пред българския бряг през периода 1955-1959. - Изв. н.-и. ин-та по рибовъдство и рибол., 1. Варна, 1961.

Георгиев Ж., Александрова К. и Николов Д. Количествено разпределение на яйцата и личинките на хамсията (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alex.) и сафрида (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) през 1960 пред българския бряг. - Изв. н.-и. ин-та рибовъдство и рибол., 2. Варна, 1962.

Георгиев Ж., Александрова К. и Николов Д. Данни за разпределение на яйцата и личинките на някои видове риби през 1961 пред българския бряг. - Изв. н.-и. ин-та по рибовъдства и рибол., 3, Варна, 1963.

Гербильский Н.Л. Пути увеличения рыбных запасов в эпоху великих строек коммунизма. Стенограмма публ. лекции. (Всесоюз. Об-во по распространению политических и научных знаний. Ленингр. отд.). Л., 1952.

Гербильский Н.Л. Биологические основы и методика заготовки посадочного материала для акклиматизации рыб. - Тр. совещ. по пробл. акклимат. рыб., 3, 1954.

Гербильский Н.Л. Эколого-гистофизиологическое направление в ихтиологических исследованиях. - Тр. Всесоюз. совещ. по биологич. основам рыбного х-ва, 1959.

Г л а д к и х А.П. Материалы по питанию молоди рыб в Цимлянском водохранилище. - Изв. ВНИОРХ, 34, 1954.

Г о л о в и н с к а я К.А. Естественный и искусственно вызываемый гиногенез у рыб. - В кн.: Теоретические основы рыбободства. К., 1965.

Г о л о в и н с к а я К.А., Р о м а ш о в Д.Д. и Ч е р ф а с Н.Б. Однополые и двуполые формы серебряного караса (*Carassius auratus gibelio* Bloch. ). - Вопр. ихтиол. 5, 4 (37), 1965.

Г о р б у н о в а Н.Н. Размножение и развитие мидия *Thecastra chalcogramma* Pallas . - Тр. ин-та океанол. II, 1954.

Г о р б у н о в ъ К.В. и К о с о в а А.А. Пищевые отношения молоди рыб на полосе низовой дельты Волги. - Тр. Астрахан. заповедника, 5, 1961.

Г о р ю н о в а А.И. Периодические изменения ихтиофауны в озерах и реках Подлинного края. - Вопр. ихтиол., 2, 4 (25), 1962.

Г р е з е И.И. Питание основных компонентов макрофауны в биоценозе цистозиря Черного моря. Тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1965.

Г р и ц о р а ш В.А. Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания. - Тр. совещ. по динамике численности рыб, 13, 1961.

Г р и м а л ь с к и й В.А., Ш т у т м а н Р.С. и Х о р ь я к о в а З.К. Питание и рост карпа в некоторых водоемах Молдавии. - Тр. Кишиневск. сельскохоз. ин-та, 5, 1955.

Г р у д и н и н П.И. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок азовской хамсы. - Тр. совещ. по динамике численности рыб, 13, 1961.

Г р у д и н и н П.И. Прогнозирование запаса азовской хамсы. - Рыбн. хозяйство, 12, 1963.

Г у д и м о в и ч П.К. Краткие сведения о плодовитости черноморской султанки и характер ее икрометания. - Зоол. журн. 30, 1, 1951.

Д а н и л е в с к и й Н.Н. Биология черноморской султанки (*Mullus barbatus* L.). - Тр. науч. рыбохоз. ст. Грузии, 2, 1939.

Д е м е н т ь е в а Т.Ф. Методика и результаты изучения причин колебаний численности азовской хамсы. Третья экол. конф. Тез. докл., 2, 1954.

Д е м е н т ь е в а Т.Ф. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. - Тр. ВНИРО, 34, 1958.

Д е Р о б е р т и с Е., Н о в и н с к и й , С а з с Ф. Общая цитология. М., 1962.

Д е х н и к Т.В. Размножение кефалей в Черном море. - ДАН СССР, 93, I, 1953.

Д е х н и к Т.В. Размножение хамсы и кефали в Черном море. - Тр. ВНИРО, 28, 1954.

Д е х н и к Т.В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 12, 1959.

Д е х н и к Т.В. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 13, 1960.

Д е х н и к Т.В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых рыб Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 14, 1961.

Д е х н и к Т.В. Некоторые закономерности колебаний численности и элиминации икринок и личинок *Merluccius capricornis* Alex. в условиях Черного моря. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 16, 1963а.

Д е х н и к Т.В. Некоторые сравнительные данные о размножении анчоуса *Engraulis encrasicolus* L. - Вopr. ихтиол., 3, I (26), 1963б.

Д е х н и к Т.В. Об изменении численности икры и личинок черноморской ставриды в процессе развития. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 15, 1964.

Д е х н и к Т.В. и П а в л о в с к а я Р.М. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря. - Тр. АзЧерНИРО, 14, 1950.

Д е х н и к Т.В. и С и н ю к о в а В.И. Распределение пелагических икринок и личинок рыб в Средиземном море (сообщение первое). - Тр. Севастоп. биол. ст., АН СССР, 17, 1964.

Д о л г о п о л ь с к а я М.А. Балюусы как вредители рыбного хозяйства. - Природа, 3, 1946.

Д р е н с к и П. Приносъ съмч рибината фауна на Черно море. - Списание на Българската Академия на Кукитъ. Клонъ Природо-математич., XXV, 1923а.

Д р е н с к и П. Акули (*Squallidae*) в Черно море. - Тр. Българск. природоизн. друж., X, 1923б.

Д р я г и н П. А. Порционное икрометание у карповых рыб. - Изв. ВНИОРХ., 21, 1939.

Д р я г и н П. А. Половые циклы и нерест рыб. - Изв. ВНИОРХ., 28, 1949.

Д р я г и н П. А. О полевых исследованиях размножения рыб. - Изв. ВНИОРХ., 30, 1952.

Д у к а Л. А. О нересте рыб в Севастопольской бухте. - Тр. Севастоп. биол. ст., 11, 1959.

Д у к а Л. А. Питание личинок черноморской хамсы *Merluccius encrasicolus* L. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 14, 1961.

Д у к а Л. А. Питание личинок хамсы *Merluccius encrasicolus* L. в Адриатическом море. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР, 16, 1963.

Д у к а Л. А. Количественные показатели питания личинок черноморской хамсы. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР, 15, 1964а.

Д у к а Л. А. Интенсивность питания и весовые приросты личинок черноморской хамсы *Merluccius encrasicolus ponticus* Alex. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР, 17, 1964б.

Д у к а Л. А. Питание пелагических личинок морских рыб в разных условиях обитания. Автореф. дисс., 1966.

Ж е л т е н к о в а М. В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях. - Тр. совещ. по методике кормовой базы и питания рыб, 6, М., 1955.

Ж е л т е н к о в а М. В. Особенности питания и пищевые взаимоотношения рыб Азовского моря в период до и после зарегулирования стока р. Дон. - Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 13, 1963.

З а й ц е в Ю. П. Размножение морских рыб в Одесском заливе. - Природа, 1, 1953а.

З а й ц е в Ю. П. Опыт количественного учета икры хамсы. - ДАН СССР, 93, 4, 1953б.

• З а й ц е в Ю. П. О значении солености воды для развития пелагической икры рыб. - Тез. докл. 3 экол. конф., 4, 1954.

З а й ц е в Ю. П. К методике сбора пелагической икры в опресненных районах моря. - Зоол. журн., 34, 2, 1955а.

З а й ц е в Ю. П. Влияние солености воды на развитие икры камбалы-глоссы. - ДАН СССР, 105, 6, 1955б.

З а й ц е в Ю. П. Размножение рыб с пелагической икрой в Одесском заливе. Автореф. дисс., 1953а.

З а й ц е в Ю.П. Т5-диаграммы встречаемости пелагической икры некоторых черноморских рыб. - ДАН СССР, 3, 1, 1956б.

З а й ц е в Ю.П. К изучению развития пелагической икры рыб в воде разной солености. - Вопр. экол., 1, 1957.

З а й ц е в Ю.П. Внутривидовые морфологические различия пелагических икринок и личинок некоторых черноморских рыб. - Вопр. ихтиол., 11, 1958.

З а й ц е в Ю.П. О некоторых специфических чертах ихтиопланктона северо-западной части Черного моря. - Тр. науч.сессии Одесск. дома ученых, 1959а.

З а й ц е в Ю.П. Механическая прочность икры хамсы и связанные с ней особенности размножения. - Вопр. ихтиол., 12, 1959б.

З а й ц е в Ю.П. Ихтиопланктон Одесской затоки і суміжних ділянок Чорного моря. К., 1959в.

З а й ц е в Ю.П. Особенности размножения кефалей Черного моря. - Зоол. журн., 39, 10, 1960а.

З а й ц е в Ю.П. Про нерест луфаря в північно-західній частині Чорного моря. - Наук. зап. ОБС, 2, 1960б.

З а й ц е в Ю.П. Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря. - Зоол. журн., 40, 6, 1961а.

З а й ц е в Ю.П. Показники нересту хамси та ставриди в північно-західній частині Чорного моря, визначені за допомогою нової методики. - Наук. зап. ОБС, 3, 1961б.

З а й ц е в Ю.П. Деякі особливості розвитку гіпонейстону в північно-західній частині Чорного моря. - Наук. зап. ОБС, 4, 1962.

З а й ц е в Ю.П. Гипонейстон Черного моря и его значение. Автореф. докт. дисс. 1964а.

З а й ц е в Ю.П. О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей в черном море. - Вопр. ихтиол., 4, 3, 1964б.

З а й ц е в Ю.П. Некоторые пути адаптации организмов гипонейстона к условиям жизни приповерхностного слоя моря. - В сб.: Вопросы гидробиологии. М., "Наука", 1965.

З а й ц е в в Г.Я. Питание дунайской сельди. Автореф. дисс. 1954.

З а м а х а е в Д.Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб. - Тр. Московск. техн. ин-та рыбн. пром., 10, 1959.

З а р я н о в а Е.Б. Морфологическая характеристика осетра на ранних стадиях развития в связи с различными способами инкубации икры. - Тр. Саратовск. отд. ВНИРО, 1, 1951.

З е р н о в С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. - Зап. Акад. наук по физ-мат. отд., 32, 1913.

И в а н о в Л.С. Теоретическо изчисляване на оцеляването от стадия хайвер до възрастна скумбрия. Науч.-изсл. ин-т по рибарство и рибна пром. Варна, 1957.

И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955.

И в л е в В.С. Интенсивность обмена и скорость движений личинок некоторых черноморских рыб. - Вопр. ихтиол., 4, I (30), 1964.

И з в е к о в а Э.И. О питании трески *Gadus morhua marisalbi* в западной части Белого моря (Великая Салма). - Вопр. ихтиол., 4, 2 (31), 1964.

И л ь и н Б.С. Бычки (Gobiidae) северо-западного района черноморского бассейна. - ВУГЧАНПОС, 3, I, 1927.

И л ь и н Б.С. Краткий обзор черноморских бычков (Pisces, Gobiidae). - Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы. Новая серия, 54, 3, 1949.

И о г а н з е н Б.Г. К изучению плодовитости рыб. 4 науч. конф. Томск. ун-та. - Тр. ТГУ, 131, 1955.

И с а е в А.И., К а р з и н к и н Г.С., К о ж и н Н.И., Н и к о л ь с к и й Г.В. и Ч е р ф а с Б.И. О теоретических основах рыбоводства. - В сб.: Теоретические основы рыбоводства. М., 1965.

К а з а н о к и й Б.И. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием. - Тр. лабор. основ рыбоводства, 2: Л., 1949.

К а з а н с к и й Б.Н. Экспериментальный анализ порционного икротетания у рыб. - Зоол. журн., 31, 6, 1952.

К а з а н о к и й Б.Н. Экспериментальный и гистофизиологический анализ изменения половых циклов рыб под воздействием экологических факторов. - Вопр. экол. 5, 1962.

К а л и н и н а Э.М. Особенности порционного икротетания черноморского калкана *Rhombus maeoticus* Pall. - Вопр. ихтиол., 16, 1960.

К а л и н и н а Э.М. Экология нереста литофильных рыб. Тез. I Всесоюз. съезда гидробиол. о-ва, 1965.

К а л и н и н а Э.М. Ранний онтогенез черноморских бычков *G. batrachosepbalus* и *G. melanostomus*. (В печати).

К и с е л е в и ч К.А. Материалы по биологии каспийских сельдей, I. Плодовитость каспийско-волжских сельдей. - Тр. Астраханск. ихтиол. лаб., 5, 1, 1923.

К н и п о в и ч Н.М. Определитель рыб Черного и Азовско-го морей. М., 1923.

К н и п о в и ч Н.М. Работы Азовской научно-промысловой экспедиции в 1922-1924 гг. - Тр. Азово-черноморской науч. пром. экспед., 1, 1926.

К о м а р о в Ю.А. Некоторые данные о размножении ставриды *Trachurus trachurus* L. из района юго-западного побережья Африки. - Тр. АтлантНИРО, 11, 1964.

К о р н и л о в а В.П. Наблюдения за ростом личинок, развитие и возраст личиночных стадий молоди азовской хамсы в 1953 году. - Тр. АзЧерНИРО, 16, 1955.

К о с т о м а р о в а А.А. Значение этапа смешанного питания для выживания личинок щуки. - Тр. совещ. по динамике численности рыб, 13, 1961.

К о с т о м а р о в а А.А. Влияние голодания на развитие личинок костистых рыб. - Тр. ИМЖа, 40, 1962.

К о с я к и н а Е.Г. К вопросу об икротетании кефали *Mugil auratus*. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 1, 1937.

К о с я к и н а Е.Г. Пелагическая икра рыб в районе Новороссийска. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 2, 1938.

К о х а н о в а Н.А. Развитие щиповки *Cobitis taenia* L. - - - - -  
Вопр. ихтиол., 8, 1957.

К о ш е л е в Д.В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икротетания. - ДАН СССР, 136, 1, 1961.

К о ш е л е в Б.В. Морфо-экологические особенности овогенеза у близких видов окуневых рыб. - Тр. ИМЖа, 38, 1963.

К о ш е л е в Б.В. Закономерности изменения половых циклов у рыб. - В сб.: Теоретические основы рыбоводства. М., "Наука", 1965.

К р а с ю к о в а З.В. Гистологические изменения слизистой оболочки кишечника сазана в связи с составом пищи на ранних этапах постэмбриогенеза. - Вестн. Ленингр. ун-та, 3, 1, 1958.

К р у с с е л ь И. О биологии нереста кумжи в р. Пидула. - В сб.: Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1958.

К р ы ж а н о в с к и й С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых (*Cyprinoidaei* и *Siluroidei*). - Тр. ИМЖа, 1, 1949.

Крыжановский С.Г. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. - Рыбн. хозяйство, 1, 1955.

Крыжановский С.Г. Материалы по развитию сельдевых рыб. - Тр. ИМЖа, 17, 1956.

Крыжановский С.Г., Дислер Н.И. и Смирнова Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых рыб (*Percoidae*). Работы по экол. морфол. рыб. - Тр. ИМЖа, 10, 1953.

Куделина Е.Н. Суточный рацион мальков бычка-кругляка и рыжика на ранних этапах развития. - Тр. АзНИИРХ, 6, 1963.

Куделина Е.Н., Журавлева С.К. Питание copepod и личинок балаянуса в Азовском море. - Тр. АзНИИРХ, 6, 1963.

Кузнецов И.И. Кета и ее воспроизводство. Владивосток, 1937.

Кулаев С.И. Наблюдения над изменением семенников речного окуня *Perca fluviatilis* L. в течение годового цикла. - Русск. зоол. журн., 2, 3, 1927.

Кулаев С.И. Годовой цикл и шкала зрелости семенников половозрелой плотвы *Rutilus rutilus* L. - Зап. Болшевск. биол. ст., 11, 1939.

Лапицкая Л.Н. Питание и пищевые взаимоотношения молоди рыб Цимлянского водохранилища. - Изв. ВНИОРХ, 34, 1954.

Леоненко Е.П. К вопросу о соотношении полов у серебряного карася. - Тр. Белорусск. н.-и. ин-та рыбн. х-ва, 3, 1960.

Липская Н.Я. Суточный и сезонный ход питания барабули (*Mullus barbatus ponticus* Eszperov). - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 11, 1959.

Липская Н.Я. Биология питания барабули. Автореф. дисс., 1960.

Логвинович Д.Н., Фельдман В.А. О питании личинок азовской тюльки. - Тр. АзЧерНИРО, 15, 1951.

Лисивненко Л.Н. Планктон и питание личинок салаки в Рижском заливе. - Тр. ин-та рыбн. х-ва ЛатвССР, 3, 1961.

Лубны-Герцык Е.А. Связь состава пищи молоди минтая с распределением планктона. - Тр. ин-та океанол., 58, 1962.

Лукин А.В. Зависимость плодовитости рыб и характера их нереста от условий обитания. - Изв. АН СССР, сер. биол., 5, 1948.

М а й о р о в а А.А. О нересте пелагиды в юго-восточной части Черного моря. - Природа, I, 1941.

М а й о р о в а А.А. и Ч у г у н о в а Н.И. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы. - Тр. ВНИРО, 38, 1954.

М а к е е в а А.П. и Н и к о л ь с к и й Г.В. Развитие половых желез и возможности управления полом у рыб. Тез. совещ. по теоретич. вопр. рыбоводства. М., 1965.

М а к е е в а А.П., П о п о в а Г.В. и П о т а л о в а Т.Л. Созревание и размножение некоторых рыб Амура. - Вопр. ихтиол., 5, I, 1965.

М а к к а в е е в а Е.Б. Биоценоз цистозеры в Черном море. Автореф. дисс., 1961.

М а к с и м о в а Л.П. Питание и степень использования естественных и искусственных кормов гибридами карпа с амурским озаном. - Изв. ГосНИИРХ, 51, 1961.

М а л ь т с к и й С.М. В какие часы происходит икремещение у черноморского анчоуса. - Тр. Карадаг. биол. ст., 6, 1940а.

М а л ь т с к и й С.М. Нерест хамсы *Engraulis encrasiolus* L. в Черном море. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 3, 1940б.

М а т в е е в Б.С. Рост и начало самостоятельного питания молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения. - Зоол. журн., 31, 4, 1952.

М а т в е е в а Р.П. Питание молоди судака в нерестово-вырастном хозяйстве в 1953 году. - Вопр. ихтиол., 5, 1955.

М а т в е е в а Р.П. Влияние различной плотности кормовых организмов на питание личинок судака. - Тр. КаспНИРО, 13, 1957.

М а т в е е в а Р.П. Питание и кормовая база личинок сельди в Нижней Волге. - Вопр. ихтиол., 2, 2 (23), 1962.

М е д н и к о в Б.М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов. - Вопр. ихтиол., 2, 2 (23), 1962.

М е й е н В.А. Наблюдения над годовичными изменениями ичинок у окуня *Perca fluviatilis* L. - Русск. зоол., журн., 7, 4, 1927.

М е й е н В.А. К вопросу о годовом цикле изменения ичинок костистых рыб. - Изв. АН СССР, 3, 1939.

М е й е н В.А. Годовой цикл изменений яичников воблы Северного Каспия. - Тр. ВНИРО, II, 2, 1940.

М е й е н В.А. Изменение полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. - Изв. АН СССР, сер. биол. 2, 1944.

М е н г е р Х. Изменение в развитии признаков пола у птиц и млекопитающих при воздействии половыми гормонами в разные периоды эмбриогенеза. Автореф. дисс., 1962.

М и р о н о в Г.Н. Питание планктонных хищников, II. Питание сагитты. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 13, 1960.

М о р о з о в А.В. О коэффициенте зрелости половых продуктов рыб. - Вопр. ихтиол., 4, 4, 1964.

М о с к в и н Ю.С. Наблюдения за размножением некоторых видов Gobiidae, Blenniidae, Gobiocoridae в Черном море. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 3, 1940.

М ю т ц и н г А. Генетические исследования. М., ИЛ, 1963.

Н а з в и ч Л.Г. К вопросу о питании молоди балтийской трески. - Тр. БалтНИРО, 1, 1955.

Н а т а л и В.Ф. Изменения в яичниках рыб (сем. Poeciliidae) под влиянием лучей Рентгена в связи с проблемами превращения пола. - Бюлл. экол. биол. и мед., 14, 3, 1942.

Н а т а л и В.Ф., Н а т а л и А.И. Развитие и дифференцировка гонад у карповых рыб в связи с проблемой превращения полов. - Уч. зап. Московск. пед. ин-та им. Ленина, 60, 3, 1947.

Н а у м о в В.М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.). - Тр. ПИНРО, 9, 1956.

Н а у м о в а В.И. Питание молоди осетровых в р.дон. - Тр. АзНИИРХ, 5, 1962.

Н и к и т и н В.Н. Влияние температуры на сезонные вертикальные миграции зоопланктона Черного моря. - Тр. Крым. н.-и. ин-та, I, 2, 1929.

Н и к и т и н с к а я И.В. О начале активного питания личинок сахалинской сельди (*Clupea harengus pallasi* Val.). - Зоол. журн., 37, 10, 1958.

Н и к о л а е в И.И. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди. - Тр. ВНИРО, 34, 1958.

Н и к о л о в Д.Хр. Биология на паламуда (*Sarda sarda* (Vlesch)) в Черном море. - Тр. н.-и. ин-та по рыбоводству и рыбол., 3. Варна, 1960.

Н и к о л ь с к и й Г.В. О закономерностях внутривидовых пищевых взаимоотношений у рыб. - Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, 54, I, 1949.

Н и к о л ь с к и й Г.В. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР, 1953.

Н и к о л ь с к и й Г.В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяций у рыб. - Журн. общ. биол., 21, 4, 1960.

Н и к о л ь с к и й Г.В. Экология рыб. М., "Высшая школа", 1963.

Н и к о л ь с к и й Г.В. Теория динамики стада рыб. М., "Наука", 1965.

О в е н Л.С. Пелагические икринки рыб в Черном море у Карадага. - Тр. Карадаг. биол. ст., 15, 1959.

О в е н Л.С. Выживание и развитие икры черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) в воде с различной соленостью. - Тр. Карадаг. биол. ст., 16, 1960.

О в е н Л.С. О специфике порционного икрометания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov. - Вopr. ихтиол., 17, 1961a.

О в е н Л.С. Овогенез и годичный цикл изменений яичников у черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov. - Тр. Карадаг. биол. ст., 17, 1961б.

О в е н Л.С. О порционном икрометании у некоторых черноморских рыб. - Вopr. экол., 5, 1962a.

О в е н Л.С. Об особенностях полового цикла, порционного икрометания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov и некоторых других рыб Черного моря. Автореф. дисс. 1962б.

О в е н Л.С. О нересте некоторых черноморских рыб в аквариумах. - Тр. Карадаг. биол. ст., 18, 1962в.

О в е н Л.С. Особенности порционного икрометания черноморских рыб. - В сб.: Вопросы гидробиологии. М., "Наука", 1965.

О в е н Л.С. К вопросу о размножении черноморской глоссы *Platichthys flesus luscus* (Pallas). - Вopr. ихтиол. 7, I, 1967.

О в е н Л.С. О характере икрометания черноморского налима. - Гидробиол. журн., I, 1968.

Павловская Р.М. О размножении черноморского шпрота *Sprattus sprattus phaloricus* (Risso). - ДАН СССР, 82, I, 1952.

Павловская Р.М. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Черном море. - Тр. ВНИРО, 28, 1954.

Павловская Р.М. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. - Тр. АзЧерНИРО, I6, 1955.

Павловская Р.М. Условия размножения и оценка эффективности нереста хамсы в Черном море в 1955 г. Аннот. к работам ВНИРО, I, 1956.

Павловская Р.М. О выживании личинок хамсы в северо-западной части и в некоторых других районах Черного моря в 1954-1955 гг. в зависимости от кормовых условий. - ДАН СССР, 120, 2.

Павловская Р.М. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. - Тр. АзЧерНИРО, I7, 1958б.

Павловская Р.М. Биология размножения черноморской хамсы. Автореф. дисс., 1960.

Павловская Р.М. Основные причины колебаний урожайности поколений черноморской хамсы. - Научно-техн. информ., 9, 1963. ☺

Павловская Р.М. О питании личинок черноморской хамсы. - Тр. АзЧерНИРО, 23, 1964.

Панов Д.А. О питании личинок леща Рыбизского водохранилища, I (эксп. иссл.). - Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, В (6), 1960.

Панов Д.А. Влияние температуры воды на потребление пищи личинками леща. - В сб.: Мат-лы по биол. и гидрол. волжских водохранилищ. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963.

Персов Г.М. Передифференцировка гонад у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.) как норма развития. - Науч. докл. высш. школы, сер. биол. наук, I, 1965.

• Персов Г.М. Ранний период гаметогенеза у проходных лососей. - Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, I2/I6/, 1966.

Петипа Т.С. Наблюдения над поведением зоопланктона во время солнечного затмения. - ДАН СССР, 104, 2, 1955.

Петипа Т.С. Питание веслоного рачка *Acartia clausi* Giesbr. - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 11, 1959.

Петрова Е.Г. О плодовитости и созревании балтийского шпрота. - Тр. ВНИРО, 42, 1960.

Покровская И.С. Питание личинок сахалинской сельди. - Изв. ТИНРО, 44, 1957.

Попова К.С. Влияние голодания на развитие кутума в начале личиночного периода жизни. - Тр. ИМЖа, 33, 1961.

Пузанов И.И. Анчоус. - Уч. зап. Горьковск. ун-та, 5, 1936.

Пушкарева Н.Ф. Материалы по плодовитости и развитию половых продуктов скумбрии. - Изв. ТИНРО, 46, 1960.

Пчелина З.М. Некоторые данные о личинках и мальках рыб Новороссийской бухты. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 1, 1936.

Пчелина З.М. Личинки и мальки рыб в районе Новороссийской бухты. - Тр. Новоросс. биол. ст., 2, 3, 1940.

Раннак Л.А. Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в Северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживание. - Тр. ВНИРО, 34, 1958.

Расс Т.С. Ступени онтогенеза костистых рыб. - Зоол. журн., 25, 2, 1946.

Расс Т.С. Ихтиофауна Черного моря и ее использование: - Тр. ин-та океанол., 4, 1949.

Расс Т.С. Рыбные ресурсы европейских морей СССР и возможности их пополнения акклиматизацией. М., "Наука", 1965.

Расщеперин В.К. Особенности порционного икротетания бычка-кругляка Азовского моря и численность его молоди. - Тр. совещ. молодых ученых. М., "Пищевая промышленность", 1964.

Ревина Н.И. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море. - Тр. АзЧерНИРО, 17, 1958.

Ревина Н.И. Развитие и питание ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev). - Тр. АзЧерНИРО, 23, 1964.

Ромашов Д.Д., Головинская К.А.. Радиационная биология и генетика рыб. - В сб.: Итоги науки (Биол.науки), 3, 1960.

Сакун О.Ф. Анализ функции половых желез у самцов и самок рыб в связи с характером нереста на примере сырты *Vimba vimba* L. - ДАН СССР, 98, 3, 1954.

Салехова Л.П. Гермафродитизм морского карся *Diplodus annularis* (L.). - Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, 14, 1961.

С а л е х о в а Л.П. О самооплодотворении и развитии самооплодотворенной икры каменного окуня *Serranus scriba* (L.). - *Вопр. ихтиол.*, 3, 2 (27), 1963.

С а л е х о в а Л.П. Половая структура популяции морского карася *Diplodus annularis* (L.) в связи с особенностями его онтогенеза. - В сб.: *Вопросы гидробиологии*. М., "Наука", 1965.

С а л е х о в а Л.П. Инверсия пола, размножение и развитие морского карася *Diplodus annularis* (L.). Автореф. дисс. 1966.

С а м о х в а л о в а Г.В. Влияние рентгеновских лучей на половую железу и вторичные половые признаки *Lebistes reticulatus*. - *Тр. по динамике развития*, 10, 1935.

С а ф њ я н о в а Т.Е., Д е м и д о в В.Ф. Отношение черноморской хамсы к искусственному свету в период размножения и нагула. - *Тр. АзЧерНИРО*, 16, 1955.

С в е т о в и д о в А.Н. Колебания уловов южно-сахалинской сельди и его причины. - *Зоол. журн.*, 31, 6, 1952.

С в е т о в и д о в А.Н. Рыбы Черного моря. М., "Наука", 1964.

С и н ю к о в а В.И. Некоторые данные о питании рода *Trachurus* в Средиземном море. - *Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР*, 16, 1963а.

С и н ю к о в а В.И. Об обеспеченности пищей личинок ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev на ранних этапах развития. - *Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР*, 16, 1963б.

С и н ю к о в а В.И. Питание личинок черноморской ставриды. - *Тр. Севастоп. биол. ст. АН УССР*, 15, 1964.

С м и р н о в А.И. Размножение и развитие черноморской султанки. - *ДАН СССР*, 68, 6, 1949.

С м и р н о в А.И. Порционность икротетания пелагических рыб Черного моря. - *ДАН СССР*, 70, 1, 1950.

С м и р н о в А.И. Нерестилища некоторых промысловых рыб Черного моря. - *Бюлл. Московск. о-ва, испыт. природы*, 56, 5, 1951.

С м и р н о в А.И. Биология размножения и развития черноморской султанки (*Mullus barbatus ponticus caspov*). - *Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы*, 58, 4, 1958.

С о и н С.Г. Эмбрионально-личиночные приспособления к дыханию корекких игл (*Symphathidae*) и морских собачек (*Viegnies*). - *Тр. Казбросс. биол. ст. (юбилейный выпуск к 40-летию основания)*, 1961.

С о и н С.Г. Морфо-экологические особенности развития беломорской сельди (*Clupea harengus nativus maris-albi*). - В сб.: Пробл. использ. промысл. ресурсов Белого моря, I, 1963.

С о р о к и н В.П. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua morhua* L.). - Тр. ПИНРО, 10, 1957.

С т р о г а н о в Н.С., Т е л и т ч е н к о М.М. Хроническое влияние малых доз урана-238 на гонады уклеек. - Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 63, 4, 1958.

С т о я н о в Ст. Съезд и характер на рибната фауна на българското черноморие. - Изв. н.-и. ин-та по рибовъдство и рибол. Ш, Варна, 1963.

С у ш к и н а А.П. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге. - Тр. ВНИРО, 14, 1940.

Т е л и т ч е н к о М.М. и Л е в и т о в а Е.Н. Гистологическое изучение гонад уклеек *Alburnus alburnus* L., подвергшихся хроническому действию малых доз урана-238. - Вест. Московск. ун-та, сер. биол. I, 1959.

Т и м а к о в а М.Н. Питание и пищевые взаимоотношения наваги и корюшки Онежского залива Белого моря. - Мат-лы по компл. изуч. Белого моря, I, 1957.\*

Т к а ч е в а К.С. К биологии мальков черноморской хамсы. - Тр. Карадаг. биол. ст., 13, 1955.

Т р и ф о н о в Г.П. К изучению биологии размножения азовских бычков. - Тр. Карадаг. биол. ст., 13, 1955.

Т р у н о в И.А. Некоторые особенности распределения и биологии морского карася у берегов юго-западной Африки. - Вопросы морской биологии (Тез. олимп. молодых ученых). К., "Научно-ва думка", 1966.

Т э р я н Т.Г. Влияние высокой температуры на определение и перераспределение пола у рыб. - Бюлл. эксп. биол. и мед., 9, 1942.

Т э р я н Т.Г. Об определении и превращении пола у *Liporhynchus helleri*. - Уч. зап. МГПИ, 40, 1947.

Ф а д е е в Н.С. О типе икротетания и плодовитости некоторых промысловых камбал Сахалина. - Зоол. журн., 36, 12, 1957.

Ф и л а т о в Д.Н. К биологии и морфологии аральских рыб. (предварит. сообщ.). - Русск. зоол. журн., 5, 1,2, 1925.

Ф е с е н к о Е.А. Питание личинок судака и кормовая база в р. Дон и восточной части Таганрогского залива. - ДАН СССР, 93, 3, 1953.

Ф о р т у н а т о в а К.Р. Об индексах питания у рыб. - *Вопр. ихтиол.*, 1, 1964.

Ф р о л е н к о Г.И. Влияние голодания на развитие личинок леца и обыкновенного караса. - *Докл. высш. школы, сер. биол.*, 1, 1959.

Ч а я н о в а Л.А. Питание черноморской хамсы. - *Тр. ВНИРО*, 28, 1954.

Ч е р ф а с Н.Б. Радиационное поражение гонад карпа. - *Вопр. ихтиол.*, 2, 1 (22), 1962.

Ш о р ы г и н А.А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. - *Зоол. журн.*, 13, 1, 1939.

Ш о р ы г и н А.А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции. - *Зоол. журн.*, 25, 1, 1946.

Ш о р ы г и н А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. *Пищепромиздат*, 1952.

Ш п е т Г.И. Экология питания карпа в связи с разработкой рациональных методов кормления. - *Тр. ин-та прудов и речн. рыбн. х-ва УССР*, 9, 1953.

Ю р о в и ц к и й Ю.Г. Об определении пола у рыб. - *Усп. совр. биол.*, 62, 1/4/, 1966.

Я р о ш а н к о М.Ф., Т о м н а т и к Е.Н., Н а б е р е ж н ы й Е.Н., В а л ь к о в с к а я А.И., К а р л о в В.И. Пищевые взаимоотношения рыб Дубоссарского водохранилища. - *Тр. ин-та биол. Молдавск. фил. АН СССР*, 2, 1, 1960.

А а з е н О. а. А к у ü з М. Fishery investigation in türkish Black Sea waters with special reference to anchovy. - *Balikcilik Arastrima Merkezi Raporlari*, 1(7), 1956.

А r i м N. Marmara ve karadenizdeki bazı kemikli balıkların (teleost'ların) yumurta ve larvalarının morfolojileri ile ecolojipleri. - *Hidrobiol. ser. A*, 9, 1-2, 1957.

A s h b y K.R. Sviluppo del sistema riproduttivo di Salmo trutta L. in condizioni normali e sotto l'influenza di ormoni steroidi. - *Riv. Biol.*, 44, 1952.

A s h b y K.R. The effect of steroid hormones on the brown trout (Salmo trutta) during the period of gonadal differentiation. - *J. Embryol. exp. Morphol.*, 5, 3, 1957.

Atz J.M. Hermaphroditic Fish. - *Science*, 150, 3697, 1965.

A t z J. Endocrinological and ontogenetic problems posed by hermaphroditic fishes. - *Amer. Zool.*, 3, 4, 1963.

B e r n e r L. The food of the larvae of the norther anchovy *Engraulis Mordax* Bulletin. -Inter-Amer. Trop. Tuna commis. 4, 1, 1959.

B h a t t a c h a r y y a R.N. The food and feeding habits of larval and post-larval herring in the Northern North. Sea. - Mar. Res., 3, 1957.

B o r c e a I. Observations sur les poissons migrateurs dans les eaux Roumaines dela Mer Noire. - Annal. scient. de l'Universite' de Jassy, 15, 3, 4, 1929.

B u ş n i t â Th. a. O r i s t i a n A. Variatia carasului argintiu (*Carassius auratus gibelio* Bloch.) in Apele rominesti si Carcele care o determina. - Stud. si cercetări biol. ACAD. RPR, Ser. biol. animală, 10, 4, 1958.

B y r n e L.W. Note on the young of *Blennius galerita*. - J. Mar. Biol. Ass. Plymouth (2), 6, 1902.

C a u t i ş I. Contributii la Cuncoasterea Biologiei sprotului (*Sprattus strattus phalericus* (Risso) (In Dreptul litoralului Rominesc). - Hydrobiol., 1, 1958.

C i p r i a G. Uova, stadi embrionali e post-embriionali nei *Blennidi*: *Bl. pavo*, *Bl. inaequalis*. - G.V.Mem.R. Com. Talass, 231, 1936.

C i p r i a G. Uova e stadi post-embriionali di *Blennius Tentacularis* Brünn. - Note dell Istituto Italo-Germanico di Biol. marina di Rovigno d'Istria, 2, 7, 1938.

C l a r k E. Functional hermaphroditism and Self-fertilization in a Serranid fish. - Science, 129, 1959.

C l a r k E. Mating of Grompers. - Nat. History, June-July, 1965.

D ' A n c o n a U. Ulveriore osservazioni e considerazioni sull'ermafroditismo e il differenziamento sessuale dell'orata (*Sparus auratus*). - Publ. Staz. Zool. Napoli, 18, 1941.

D ' A n c o n a U. Ermafroditismo ed intersessualita. - Med. e Biol., 3, 1943.

D ' A n c o n a U. Sessualita del soma e sessualizzazione delle cellule germinali. - Atti. Ist. Veneto, S.L.A. 103, 2, 1944.

D ' A n c o n a U. Sexual differentiation of the gonad and the sexualization of the germ cells in Teleosts. - Nature, 156, 1945a.

D'Ancona U. L'ermafroditismo nel genere "Diplodus" (sin. "Sargus", Teleostei). - Boll. It. Biol. Sper. 20, 1945b.

D'Ancona U. Ermafroditismo e gonacorisimo in alcuni Sparidi. - Boll. Sc. Ital. Biol. Sper., 22, 1946.

D'Ancona U. Ermafroditismo ed intersessualita nei Teleostei. - Experientia, 10, 1949a.

D'Ancona U. Il differenziamento della gonade e l'inversione sessuale degli Sparidi. - Arch. Ocean. e Limnol. VI, 2-3, 1949b.

D'Ancona U. Osservazioni sull'organizzazione della gonade ermafrodita di alcuni Serranidi. - Nove Thalassia 1, 15, 1949c.

D'Ancona U. Inversion spontanées et expérimentales dans les gonades des Téléostéens. - L'année biolog. 3, ser. 32, 3-4, 1956.

D'Ancona U. Nuove ricerche sulla determinazione sessuale Dell'Anguilla. - Estr. Dall Arch. di Oceanogr. e Limnol., 11, XI, 1, Venezia, 1957.

D'Ancona U. Induzione genetica e suscettibilità Territo reale nel differenziamento sessuale della Gonade Nei Teleostomi. - Rivista di Biologia, 53, 1960.

Dantschakoff V. Der Aufbau des Geschlechts beim höheren Wirbeltier. Jena, 1941.

Demir M. Sarikuyruk Istavrit balığı (Trachurus mediterraneus Lutken, 1880) nin uremesi hakkında. I - karadenizde. - Hidrobiol. ser. A, IV, 3-4, 1958a.

Demir N. Karadeniz populasyonuna ait Trachurus mediterraneus Ltken. (sarikuyruk Istavrit balığı) yumurta ve larvalarının morfolojik hususiyetleri hakkında. - Hidrobiol. ser. A, IV, 3-4, 1958b.

Demir N. Notes on the Variations of the eggs of anchovy (*Engraulis encrasicolus* Ouv.) from Black, Marmara, Aegean and Mediterranean Sea. - Hidrobiol. ser. B, IV, 4, 1959.

Demir N. Kolyoz (*Scomber colias* Gmelin) un Marmaradan ele geçmiş olan yumurta ve larvalarının morfolojileri ile bu denizdeki yumurtlama period ve sahaları hakkında. - Hidrobiol. ser. A, VI, 1961.

D e v e d j i a n K. Pêche et Pêcheries en Turquie, 4. Konstantinopole, 1926.

D ü f f o s e A. De l'hermaphrodisme chez certains vertébrés. - Ann. Sci. Nat. Zool., Ser. 4, 5, 1856.

E i n a r s s o n H. a. G ü r t ü r k N. Abundance and distribution of eggs and larvae of the anchovi (*Engraulis encrasicolus ponticus*) in the Black Sea. - Hidrobiol., ser. B, IV, 1-2, 1960.

E s s e n b e r g J.M. Sex differentiation in the viviparous teleost *Xiphophorus helleri*. - Biol. Bull., 45, 1923.

E s s e n b e r g J.M. Complete sex-reversal in the viviparous teleost "*Xiphophorus helleri*". - Biol. Bull., 51, 1926.

F a b i a n M.W. Mortality of fresh water and tropical fish, fry by cyclopoid Copepods.-Ohio I. Sci. 60, 5, 1960.

F a r r i s D.A. The effect of three different types of growth curves on estimates of larval fish survival. - J. Cons. Int. Explor. Mer., 25, 3, 1960.

G a d i d o v N., I o n e s c u N. si S t a n e s c u S. Contribuții la cunoașterea biologiei și pescuitului pământei (Sarda sarda Bloch), in apele românești ale mării Negre in perioada (1954-1956). - Academ. Rep. Pop. Romine, 1958.

G o r d o n M. Physiological genetics of fishes. -In: The Physiology of Fishes, 2, N-Y., 1957.

G o t t i n g K.J. Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteen. Helgoländer Wissensch. Meeresuntersuchungen herausgegeben von der biol. Anst. Helgoland, 8, 1. Hamburg, 1961.

G u i t e l F. Observation sur les moeurs de trois Blennides. -Arch. Zool. Exp. Gen., Ser. 3, 3, 1893.

H a r m s J.W. Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F-Generationen. - Zool. Anz., 67, 1926.

H i c k l i n g C.F., R u t e n b e r g E. The ovary as an indicator of the spawning period in fishes. -J. marin. biol. Ass., 21, 1936.

H j o r t I. Fluctuations in the great fisheries of northern, Europe viewed in the light of biological research.-Dapp. Proc. Verb. Cons. Explor. Mer, 20, 1914.

N o e k P.P.C. Over het hermaphroditisme van de visschen uit de familian der Percidae en Sparidae. - Neder. Dierk. Ver. Tij. (2), 3, 1894.

K u r a t a H. - Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 20, 1959.

K u t h a l i n g a m M.D. Observations on the food and feeding habits of post larvae, juveniles and adults of some Madras fishes. - J. Madras Univ., 29, 2, 1959.

L a r k u n P.A. Interspecific competition and population control in freshwater fish. - J. Fish. Res. Board of Canada, 13, 3, 1956.

L a s k o w s k i W. Reaktionen der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale von *Platyopocilus variatius* ( $\sigma$ -heterogamet) und *Platyopocilus maculatus* ( $\sigma$ -homogamet) auf Sexualhormone, Roux. - Arch. Entwicklungsmech., 146, 1953.

L e b o u r M.V. The food of post-larval fish. - J. Mar. Biol. Assoc., 11, 4, 1918.

L e b o u r M.V. The food of postlarval fish. - J. Mar. Biol. Assoc., 12, 1, 1919.

L e b o u r M.V. The food of postlarval fish. - J. Mar. Biol. Assoc., 12, 2, 1920.

L e b o u r M.V. Young angleris in captivity and some of their enemies. A study in a Plunger Jar. - J. Mar. Biol. Assoc., 13, 3, 1925.

L e p o r i N u l l o G. Ermafroditismo proterogenico in *Maena maena* (L.) ed in *Maena chryselis* (Cuv. Val.) (Perciformes, Centranchidae). - Boll. di pesca, Anno 35, 14, 2, 1959.

L i e m K.F. Sex reversal as a natural process in the synbranchiform fish *Monopterus albus*. - Oopeia, 2, 1963.

L i n d s e y C.G. Experimental study of meristic variation in a population of three spine sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. - Canad. J. Zool., 40, 2, 1962a.

L i n d s e y C.G. Observations on meristic variation in nine-spine Sticklebacks, *Pungitius pungitius*, reared at different temperatures. - Canad. J. Zool., 40, 7, 1962b.

L i u C.K. Rudimentary hermaphroditism in the synbranchoid *Mel Monopterus javanensis*. - Sinensia, 15, 1944.

L o z a n o C a b o F. Monografía de los Centranchidos mediterráneos, con un estudio especial de la biometria

biología y anatomía de *Spicara smaris* (L.). - Mem. Real. Acad. Cienc. exacts. fis. y natur. Madrid, ser. Cienc. natur., 17, 2, 1953.

M a r r I. The "critical period" in the early life history of marine fishes. - J. Cons. Explor. Mer., 21, 2, 1956.

M o D o n a l d I.G. A possible source of error in assessing the survival of Pacific salmon eggs by red sampling. - Canad. Fish. Cultur., 26, 1960.

M o e M.A. Abstract of the preliminary report on the proposed study of the biology of the red grouper, *Epinephelus mario*. (Conference) Intersexuality in Fishes, May 20-25, Cape Haze Marine Lab. Sarasota, Florida, 1965.

M o n t a l e n t i G. Maenidae. -In: Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 1934.

M o r e G.A. The germ cells of the trout (*Salmo irideus* Gibbons). - Tr. Amer. Micr. Soc., 56, 1937.

M o z z i O. Sviluppo della gonade in embrioni di *Labiates reticulatus* (Peters). - Boll. Zool., 21, 1955.

M r š i c W. Über das Auftreten intermediärer Stadien bei der Geschlechtsdifferenzierung der Forelle. - Wilhelm Roux arch f. Entw. mech. d. org., 123, 1, 1930.

N i l s s o n N. Seasonal fluctuations in the food segregation trout, char and whitefish in 14 North-Swedish lakes. - Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 41, 1960.

N ü m a n n W. Torik ve Palamutlarinin biologi ve Goclerine dair tetkikler. - Balic ve Balicilik, 7, 1953.

N ü m a n n W. Die Pelamiden des Schwarzen Meeres, des Bosporus der Marmara and der Dardanellen (*Sarda sarda*). - Hidrobiol., ser. B, III, 2-3, 1955.

N ü m a n n W. Biologische Untersuchungen über die Stöcker des Bosporus, des Schwarzen Meeres und der Marmara (*Trachurus mediterraneus* Strd. und *Trachurus trachurus* L.). - Hidrobiol., ser. B, IV, 1, 1956.

O g i l v i e H. Observations on the food of postlarval herring from the scottish coast fisheries. - Scotl. Sci. Invest., 1, 1927.

O k a d a Y o k . A further note on sex reversal in the wrasse, *Halichoerus poecilopterus*. -In: Proc. Japan, Acad., 40, 1964.

O k a d a Y o k. Bisexuality in sparid fishes. I Origin of bisexual gonads in *Mylio macrocephalus*. - In: Proc. Japan Acad., 41, 4, 1965a.

O k a d a Y o k. Bisexuality in sparid fishes. II Sex segregation in *Mylio macrocephalus*. - In: Proc. Japan Acad., 41, 4, 1965b.

O k a d a Y o k. Bisexuality in sparid fishes. III Sporadic cases of bisexual gonads in *Chrysophrys major* Temm. et Schl. - In: Proc. Japan Acad., 41, 6, 1965b.

P o d o a E. Carangidae, Fauna e Flora del Golfo di Napoli, 2, 1956.

P e t e r s e n C.G. Our Gobies (Gobiidae). - Rep. of the Danish. biol. st. XXVI, 1919.

P l a n a s A., V i v e s F. Contribución a la Sistemática con un estudio especial de la biometría y biología de la xuela (*Spicara chryselis* L.), 1, Barcelona, 1955.

Q u o r n e r H. Der Einfluss von Steroidhormonen auf die Gonaden juveniler Poecilliden. - Biol. Zbl., 75, 1/2, 1956.

Q u e r n e r H. Über einen Zusammenhang zwischen der Beeinflussbarkeit der Gonaden durch Sexualhormone und dem Modus der Geschlechtsbestimmung. - Zool. Anz., 20, 1957.

R a n z i S. Sparidae, Fauna e Flora del golfo di Napoli, 1, 1931.

R e i n b o t h R. Natürliche Geschlechtsumwandlung bei Adulten, Teleosteeiern. - Deutsch. Zool. Gesellschaft in Bonn (Rhein.), 1960.

R e i n b o t h R. Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleosteeiern (Serranidae, Sparidae, Centranchthidae, Labridae). - Zool. Jb. Physiol., 69, 1962.

R e i n b o t h R. Experimentell induzierter Geschlechtswechsel bei Fischen. - Deutsch. Zool. Gesellschaft in München, 1963a.

R e i n b o t h R. Natürlicher Geschlechtswechsel bei *Sacura margaritacea* (Hilgendorf) (Serranidae). - Annot. Zool. Japon, 36, 4, 1963b.

R e i n b o t h R. Inversion du sexe chez *Anthias anthias* (L.) (Serranidae). - Vol. Jubilaire, 17, 1964

R e i n b o t h R. Intersexuality in Sparidae and Maenidae. (Conference Intersexuality in Fishes, May 20-25, Cape Haze Marine Laboratory, Sarasota, Florida, 1965.

Reinboth R. Protogynie bei Chelidoperca hirundinacea (Cuv. et Val.) (Serranidae). Ein Diskussionsbeitrag Zur Stammesgeschichte amphisexueller Fische.- Annot.- Zool. Japon., 40, 4, 1967.

Reinboth R. u. Simon N. Die Wirkung von Hypophysen - Homogenaten auf die Gonadenreifung bei Teleostiern. - Deutsch. Zool. Gesellschaft in Wien, 1962.

Roede M.J. Intersexuality in Labridae. Conference Intersexuality in Fishes, May 20-25 Cape Haze Marine Laboratory, Sarasota, Florida, 1965.

Rothschild B.I. Production and survival of eggs of the American smelt *Osmerus mordax* in Maine. - Trans. Amer. Fish. Soc., 90, 1, 1961.

Scheibourn I.E. The feeding habits of plaice postlarval in the Southern Bight. - J. Mar. Biol. Assoc., 32, 1, 1953.

Scheibourne I.E. The fledging and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. - J. Marine Biol. Assoc., 36, 3, 1957.

Scheibourne I.E. A predator prey size relationship for plaice larvae feeding in *Oikopleura*. - J. Marine Biol. Assoc., 42, 2, 1962.

Sette O.E. Biology of the Atlantic mackerel (Scomber scomber) of North America, I. Early Life history, including growth, drift and mortality of the egg and larval populations. - Fish. Bull., 50, 38, 1943.

Smith G.L. Hermaphroditism in some Serranidae fishes. - In: Papers Michigan Acad. Sci., Arts. a. Letters, 44, 1958.

Soleim P.A. Causes of rich and poor year classes of herring. - Rep. on Norweg. Fish a. Mar. Invest., 7, 2, 1942.

Solyan T. Die Fortpflanzung und das Wachstum von *Crenilabrus ocellatus* Forak, einem Lippfisch des Mittelmeeres. - Z. Wiss. Zool., 137, 1, 1930.

Sordi M. Ermafroditismo proteroginico in *Labrus turdus* L. e in *Labrus merula* L. - Monit. Zool. Ital., 69, 3-4, 1961-1962.

Steinitz H. Contribution to the knowledge of the Blenniidae of the Eastern Mediterranean. - Rev. de la Facult. des Scien. de l'Univer d'Istanbul, 1950.

T a n i n g A.V. On the breeding areas of the sword fish (*Xiphias*). "Dana" Oceanogr. Collect., 45, 1955.

T o r t o n e s e E. In alcuni Pesci indo-pacifici immigrati nel Mediterraneo orientale. - Boll. Zool., 20, 1953.

V a l e o v e H. Sexual differentiation in the teleost fish *Xiphophorus helleri*, as modified by experimental treatment. - Biol. Bull., 112, 3, 1957.

V a n O o r d t G.J. Zur microscopischen Anatomie der Ovariotestes von *Serranus* und *Sargus* (Teleostei). - Zeitschr. mikr.-anat. Forsch., 19, 1, 1929.

V a n O o r d t G.J. Zur Sexualität der Gattung "Epinephelus" (Serranidae, Teleostei). - Zeitschr. mikr.-anat. Forsch., 33, 1933.

W a l d m a n n I. Untersuchungen Heringslarven und Zooplankton des greifswalder Boddens in den Jahren 1958 und 1959. - J. Fischerei, 10, 6/7, 1962.

W i b o r g K.F. Investigations of Cod larvae in the Coastal waters of Northern Norweg. - Rep. on Norweg. Fishery a. Mar. Investig., 9, 35, 1948.

W i n g e O. The location of eighteen genes in *Lebistes reticulatus*. - J. Genet., 18, 1927.

Y a m a m o t o T.O. Artificially induced sex-reversal in genotypic males of the medaka (*Oryzias latipes*). - J. Exp. Zool., 123, 3, 1953.

Y a m a m o t o T.O. Progeny of artificially induced sex reversals of male genotype (xy) in the medaka (*Oryzias latipes*) with special reference to xy-male. - Genetics, 40, 3, 1955.

Y a m a m o t o T.O. Artificial induction of functional sex reversal in genotypic females of the medaka 5 (*O. latipes*). - J. Exp. Zool., 137, 1958.

Y a m a m o t o T.O. A further study on induction of functional sex reversal in genotypic males of medaka (*Oryzias latipes*) and progenies of sex reversals. - Genetics, 44, 4, 1959.

Z e i M. Typical sex-reversal in Teleost. - Proc. Zool. Soc. London, 119, 4, 1949.

# ПРИЛОЖЕНИЕ

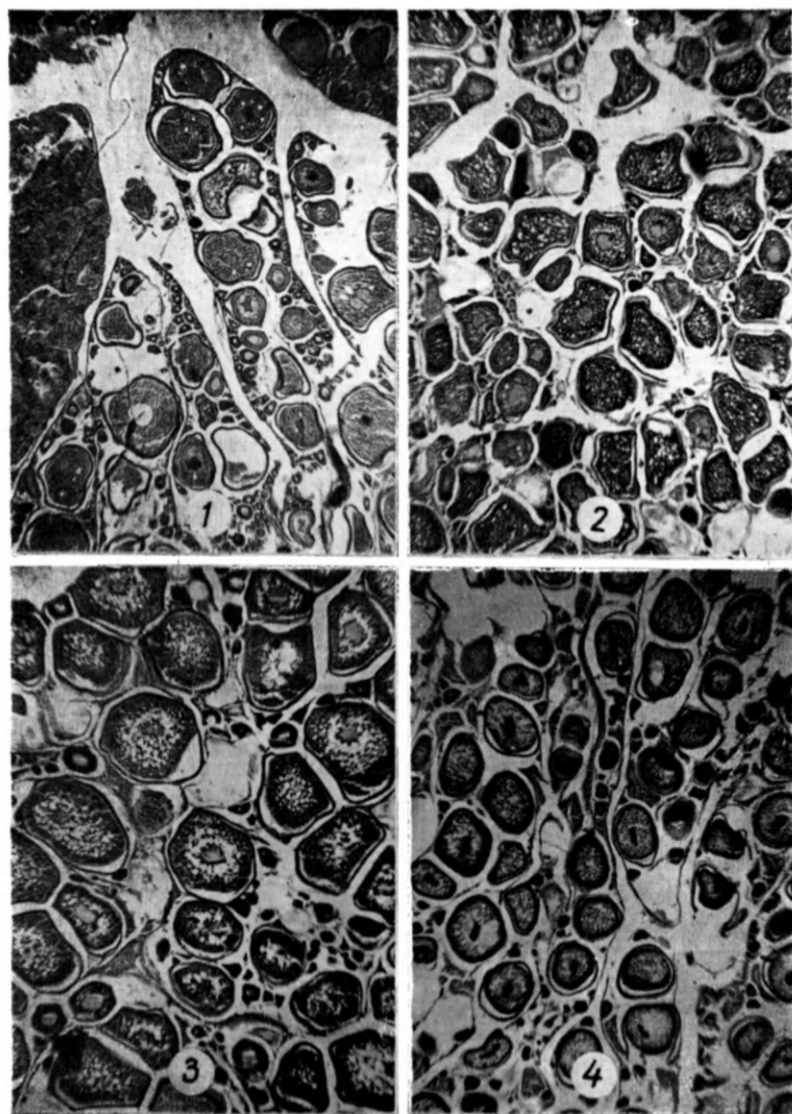


Рис. 10. Гистологические срезы яичников рыб, выловленных в перестывый период:

1 — каменный окунь, 2 — ставрида, 3 — луфарь, 4 — смарида.

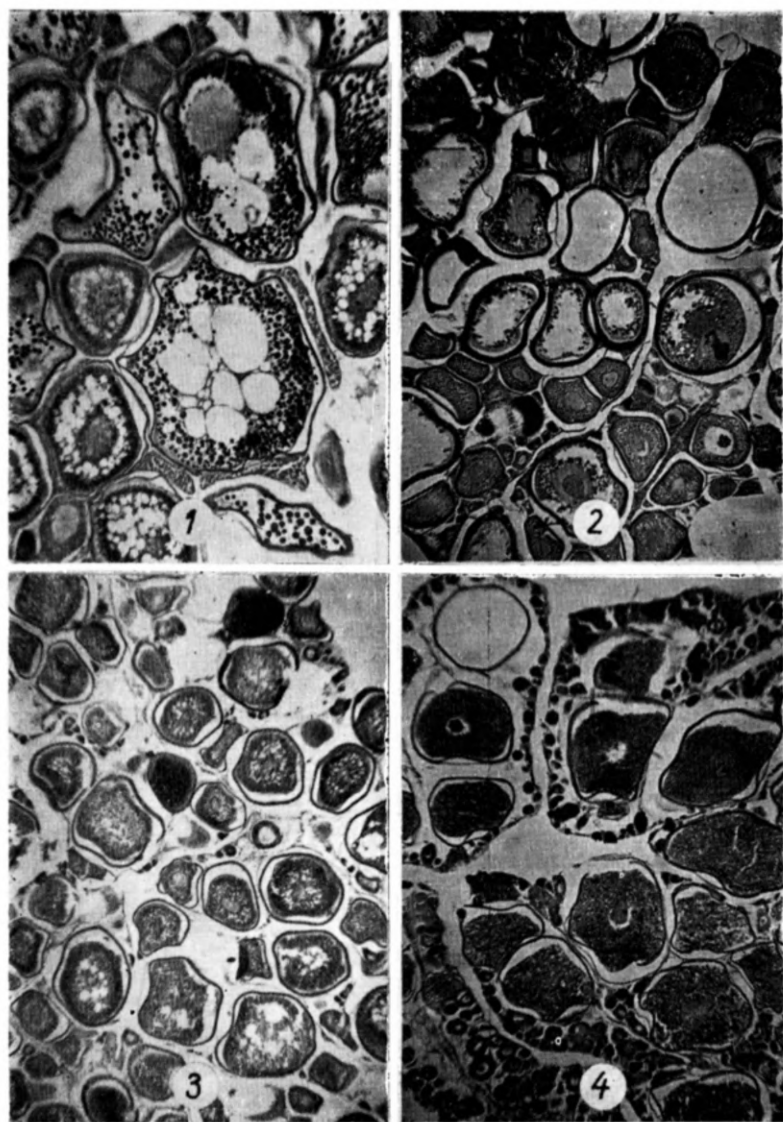


Рис. 11. Гистологические срезы яичников рыб, выловленных в нерестовый период:

1 — султанка, 2 — зеленушка-тинка, 3 — морской дракон, 4 — морская корова.

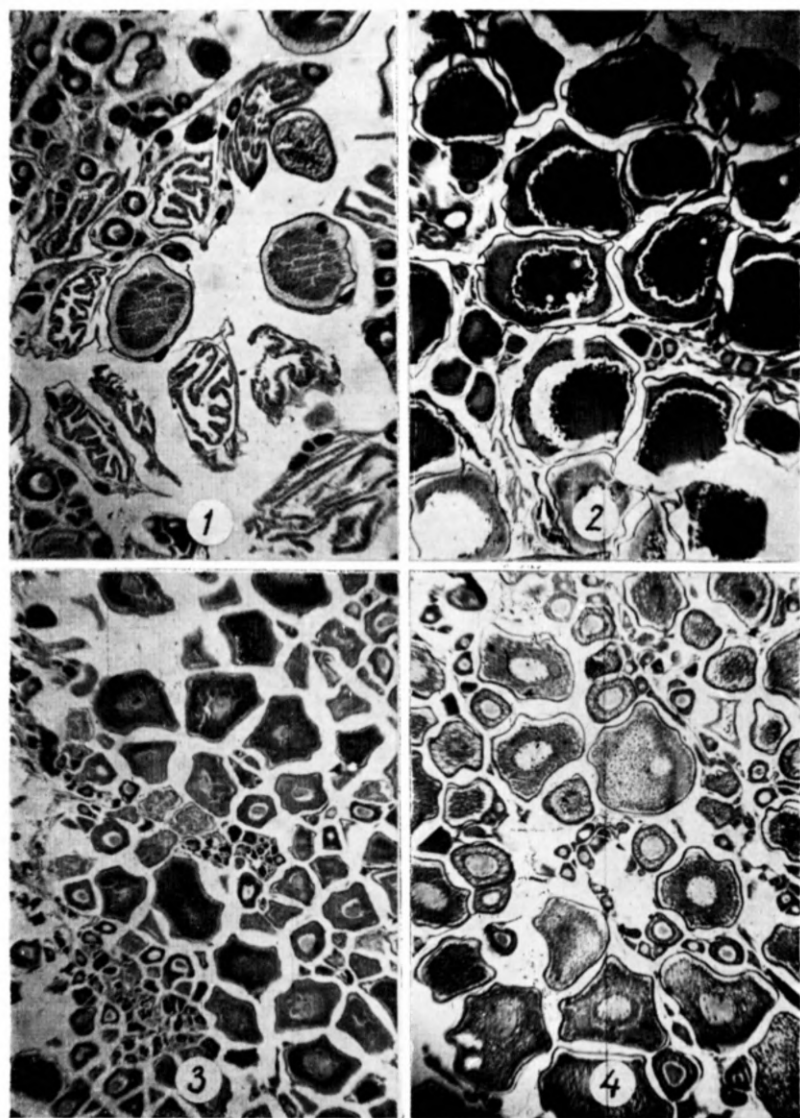


Рис. 12. Гистологические срезы яичников рыб, выловленных в перестовый период:

1 — бычок-кругляк, 2 — бычок-травяник, 3 — морской ерш, 4 — морской язык.

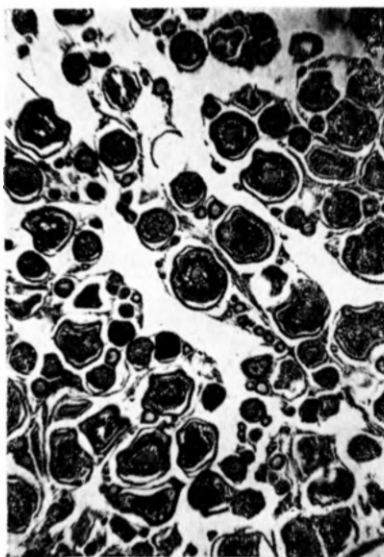


Рис. 13. Гистологический срез яичника морского палма VI--II--III стадии зрелости.

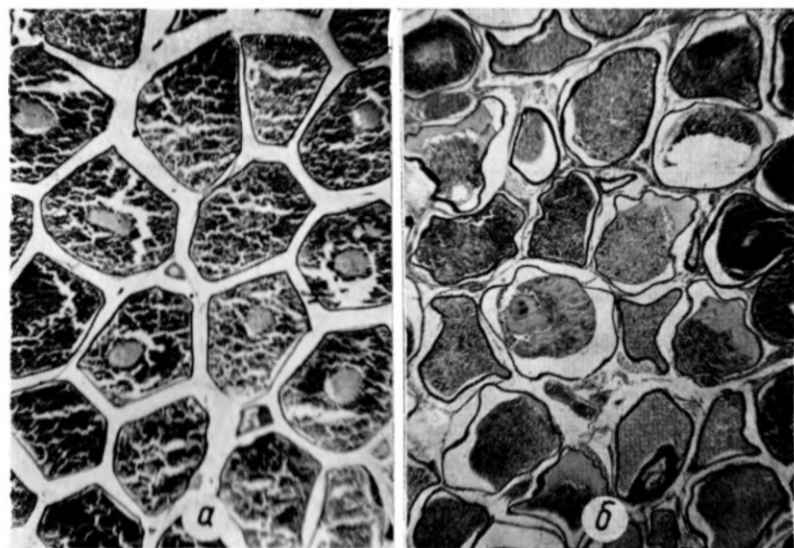


Рис. 14. Гистологические срезы яичников двух особей черноморской глоссы:  
*а* - IV стадия зрелости, *б* - VI—IV стадия зрелости.