

Г. В. Н И К О Л Ъ С К И Й

ЭКОЛОГИЯ РЫБ

В Ы С Ш А Я Ш К О Л А

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

ЭКОЛОГИЯ РЫБ

*Допущено
Министерством высшего и среднего специального
образования СССР
в качестве учебного пособия
для государственных университетов СССР*



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
«ВЫСШАЯ ШКОЛА»

Москва — 1963

ОТ АВТОРА

Настоящее пособие охватывает части курса общей ихтиологии, посвященные экологии рыб и биологическим основам рыбного хозяйства. Эта книга также может быть использована по курсам общей экологии и экологии позвоночных.

В основу пособия положена опубликованная в 1944 г. моя книга «Биология рыб». Однако по сравнению с ней настоящая книга коренным образом переработана. Добавлена глава о роли рыбы в жизни человека и о биологических основаниях рационального рыбного хозяйства. Все остальные главы фактически написаны заново.

По сравнению с другими отечественными и зарубежными изданиями подобного рода эта книга построена несколько иначе. После краткого введения, в котором рассматриваются основные теоретические положения современной экологии рыб, приводятся сведения о взаимосвязях рыб с окружающим их органическим и неорганическим миром. Во втором разделе книги рассматриваются основные звенья жизненного цикла рыбы. При подборе примеров я, где это возможно, стремился приводить материалы, касающиеся видов, имеющих хозяйственное значение. В первую очередь, я рассматриваю те стороны экологии рыб, которые важны для построения рационального рыбного хозяйства. Так как в книге Е. К. Суворова «Основы ихтиологии» (1948) и в моей «Частной ихтиологии» (1950, 1954) подробно излагается экология отдельных видов рыб, то я счел целесообразным раздел, посвященный частной экологии, из данного издания исключить.

В написании этой книги мне очень большую помощь оказали мои товарищи — сотрудники кафедры ихтиологии Московского университета и Лаборатории ихтиологии Института морфологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР. Художник Н. Н. Кондаков сделал для книги ряд оригинальных рисунков. Всем товарищам, которые помогли мне, я чрезвычайно благодарен.

Мне, естественно, хочется надеяться, что книга будет способствовать разработке биологических основ рационального рыбного хозяйства и будет полезной при подготовке ихтиологов

и биологов других специальностей. При подготовке «Экологии рыб» для издания в качестве учебного пособия мною учтены замечания, сделанные на одноименную монографию, опубликованную в 1961 г., а также поправки и дополнения, которые внесены в английское, румынское, китайское и вьетнамское издания этой книги.

По сравнению с монографией несколько изменена структура книги: раздел, посвященный движению рыб, перенесен в начало главы, где рассматриваются абиотические связи рыб. Во все остальные разделы внесены небольшие дополнения.

Несомненно, однако, что в книге имеется очень большое число недочетов. За все замечания я буду весьма признателен.

Кафедра ихтиологии
Биолого-почвенного факультета
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Единая наука биология распадается на ряд обособленных дисциплин, из которых морфология изучает строение организмов, систематика — их естественную систему, физиология — функции органов и целого организма, экология — образ жизни.

Экология рыб представляет собою раздел ихтиологии, посвященный изучению образа жизни рыб, а именно: характера динамики их популяций, внутривидовых (стаи, косяки, колонии) и межвидовых группировок, распределения, миграций, суточного и сезонного ритма жизни, характера пищевых взаимоотношений, размножения и т. д. Экология изучает суточный, сезонный и жизненный цикл рыбы, характер взаимосвязей ее с абиотическим и биотическим окружением (Г. Никольский, 1955).

Естественно, что образ жизни всякого организма (в том числе и рыбы) неразрывно связан с его строением и функциями органов.

Поскольку форма, функции и образ жизни животного неразрывно взаимосвязаны, изучение образа жизни животного (в том числе и рыбы) возможно только на основе познания его строения и функций его органов, как, в свою очередь, познание строения и функций органов животного возможно на основе знания его образа жизни, характера его приспособительных взаимосвязей со средой (Васнецов, 1953).

Основным теоретическим положением современной экологии, включая и экологию рыб, является представление о единстве организмов (вида) и их среды. Организм не может существовать без среды. Всякий организм, популяция, вид живет за счет своей специфической среды, вне взаимодействия с которой он прекращает свое существование. Специфика живого и заключается в его приспособительном взаимодействии со средой, обеспечивающем его развитие и существование.

Система приспособительных связей организма со средой складывается из взаимосвязей со средой абиотической (грунтом, водой с растворенными в ней кислородом и солями, взвешенными минеральными частицами и т. п.) и биотической. В свою очередь, биотические взаимоотношения подразделяются на межвидовые — связи с кормовыми организмами, хищниками, па-

разитами и т. д., и внутривидовые — взаимоотношения родителей и потомства, самцов и самок, особей разных возрастов и т. д.

Отношения организма с отдельными элементами его абиотической и биотической среды не существуют изолированно, они находятся в единой неразрывной системе связей. Например, условия питания воблы в Северном Каспии зависят как от количества, качества и поведения кормовых организмов, а также других видов рыб и хищных беспозвоночных, питающихся этими организмами на местах кормежки (межвидовые связи), так и от количества и состояния кормящихся особей данного вида (внутривидовые связи), от характера грунта, определяющего в значительной степени доступность кормовых организмов, от мутности воды, волнения и т. д. (абиотические связи).

Таким образом, в природе связь организма с тем или иным элементом его среды не существует изолированно от других связей, а находится с ними в неразрывном взаимодействии. Эту взаимозависимость необходимо учитывать в экспериментальных исследованиях, когда какая-либо система связей искусственно изолируется.

Изменяя в природе ту или иную ведущую биотическую или абиотическую связь, мы неминуемо вызовем перестройку всей системы взаимоотношений организма и его среды.

Характер взаимоотношений организма с окружающей природой специфичен не только для разных видов, но и для различных особей одного и того же вида.

Для разных видов одно и то же природное тело является разной средой. Так, для воблы — *Rutilus rutilus caspicus* (Iak.) — или черного амура — *Mylopharyngodon piceus* (Rich.) — моллюски являются пищей, а для горчака — *Rhodeus sericeus* (Pall.) — моллюск — место, куда откладывается икра (нерестовый субстрат). Одно и то же природное тело может быть разной средой для разных стадий развития организма. Так, веслоногий рачок циклоп — *Cyclops* — является хищником по отношению к икринке и только что вышедшим из оболочки свободным эмбрионам — предличинкам карповых рыб, используя их в качестве пищи. По мере роста личинки рыб становятся недоступными для циклопа, и он перестает быть для них хищником, превращаясь из элемента среды в безразличный элемент внешнего мира. Однако по мере дальнейшего роста мальки рыб, в свою очередь, начинают питаться циклопами, и эти рачки опять становятся элементом их среды, но уже иным — пищей. Питание циклопами продолжается до тех пор, пока рыбы не достигнут таких размеров, когда затрата энергии на добычу циклопа не будет полностью компенсироваться за счет калорийности его как пищи. Тогда рыбы прекращают питание циклопами, и эти рачки вновь становятся для рыб безразличным элементом внешнего мира.

Мы принимаем следующие определения основных общих понятий, употребляемых в экологии.

Внешний мир — природа, человек и деяния рук человеческих — объективно существующая реальность.

Следующие понятия представляют собой части внешнего мира.

Местообитание (биотоп, станция обитания) — элемент ландшафта, где живет организм, популяция, вид. Иногда некоторыми исследователями именуется средой обитания.

Среда — природные тела и явления, с которыми организм, популяция, вид связаны прямыми приспособительными отношениями. Некоторыми исследователями именуется средой существования. Среда — это элементы внешнего мира в их отношениях с организмом, популяцией, видом.

Условия жизни — отдельные элементы среды, определяющие отдельные связи организма, популяции, вида со средой. (Отдельные условия, как указывалось, не существуют изолированно друг от друга, а находятся во взаимной связи.)

Система специфичных отношений организмов вида со средой часто именуется ниша, или **общая ниша** (Элтон, 1934, Васнецов, 1938, 1955). Собственно ниша — это специфика отношений, определяющих единство вида и его среды. Мы можем говорить, например, ниша реофильного хищника или ниша глубоководного бентофага.

Частная ниша — это совокупность отношений животного (рыбы) к компонентам среды в связи с какой-либо одной из его жизненных функций — питания, размножения и т. д. Например, мы можем говорить: ниша зоопланктофага, т. е. отношения рыбы на почве питания планктоном, или ниша остракофила, т. е. отношения рыбы и двустворчатого моллюска, служащего нерестовым субстратом.

Взаимосвязанная система частных ниш образует **общую нишу**.

Взаимодействие организмов со средой носит приспособительный характер. Всякое приспособление конкретно, нет приспособления вообще, а есть приспособление к определенному элементу среды. Глоточные зубы губанов — *Labridae* — или вырезуба — *Rutilus frisii* (Nordm.) — приспособлены для питания моллюсками с твердой раковиной, но не для захватывания живой рыбы; зубы же сельдевой акулы — *Lamna cornubica* Gmel. или обыкновенной щуки — *Esox lucius* L. — приспособлены для захвата и удержания подвижной добычи, но не для раздробливания раковин моллюсков. Приспособление — это видовое свойство, обеспечивающее сохранение и процветание вида в тех условиях, в которых он живет и к которым приспособился в процессе своего возникновения. В некоторых случаях сохра-

нение популяции может достигаться за счет как бы преждевременной гибели части особей. Так, во многих озерах крупные особи обыкновенного окуня — *Perca fluviatilis* L. — питаются почти исключительно собственной молодью, усваивая через нее зоопланктон, непосредственно питаться которым они не приспособлены. Это обеспечивает окуню возможность жить в таких водоемах, где иначе из-за отсутствия подходящих кормов он существовать не может. Или, например, посленерестовая гибель производителей лососей улучшает условия питания в реках молоди этих рыб.

Экология изучает образ жизни видов животных и растений. Виды — объективная реальность. Они существуют в природе, а не условное понятие, выдуманное учеными для удобства исследования (Г. Никольский, 1962).

Вид — это свободно скрещивающееся сообщество организмов, все время обновляющееся в результате смерти старых особей и рождения молодых. Вид характеризуется относительной стабильностью строения, функций органов и образа жизни особей, его составляющих, являющейся результатом приспособления к определенной среде, в условиях которой шло формирование вида и в единстве с которой вид существует. Признаки вида отражают приспособление к определенным условиям существования. Особь, принадлежащая к тому или иному виду, не отражает всех свойств вида. Вид — это непрерывно сменяющееся множество, и сам характер этой смены, т. е. тип динамики стада (плодовитость, время созревания, продолжительность жизни и т. д.), является видовым признаком. Изменчивость видовых признаков не выходит за пределы видовой специфики. Эта изменчивость тем больше, чем к более изменчивым условиям приспособлен вид. Популяция вида, живущая в менее стабильных условиях, обладает большей величиной изменчивости тех признаков, которые являются приспособлением к изменчивым факторам среды. Популяция вида, живущая в более стабильных условиях, обладает и меньшей изменчивостью. Величина изменчивости есть также приспособительное свойство, обеспечивающее более благоприятные условия жизни популяции. Например, в неблагоприятных условиях питания короткоусые особи переходят на один вид корма, длинноусые — на другой, что увеличивает кормовую базу популяции в целом.

Амплитуда изменчивости признаков и свойств видов с ограниченным распространением обычно меньше, чем видов с широким ареалом. В пределах ареала вида амплитуда изменчивости, как и другие видовые свойства, обеспечивает единство вида со средой. На изменение условий жизни вид реагирует и изменением величины и характера изменчивости.

Вид занимает определенную область распространения, в пределах которой имеются необходимые условия для его

жизни. Морфологические, физиологические и экологические свойства вида относительно стабильны во времени.

Так, например, лещ — *Abramis brama* L., найденный в Лихвинских межледниковых отложениях, отделенных от нас временем в полмиллиона лет, внешне совершенно не отличим от современного леща, то же относится и к окуню и к другим найденным в этих отложениях видам рыб (рис. 1). Эта стабильность современных видов рыб сохранялась в течение очень длительного периода. Для многих видов удается проследить неизменность их видовых свойств до середины третичного периода, а возможно, что и вся современная пресноводная ихтиофауна северного полушария ведет начало с середины третичного периода.

Историческое развитие живой природы идет путем относительно быстрого изменения видов, сменяющегося периодами их относительной стабильности. Процесс видообразования является результатом перестройки системы взаимосвязей особей, слагающих вид, с их средой, т. е. результатом изменения условий существования и связанных с ними строения, функций и образа жизни особей популяции. В процессе видообразования происходит приспособление как к абиотическим, так и к биотическим условиям. Поэтому видообразование — обычно групповой процесс, нередко захватывающий значительную часть взаимосвязанных видов фауны, обеспечивающий их взаимное приспособление.

Изменения внутри вида, кроме возрастных и связанных с полом, носят и локальный характер, т. е. приурочены к определенным местообитаниям (станциям) или к определенным географическим участкам области распространения. Эта групповая изменчивость есть видовое приспособление, обеспечивающее или большее разнообразие занимаемых местообитаний (например, появление, кроме прогонистых речных, также и высокотельных озерных форм у многих видов рыб) или более широкое географическое распространение.

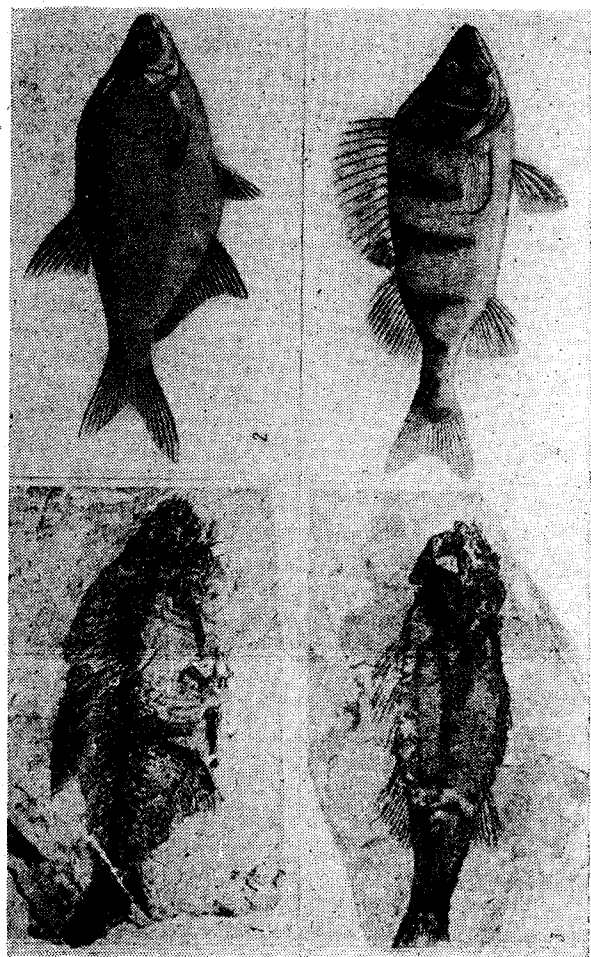
Групповая изменчивость, естественно, осуществляется через изменения отдельных особей в популяции, поэтому и так называемая индивидуальная изменчивость особей в популяции, если она не носит патологического характера, является также популяционным приспособлением.

Экология рыб, как и любая научная дисциплина, может успешно развиваться лишь при условии тесной связи ее с жизнью, с хозяйством страны.

Рыбное хозяйство постоянно выдвигает перед экологией рыб, как и перед ихтиологией в целом, ряд вопросов, от решения которых, в свою очередь, зависит его успешное развитие. Основные проблемы, которые стоят сейчас перед экологией рыб, — это проблема динамики численности и биомассы

Рис. 1. Относительная стабильность видовой спецификации рыб во времени:

1 — лещ из Лихвинских межледниковых отложений; 2 — современный лещ; 3 — обыкновенный окунь из Лихвинских отложений; 4 — современный окунь



стад рыб и проблема миграций и группового поведения. Эти проблемы имеют большое теоретическое значение. Первая из них связана с разработкой таких вопросов, как закономерности индивидуального развития рыб, их роста, соотношения полов, старения, закономерности внутривидовых и межвидовых отношений. Эта проблема связана и с проблемой вида. Разработка проблемы динамики численности рыб имеет и огромное хозяйственное значение, с одной стороны, — для совершенствования методики прогноза возможного вылова промысловых рыб и обеспечения более успешного планирования вылова и, с другой стороны, — в целях разработки методов управления динамикой стад объектов хозяйства для повышения продуктивности их популяций и обеспечения увеличения выхода рыбной продукции.

Вторая ведущая проблема современной экологии рыб — это проблема миграций и группового поведения. Она связана с разработкой таких теоретических вопросов, как оборонительное, поисковое и миграционное значение стаи, биологическое значение издаваемых рыбами звуков, роль разных органов чувств в поведении рыб и т. д. Разработка этой проблемы важна для решения таких практических вопросов, как совершенствование разведки и поиска рыбы, повышение эффективности орудий рыболовства, создание новых способов лова.

Экология рыб, как и любая наука в нашей стране, развивается на основе философии диалектического материализма, опираясь на диалектико-материалистическую теорию развития. Только на базе этой теории возможно прогрессивное развитие нашей науки — успешная разработка ею научных основ ведения хозяйства.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ С АБИОТИЧЕСКОЙ И БИОТИЧЕСКОЙ СРЕДОЙ

Из общей поверхности земного шара, определяющейся приблизительно в 510 млн. км², около 361 млн. км², т. е. 71% всей площади, занято поверхностью океанов и морей. Кроме того, до 2,5 млн. км², т. е. около 1/2% площади земного шара, занято внутренними водоемами. Максимальная известная глубина океана достигает примерно 11 000 м. Площадь океанов с глубинами свыше 3 000 м по данным разных авторов занимает 51—58% всей площади морских вод. Таковы размеры той жизненной арены, на которой распространены рыбы.

Совершенно естественно, что водоемы, которые охватывают земной шар от полюсов до экватора и встречаются в пределах высот более 6 000 м над уровнем океана и глубин свыше 10 000 м, чрезвычайно разнообразны по условиям жизни для рыб. Рыбы, будучи связаны в своей жизни с водоемами, также распространены от высокогорных водоемов до океанических глубин и встречаются как в полярных водах, так и под тропиками. Естественно, что при жизни в столь разнообразных условиях у них должны были выработаться весьма различные приспособления, позволяющие им существовать и в горных потоках со скоростью движения воды до двух и более метров в секунду и в стоячих водоемах, на огромных глубинах свыше 10 000 м, где давление достигает до 1 000 атм, и у поверхности воды. Столь же велика и амплитуда приспособлений к температурам. Рыбы живут и при температурах, близких к температурам замерзания соленой воды (—2, —3°С) и при +50°С. Точно также велика и амплитуда колебаний солености, при которой могут жить рыбы.

Не менее разнообразны и биотические условия, в которых живут рыбы,—они подвергаются нападению самых различных хищников от растений, кишечнополостных и моллюсков, до птиц и млекопитающих. Столь же разнообразна и пища, которой питаются рыбы,—это и растительность, и беспозвоночные,

и сами же рыбы. Много и других форм связей имеется у рыб с их биотической средой.

Естественно, что приспособление к соответствующим биотическим и абиотическим условиям связано и с морфофункциональными изменениями. Разнообразие обстановки, в которой живут рыбы, определяет и разнообразие рыб.

Этим объясняется в значительной степени то, что рыбы среди позвоночных животных являются группой, наиболее богатой видами, включающей более 20 тыс. ныне живущих представителей. Однако естественно, что наряду со столь большим разнообразием в строении и образе жизни рыб у них имеется и ряд общих черт, определяющих их общим происхождением и приспособленностью к жизни в воде. Из этих общих черт, в первую очередь, надо отметить жабры, служащие для дыхания растворенным в воде кислородом; конечности в виде плавников, способствующие передвижению в воде; хвост, гасящий завихрения и противотоки, возникающие при поступательном движении в воде, и служащий рулем при поворотах; кожа, богатая железами, которые выделяют слизь, способствующую уменьшению трения при движении рыбы в воде. Правда, у незначительного количества рыб три последних свойства могут быть несколько видоизменены, но для всей группы рыб в целом приведенные признаки наиболее характерны.

Виды рыб, как и другие организмы, населяют определенные, свойственные им различные местообитания. Со спецификой местообитания в значительной степени связана и специфика его животного и растительного населения.

Исходя из приуроченности рыб к определенным местообитаниям, их принято подразделять на экологические группы морских, пресноводных, проходных и солоноватоводных.

I. Морские рыбы, живущие в соленой воде морей, в свою очередь, подразделяются на пелагических, населяющих толщу воды — таких, как например, анчоусы — *Engraulis*, скумбрия — *Scomber scombrus* L., тунцы, луна-рыба — *Mola mola* L., и донных, живущих у дна. К этой группе относятся, например, скаты, камбалы, подкаменщики и др.

Морских рыб подразделяют также на океанических, живущих в поверхностных слоях открытых частей океана (многие летучие рыбы, макрелешука, тунцы и др.), неритических, населяющих прибрежные морские воды (большинство спаровых — Sparidae, бычки, камбалы и др.) и глубоководных или абиссальных. Последние, в свою очередь, делятся на батипелагических (светящиеся анчоусы — *Myctophidae*, удильщики — *Ceratioidei*) и донных (*Pseudoliparis ambliotomopsis* Andriashev и др.).

II. Пресноводные рыбы постоянно живут в пресной воде и, как правило, в солоноватой воде не встречаются. Пресновод-

ные рыбы подразделяются на реофильных, приспособленных к жизни на течении (форели, многие маринки — *Schizothorax*, гольцы — *Nemachilus* и др.) и лимнофильных, приспособленных к жизни в стоячей воде (лещ, карась, вьюн и др.).

В свою очередь, рыбы вод текущих (реофильные) и стоячих (лимнофильные) подразделяются на пелагических — обитателей толщи воды, придонных и донных.

Две последующие группы занимают промежуточное положение между морскими и пресноводными рыбами и несомненно произошли частично от тех и от других.

III. Проходные рыбы для размножения переходят либо из морской воды в пресную (лососи, сельди, осетровые), либо из пресной воды в морскую (угри, *Galaxias attenuatus* Temm и некоторые др.). В связи с тем, где находятся места кормежки взрослых проходных рыб, они подразделяются на трофически морских (лососи, сельди) и трофически пресноводных (угри).

IV. Солоноватоводные рыбы населяют опресненные участки морей, эстуарии и внутренние моря с пониженной соленостью. Подразделяются на полупроходных, заходящих для размножения в низовья рек, а кормящихся в солоноватой воде, таких как многие сиги — *Coregonus*, вобла — *Rutilus rutilus caspicus* Jak., и др., и собственно солоноватоводных, постоянно живущих в опресненных участках морей (бычки, речная камбала, морские иглы).

Как уже отмечено, взаимосвязи рыбы с элементами абиотической и биотической среды не существуют изолированно, а взаимобусловлены, и изменение одной системы связей неминуемо вызывает изменение другой. Поэтому, хотя мы для рассмотрения и вычленим взаимодействие рыб с отдельными элементами среды, но необходимо иметь в виду условность такого вычленения, ибо в природе все отношения организма и среды находятся во взаимной связи. Необходимо также подчеркнуть, что характер взаимодействия рыбы с теми или иными элементами ее среды в значительной степени зависит и от состояния самой рыбы: ее упитанности, жирности, состояния половых продуктов и т. д. В зависимости от своего биологического состояния рыба по-разному может реагировать на один и тот же раздражитель. Например, осеннее понижение температуры вызывает у упитанного леща в Аральском море прекращение питания и начало зимовальной миграции, а худые особи того же вида продолжают оставаться на местах нагула и интенсивно питаться. Упитанный карп меньше, чем худой, подвергается заболеваниям во время зимовки.

Все эти моменты необходимо учитывать при рассмотрении взаимодействия рыбы с тем или иным элементом абиотической или биотической среды.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РЫБ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Роль физических свойств воды в жизни рыб огромна. От плотности воды в значительной степени зависят условия движения рыбы в воде. Оптические свойства воды и содержание в ней взвешенных частиц влияют как на условия охоты рыб, ориентирующихся при помощи органов зрения, так и на условия их защиты от врагов.

Температура воды в значительной степени определяет интенсивность процесса обмена веществ у рыб. Изменения температуры во многих случаях являются натуральным раздражителем, определяющим начало нереста, миграции и т. д. Другие физические и химические свойства воды, такие как соленость, насыщенность кислородом, вязкость, также имеют огромное значение.

ПЛОТНОСТЬ, ВЯЗКОСТЬ, ДАВЛЕНИЕ И ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ, СПОСОБЫ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ РЫБ

Рыбы живут в среде значительно более плотной и вязкой, чем воздух; с этим связан ряд особенностей в их строении, функциях их органов и поведении.

Рыбы приспособлены передвигаться как в стоячей, так и в текущей воде. Движения воды и поступательные, и колебательные играют в жизни рыб весьма существенную роль. Рыбы приспособлены к движению в воде различными способами и с различной скоростью. С этим связаны форма тела, строение плавников и некоторые иные особенности в строении рыб.

По форме тела рыб можно разделить на несколько типов (рис. 2):

1. Торпедовидный — наиболее хорошие пловцы, обитатели толщи воды. К этой группе относятся скумбрия, кефаль, сельдевая акула, лосось и др.

2. Стреловидный — близок к предыдущему, но тело более вытянуто и непарные плавники отодвинуты назад. Хорошие пловцы, обитатели толщи воды — сарган, щука.

3. Сплюснутый с боков — этот тип наиболее сильно варьирует. Обычно его подразделяют на: а) лещевидный, б) тип луны-рыбы и в) тип камбалы. По условиям обитания рыбы, принадлежащие к этому типу, также очень разнообразны — от жителей толщи воды (луна-рыба) до придонных (лещ) или донных (камбала).

4. Змеевидный — тело сильно вытянуто, поперечный разрез почти круглый; обычно обитатели зарослей — угри, морские иглы и др.

5. Лентовидный — тело сильно вытянуто и сплющено с боков. Плохие пловцы: сельдяной король — *Regalecus*, *Trachipterus* и др.

6. Шаровидный — тело почти шарообразное, хвостовой плавник развит обычно слабо — кузовки, некоторые пинагоры и др.

7. Плоский — тело сплющено дорзовентрально — различные скаты, морской черт.

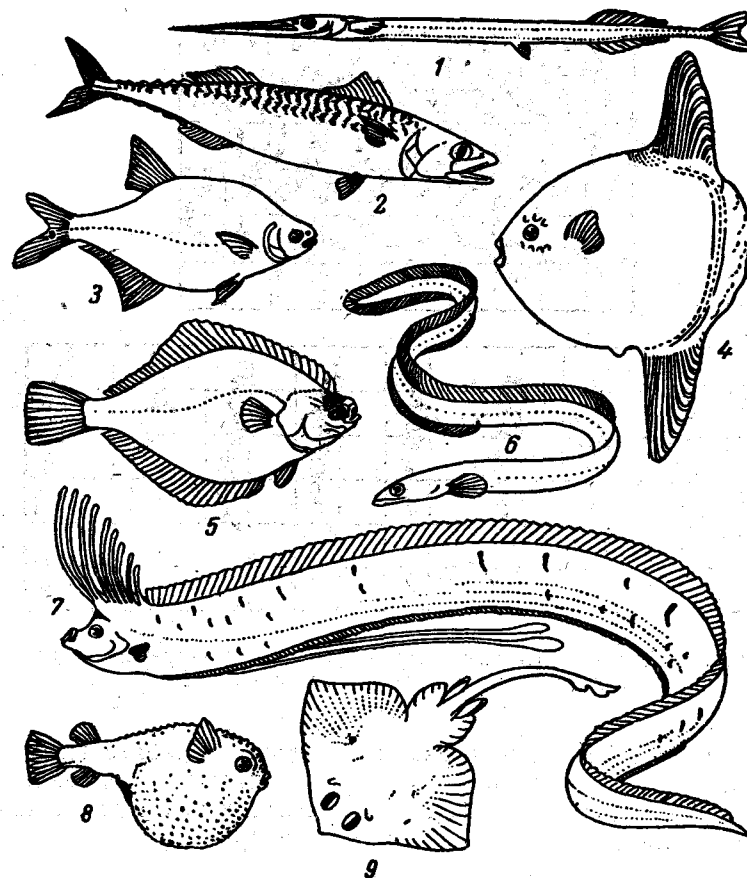


Рис. 2. Различные типы формы тела рыб:

1 — стреловидный (сарган); 2 — торпедовидный (скумбрия); 3 — сплюснутый с боков, лещевидный (обыкновенный лещ); 4 — тип рыбы-луны (луна-рыба); 5 — тип камбалы (речная камбала); 6 — змеевидный (угорь); 7 — лентовидный (сельдяной король); 8 — шаровидный (кузовок) 9 — плоский (скат)

Все эти типы формы тела рыб, естественно, связаны между собой переходами. Например, обычная шиповка — *Cobitis taenia* L. — занимает промежуточное положение между змеевидным и лентовидным типами.

У большинства рыб поступательное движение обеспечивается

путем изгибаний всего тела за счет той волны, которая передвигается по телу рыбы (рис. 3). Другие рыбы перемещаются с неподвижным телом за счет колебательных движений плавников — анального, как например у электрического угря — *Electrophorus electricus* L., или спинного, как у ильной рыбы

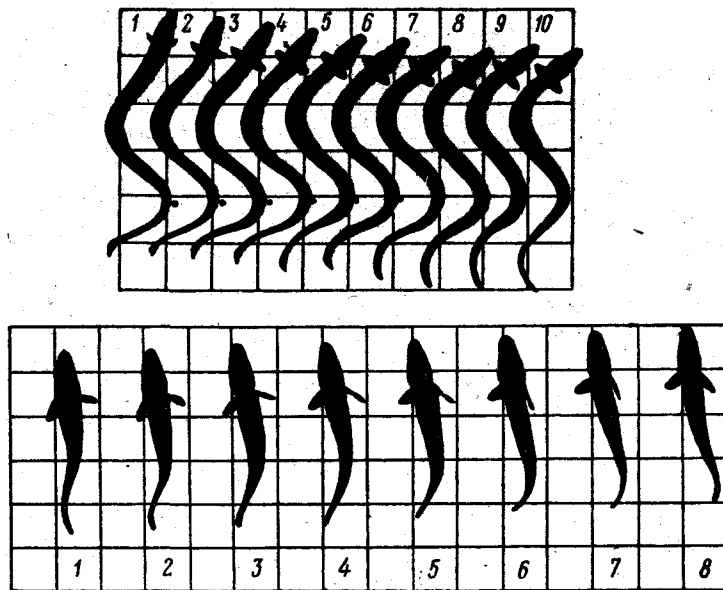


Рис. 3. Способы движения: вверх — угря; вниз — трески. Видно, как по телу рыбы идет волна (из Gray, 1933)

Amia calva L. Камбалы плавают, совершая колебательные движения одновременно и спинным, и анальным плавниками. У ската плавание обеспечивается колебательными движениями сильно увеличенных грудных плавников (рис. 4).

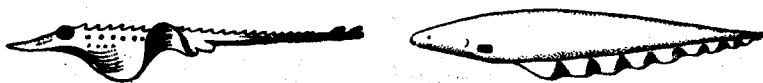


Рис. 4. Движение рыб при помощи плавников: анального (электрический угорь) или грудных (скат) (из Нотман, 1958)

Хвостовой плавник, главным образом, парализует тормозящее движение конца тела и ослабляет обратные токи. По характеру действия хвосты рыб принято разделять на: 1) и з о б а т и

ч е с к и й, где верхняя и нижняя лопасти равновелики; подобный тип хвоста имеется у скумбрии, тунца и многих других; 2) э п и б а т и ч е с к и й, у которого верхняя лопасть развита лучше, чем нижняя; этот хвост облегчает движение вверх; подобного рода хвост характерен для акул и осетровых; 3) г и п о б а т и ч е с к и й, когда нижняя лопасть хвоста развита больше верхней и способствует движению вниз; гипобатический хвост имеется у летучей рыбы, леща и некоторых других (рис. 5).

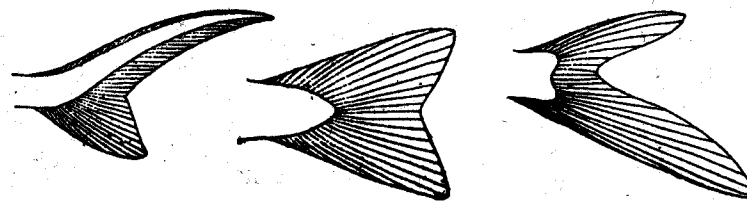


Рис. 5. Различные типы хвостов у рыб (слева направо): эпибатический, изобатический, гипобатический

Основную функцию рулей глубины выполняют у рыб грудные, а также и брюшные плавники. При помощи их осуществляется отчасти и поворачивание рыбы в горизонтальной плоскости. Роль непарных плавников (спинного и анального), если они не несут функции поступательного движения, сводится к содействию поворотам рыбы вверх и вниз и лишь отчасти к роли килей-стабилизаторов (Васнецов, 1941).

Способность больше или меньше изгибать тело находится, естественно, в связи с его строением. Рыбы с большим числом позвонков могут сильнее изгибать тело, чем рыбы с малым числом позвонков. Число позвонков у рыб колеблется от 16 у луны-рыбы, до 400 у ремень-рыбы. Также рыбы с мелкой чешуей могут изгибать свое тело в большей степени, чем крупночешуйные.

Для преодоления сопротивления воды чрезвычайно важно сведение до минимума трения тела о воду. Это достигается путем максимального сглаживания поверхности и смазки ее соответствующими понижающими трение веществами. У всех рыб, как правило, кожа имеет большое количество бокаловидных желез, которые выделяют слизь, смазывающую поверхность тела. Лучшие пловцы среди рыб имеют торпедовидную форму тела.

Скорости движения рыб связаны и с биологическим состоянием рыбы, в частности, зрелостью гонад. Они зависят и от температуры воды. Наконец, скорость движения рыбы может меняться от того, движется рыба в стае или в одиночку. Наибольших скоростей могут достигать некоторые акулы, меч-рыбы,

тунцы. Голубая акула — *Carcharinus glaucus* L. — перемещается со скоростью около 10 м/сек, тунец — *Thunnus tynnus* L. — со скоростью 20 м/сек, лосось — *Salmo salar* L. — 5 м/сек. Абсолютная скорость движения рыбы зависит от ее размеров. Поэтому для сравнения скорости движения разноразмерных рыб используется обычно коэффициент скорости, представляющий собою частное от деления абсолютной скорости движения рыбы на корень квадратный из ее длины $\left(\frac{v}{\sqrt{L}}\right)$.

У очень быстро двигающихся рыб (акулы, тунцы) коэффициент скорости около 70. Быстро двигающиеся рыбы (лосось, скумбрия) обладают коэффициентом 30—60; умеренно быстрые (сельдь, треска, кефаль) — от 20 до 30; небыстрые (например, лещ) — от 10 до 20; медленные (подкаменщики, скорпены) — от 5 до 10 и очень медленные (луна-рыба) — менее 5.

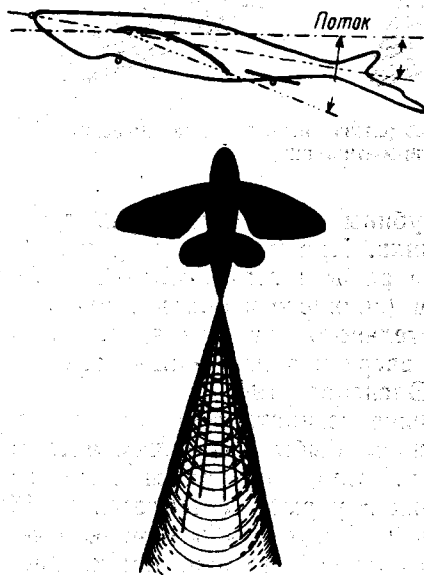


Рис. 6. Схема движения летучей рыбы при взлете. Вид сбоку и сверху (из Шулейкина, 1953)

Хорошие пловцы в текучей воде несколько отличаются по форме тела от хороших пловцов в стоячей воде, в частности, у первых хвостовой стебель обычно значительно выше и короче, чем у вторых. В качестве примера можно сравнить форму хвостового стебля форели, приспособленной жить в воде с быстрым течением, и скумбрии — обитателя медленно двигающихся и стоячих морских вод.

Быстро плавающая, преодолевающая быстрины и перекаты, рыбы утомляются. Они не могут пла-

вать длительное время без отдыха. При большом напряжении у рыб в крови происходит накопление молочной кислоты, которая при отдыхе затем исчезает. Иногда рыбы, например, при прохождении рыбоходов, настолько утомляются, что, пройдя их, даже гибнут (Власк, 1958 и др.). В связи с этим при конструировании рыбоходов необходимо предусматривать в них соответствующие места для отдыха рыб.

Среди рыб есть представители, которые приспособились к своеобразному полету по воздуху. Наиболее хорошо это

свойство развито у летучих рыб — *Exocoetidae*; собственно, это не настоящий полет, а парение по типу планера. У этих рыб грудные плавники развиты чрезвычайно сильно и выполняют ту же функцию, что и крылья самолета или планера (рис. 6). Основным двигателем, дающим начальную скорость при полете, является хвост и, в первую очередь, его нижняя лопасть. Выскочив на поверхность воды, летучая рыба еще некоторое время скользит по водной поверхности, оставляя за собой кольцевые волны, расходящиеся в стороны. В то время, когда тело летучей рыбы находится в воздухе, а в воде остается только ее хвост, она все еще продолжает увеличивать скорость движения, нарастание которой прекращается только после полного отрыва тела рыбы от поверхности воды. Держаться в воздухе летучая рыба может около 10 сек и пролетает при этом расстояние свыше 100 м.

Полет у летучих рыб выработался как защитное приспособление, позволяющее рыбе ускользать от преследующих ее хищников — тунцов, корифен, меч-рыб и др. Среди харациновых рыб есть представители (роды *Gasteropelecus*, *Carnegiella*, *Thoracocharax*), приспособившиеся к активному машущему полету (рис. 7). Это мелкие рыбки до 9—10 см длины, населяющие пресные воды Южной Америки. Они могут выскакивать из воды и пролетать при помощи взмахов удлинённых грудных плавников до 3—5 м. Хотя у летающих харацинид размеры грудных плавников меньше, чем у летучих рыб семейства *Exocoetidae*, но грудные мышцы, приводящие в движение грудные плавники, развиты много сильнее. Эти мышцы у харациновых рыб, приспособившихся к машущему полету, прикрепляются к очень сильно развитым костям плечевого пояса, которые образуют некоторое подобие грудного киля птиц. Вес мышц грудных плавников достигает у летающих харацинид до 25% веса тела, в то время как у нелетающих представителей близкого рода *Tetragonopterus* — только 0,7%.

Плотность и вязкость воды, как известно, зависит, в первую очередь, от содержания в воде солей и от температуры. С повышением количества растворенных в воде солей плотность ее повышается. Напротив, с повышением температуры (выше +4°С) плотность и вязкость уменьшаются, причем вязкость значительно более сильно, чем плотность.

Живое вещество, как правило, тяжелее воды. Его удельный вес составляет 1,02—1,06. Удельный вес рыб разных видов колеблется, по данным А. П. Андрияшева (1944), для рыб Черного моря от 1,01 до 1,09. Следовательно, рыба, чтобы держаться в толще воды, должна обладать какими-то специальными приспособлениями, которые могут быть, как мы увидим ниже, довольно разнообразны.

Основным органом, при помощи которого рыбы могут регу-

лизовать свой удельный вес, а следовательно, и приуроченность к определенным слоям воды, является плавательный пузырь. Лишь немногие рыбы, обитающие в толще воды, не имеют плавательного пузыря. Нет плавательного пузыря у акул и некоторых скумбриевых. Эти рыбы регулируют свое положение в том или ином слое воды только при помощи движения своих плавников.

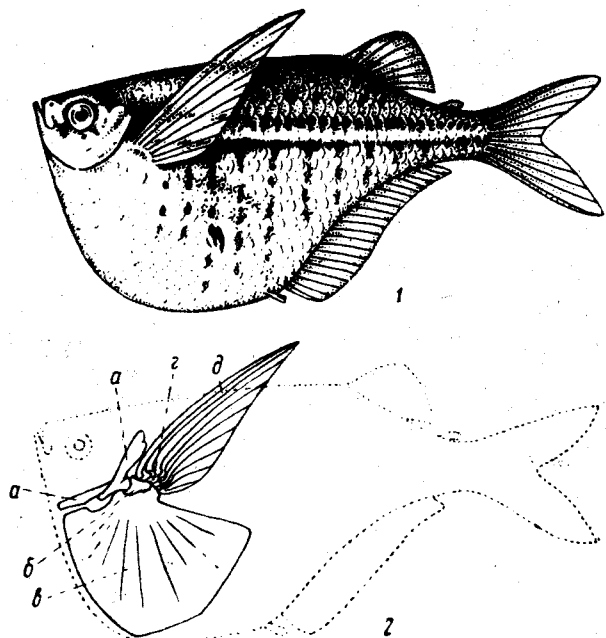


Рис. 7. Харациновая рыба *Gasteropelecus*, приспособившаяся к машущему полету:
1 — общий вид; 2 — схема строения плечевого пояса и расположения плавника:

a — cleithrum; *b* — hypercoracoideum; *c* — hypocoracoibeum; *d* — птеригофоры; *d* — лучи плавника (из Sterba, 1959 и Grasse, 1958)

У рыб, обладающих плавательным пузырем, таких как, например, ставрида — *Trachurus*, губаны — *Crenilabrus* и *Ctenolabrus*, южная пикша — *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordm.) и др. удельный вес несколько меньше, чем у рыб, не имеющих плавательного пузыря, а именно: 1,012—1,021. У рыб без плавательного пузыря [морской ерш — *Scorpaena porcus* L., звездочет — *Uranoscopus scaber* L., бычки — *Neogobius melano-stomus* (Pall.) и *N. fluviatilis* (Pall.) и др.] удельный вес колеблется от 1,06 до 1,09.

Интересно отметить взаимосвязь удельного веса рыбы с ее

подвижностью. Из рыб, не имеющих плавательного пузыря, меньший удельный вес имеют более подвижные рыбы, как, например, султанка — *Mullus barbatus* (L.) — (в среднем 1,061), а наибольший — донные, закапывающиеся, как, например, звездочет, удельный вес которого в среднем составляет 1,085. Сходная закономерность наблюдается и у рыб с плавательным пузырем. Естественно, что удельный вес рыбы зависит не только от наличия или отсутствия плавательного пузыря, но и от жирности рыбы, развития костных образований (наличие панциря) и т. д.

Удельный вес рыбы меняется по мере ее роста, а также и в течение года в связи с изменением ее упитанности и жирности. Так, у тихоокеанской сельди — *Clupea harengus pallasi* Val. — удельный вес меняется от 1,045 в ноябре до 1,053 в феврале (Tester, 1940).

У большинства более древних групп рыб (среди костистых — почти у всех сельдеобразных и карпообразных, а также у двоякодышащих, многоперов, костных и хрящевых ганоидов) плавательный пузырь соединен с кишечником при помощи специального протока — ductus pneumaticus. У остальных рыб — окунеобразных, трескообразных и других костистых, во взрослом состоянии связь плавательного пузыря с кишечником не сохраняется.

У некоторых сельдевых и анчоусов, например, у океанической сельди — *Clupea harengus* L., шпрота — *Sprattus sprattus* (L.), хамсы — *Engraulis encrasicolus* (L.), плавательный пузырь имеет два отверстия. Кроме ductus pneumaticus, в задней части пузыря имеется еще наружное отверстие, открывающееся непосредственно за анальным (Световидов, 1950). Это отверстие позволяет рыбе при быстром погружении или поднятии с глубины на поверхность за короткий срок удалять из плавательного пузыря излишний газ. При этом у опускающейся на глубину рыбы излишний газ появляется в пузыре под воздействием возрастающего по мере погружения рыбы давления воды на ее организм. В случае поднятия при резком уменьшении наружного давления газ в пузыре стремится занять возможно больший объем, и в связи с этим часто рыба также вынуждена удалить его.

Всплывающая к поверхности стая сельди часто может быть обнаружена по многочисленным пузырькам воздуха, поднимающимся из глубины. В Адриатическом море у побережья Албании (Влорский залив и др.) при лове сардины на свет албанские рыбаки безошибочно предсказывают появление этой рыбы из глубины по появлению выделяемых ею пузырьков газа. Рыбаки так и говорят: «Пена появилась — сейчас появится и сардинка» (сообщение Г. Д. Полякова).

Наполнение газом плавательного пузыря происходит у от-

крытопузырных рыб и, видимо, у большинства рыб с замкнутым пузырем не сразу по выходе из икринки. Пока выведшиеся свободные эмбрионы проходят стадию покоя, подвесившись к стеблям растений или лежа на дне, газа в плавательном пузыре у них нет. Наполнение плавательного пузыря происходит за счет заглатывания газа извне. У многих рыб проток, соединяющий кишечник с пузырем, во взрослом состоянии отсутствует, а у их личинок он имеется, и именно через него происходит наполнение газом их плавательного пузыря. Это наблюдение подтверждается следующим опытом. Из икры окуневых рыб выводились личинки в таком сосуде, поверхность воды в котором была отделена от дна тонкой сеткой, непроницаемой для личинок. В естественных условиях наполнение пузыря газом происходит у окуневых рыб на второй-третий день по выходе из икры. В опытном же сосуде рыбы выдерживались до пяти-восьмидневного возраста, после чего преграда, отделявшая их от поверхности воды, удалялась. Однако к этому времени связь между плавательным пузырем и кишечником прерывалась, и пузырь оставался не наполненным газом. Таким образом, первоначальное наполнение плавательного пузыря газом и у открытопузырных, и у большинства рыб с замкнутым плавательным пузырем происходит одинаково.

У судака газ в плавательном пузыре появляется, когда рыбка достигает примерно 7,5 мм длины. Если к этому времени плавательный пузырь остается не заполненным газом, то личинки с уже замкнувшимся пузырем, даже получая возможность заглатывать пузырьки газа, переполняют им кишечник, но газ уже не попадает в пузырь и выходит у них через анальное отверстие (Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953).

Из сосудистой системы (по неизвестным причинам) не может начаться выделение газа в плавательный пузырь до тех пор, пока хотя бы немного газа не попадает в него извне.

Дальнейшее регулирование количества и состава газа в плавательном пузыре у разных рыб осуществляется различными способами. У рыб, имеющих соединение плавательного пузыря с кишечником, поступление и выделение газа из плавательного пузыря происходит в значительной степени через ductus pneumaticus. У рыб с замкнутым плавательным пузырем после первоначального наполнения газом извне дальнейшие изменения количества и состава газа происходят путем его выделения и поглощения кровью. У таких рыб на внутренней стенке пузыря имеется красное тело — чрезвычайно густо пронизанное кровеносными капиллярами образование. Так, в двух красных телах, находящихся в плавательном пузыре угря, имеется 88 000 венозных и 116 000 артериальных капилляров общей длиной 352 и 464 м. В то же время объем всех капилляров в красных телах угря составляет всего лишь 64 мм³, т. е. не более капли

средней величины. Красное тело варьирует у различных рыб от небольшого пятна до мощной газоотделительной железы, состоящей из цилиндрического железистого эпителия. Иногда красное тело встречается и у рыб, обладающих ductus pneumaticus, но в таких случаях оно обычно бывает менее развито, чем у рыб с замкнутым пузырем.

По составу газа в плавательном пузыре отличаются как различные виды рыб, так и разные особи одного и того же вида. Так, у линя кислорода содержится обычно около 8%, у окуня — 19—25%, у щуки — около 19%, у плотвы — 5—6%. Поскольку из кровеносной системы могут проникать в плавательный пузырь преимущественно кислород и углекислота, то в наполненном пузыре обычно преобладают именно эти газы; азот при этом составляет весьма малый процент. Напротив, при удалении газа из плавательного пузыря через кровеносную систему, процентное содержание азота в пузыре резко возрастает. Как правило, у морских рыб кислорода в плавательном пузыре содержится больше, чем у пресноводных. По-видимому, это связано главным образом, с преобладанием среди морских рыб форм с замкнутым плавательным пузырем. Особенно велико содержание кислорода в плавательном пузыре у вторично глубоководных рыб.

Давление газа в плавательном пузыре у рыб обычно тем или иным путем передается к слуховому лабиринту (рис. 8).

Так, у сельдевых, тресковых и некоторых других рыб передняя часть плавательного пузыря имеет парные выросты, которые доходят до затянутых перепонкой отверстий слуховых капсул (у тресковых), или даже входят внутрь их (у сельдевых). У карпообразных передача давления плавательного пузыря к лабиринту осуществляется при помощи так называемого Веберова аппарата — ряда косточек, соединяющих плавательный пузырь с лабиринтом.

Плавательный пузырь служит не только для изменения удельного веса рыбы, но он играет роль и органа, определяющего величину наружного давления. У ряда рыб, например,

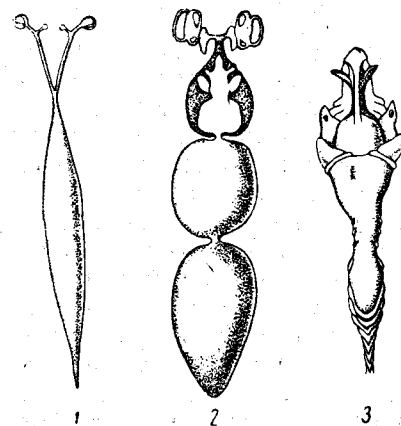


Рис. 8. Схема соединения плавательного пузыря с органом слуха у рыб (из Kyle и Ehrenbaum, 1926; Wunder, 1936 и Световидова, 1937):

1 — у океанической сельди *Clupea harengus* L. (сельдеобразные); 2 — у карпа *Cyprinus carpio* L. (карпообразные); 3 — у *Physiculus japonicus* Hilg. (трескообразные)

у большинства вьюновых — Cobitidae, ведущих донный образ жизни, плавательный пузырь сильно редуцирован, и его функция как органа, воспринимающего изменения давления, является основной. Рыбы могут воспринимать даже незначительные изменения давления; их поведение меняется при изменении атмосферного давления, например, перед грозой. В Японии некоторых рыб специально содержат для этой цели в аквариумах и по изменению их поведения судят о предстоящем изменении погоды.

За исключением некоторых сельдевых, рыбы, обладающие плавательным пузырем, не могут быстро переходить из поверхностных слоев на глубины и обратно. В связи с этим у большинства видов, совершающих быстрые вертикальные перемещения (тунцы, обыкновенная скумбрия, акулы), плавательный пузырь либо совершенно отсутствует, либо редуцирован, а удержание в толще воды осуществляется за счет мускульных движений.

Редуцируется плавательный пузырь и у многих донных рыб, например, у многих бычков — Gobiidae, морских собачек — Blenniidae, вьюновых — Cobitidae и некоторых других. Редукция пузыря у донных рыб, естественно, связана с необходимостью обеспечить большой удельный вес тела. У некоторых близкородственных видов рыб часто плавательный пузырь развит в различной степени. Так, например, среди бычков у одних, ведущих пелагический образ жизни (*Aphya*), он имеется; у других, как, например, у *Gobius niger* Nordm., он сохраняется только у пелагических личинок; у бычков, личинки которых также ведут донный образ жизни, например, у *Neogobius melanostomus* (Pall.), плавательный пузырь оказывается редуцированным и у личинок и у взрослых.

У глубоководных рыб в связи с жизнью на больших глубинах плавательный пузырь часто теряет связь с кишечником, так как при огромных давлениях газ выдавливался бы из пузыря наружу. Это свойственно даже представителям тех групп, например, *Opisthopterus* и *Argentina* из отряда сельдеобразных, у которых виды, живущие близ поверхности, имеют ductus pneumaticus. У других глубоководных рыб плавательный пузырь может вообще редуцироваться, как, например, у некоторых Stomiatoidei.

Приспособление к жизни на больших глубинах вызывает у рыб и другие серьезные изменения, не обусловленные непосредственно давлением воды. Эти своеобразные приспособления связаны с отсутствием естественного света на глубинах (см. стр. 48), особенностями питания (см. стр. 279), размножения (см. стр. 103) и др.

По своему происхождению глубоководные рыбы неоднородны; они происходят из различных отрядов, часто далеко отстоящих друг от друга. При этом и время перехода к глубоководности

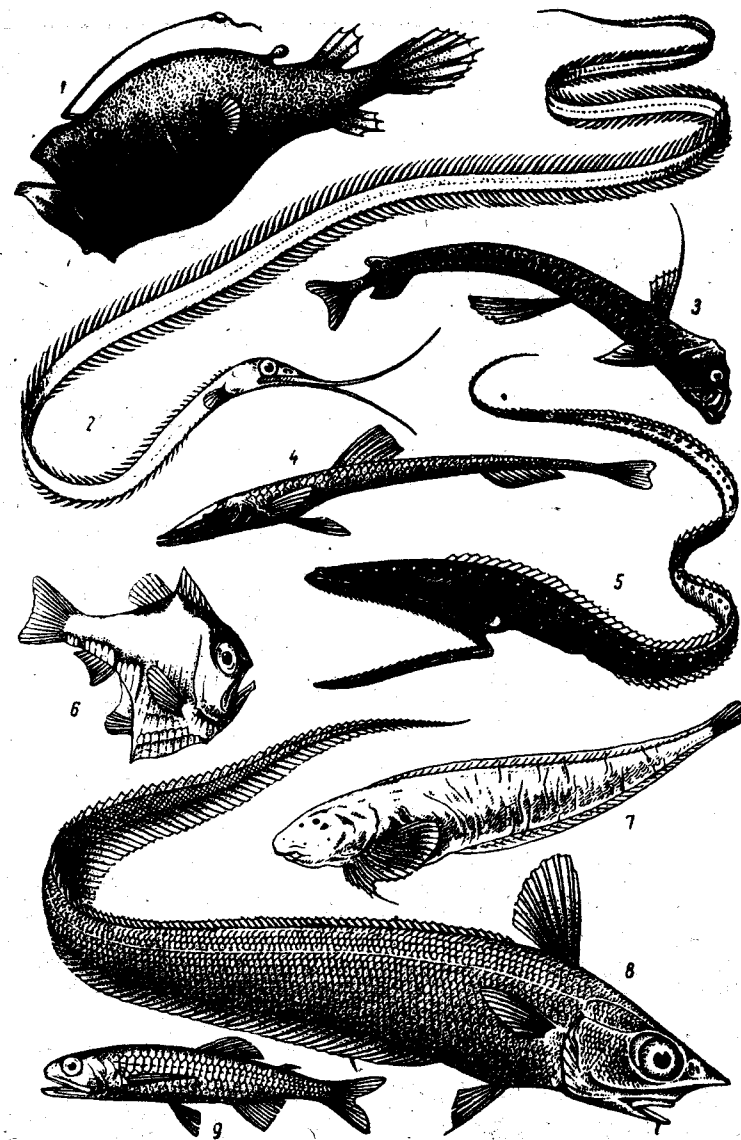


Рис. 9. Глубоководные рыбы:

1 — *Cryptopsarus couesii* (Gill.); (ночоперые); 2 — *Nemichthys avocetta* Jord et Gilb (угреобразные); 3 — *Chauliodus sloani* Bloch et Schn. (сельдеобразные); 4 — *Ipnapops murrayi* Gunth. (светящиеся анчоусы); 5 — *Gasrostomus bairdi* Gill Reeder. (угреобразные); 6 — *Argyropspecus olfersii* (Cuv.) (светящиеся анчоусы); 7 — *Pseudoliparis amblystomopsis* Andr. (окунеобразные); 8 — *Coelorhynchus carminatus* (Good) (долгохвостые); 9 — *Ceratoscopelus maderensis* (Lowe) (светящиеся анчоусы)

водному образу жизни у разных групп этих видов очень различно. Всех глубоководных рыб мы можем разбить на две группы: на древне- или истинно-глубоководных и на вторично-глубоководных. Первая группа включает виды, принадлежащие к таким семействам, а иногда подотрядам и отрядам, все представители которых приспособились к обитанию в глубинах. Приспособления к глубоководному образу жизни у этих рыб весьма значительны. Благодаря тому, что условия жизни в толще воды на глубинах почти одинаковы во всем мировом океане, рыбы, относящиеся к группе древне-глубоководных, часто являются очень широко распространенными (Андрияшев, 1953). К этой группе относятся удильщики — *Ceratioidei*, светящиеся анчоусы — *Scoréiformes*, большероты — *Saccopharyngiformes* и др. (рис. 9).

Ко второй группе — вторично-глубоководных рыб, принадлежат формы, глубоководность которых исторически более поздняя. Обычно семейства, к которым относятся виды этой группы, включают главным образом рыб, распространенных в пределах континентальной ступени или в пелагиали. Приспособления к жизни на глубинах у вторично-глубоководных рыб менее специфичны, чем у представителей первой группы, а область распространения гораздо более узка; распространенных всесветно среди них нет. Вторично-глубоководные рыбы обычно относятся к исторически более молодым группам, главным образом, окунеобразным — *Perciformes*. Глубоководных представителей мы находим в семействах *Cottidae*, *Liparidae*, *Zoarcidae*, *Blenniidae* и др.

Если у взрослых рыб уменьшение удельного веса обеспечивается, главным образом, за счет плавательного пузыря, то у икринок и личинок рыб это достигается иными способами (рис. 10). У пелагических, т. е. развивающихся в толще воды в плавающем состоянии икринок уменьшение удельного веса достигается за счет одной или нескольких жировых капель (многие камбалы), или за счет оводнения желточного мешка (барабуля — *Mullus*), или путем заполнения водой большой кругожелтковой — перивителлиновой полости [белый амур — *Ctenopharyngodon idella* (Val.)], или разбухания оболочки [восьмиусый пескарь — *Gobiotia parrenheimi* (Kroy.)].

Процент воды, содержащийся в пелагических икринках, много выше, чем у донных. Так, в пелагической икре *Mullus* вода составляет 94,7% живой массы, в донных же икринках атерины — *Atherina hepsetus* L. — воды содержится 72,7%, а у бычка — *Neogobius melanostomus* (Pall.) — лишь 62,5%.

Своеобразные приспособления вырабатываются и у личинок рыб, ведущих пелагический образ жизни.

Как известно, чем больше площадь какого-либо тела по отношению к его объему и весу, тем большее сопротивление оказывает оно при погружении и соответственно тем легче ему дер-

жаться в том или ином слое воды. Подобного рода приспособления в виде различных шипов и выростов, увеличивающих поверхность тела и способствующих удержанию его в толще воды, развиваются у многих пелагических животных и, в том числе,

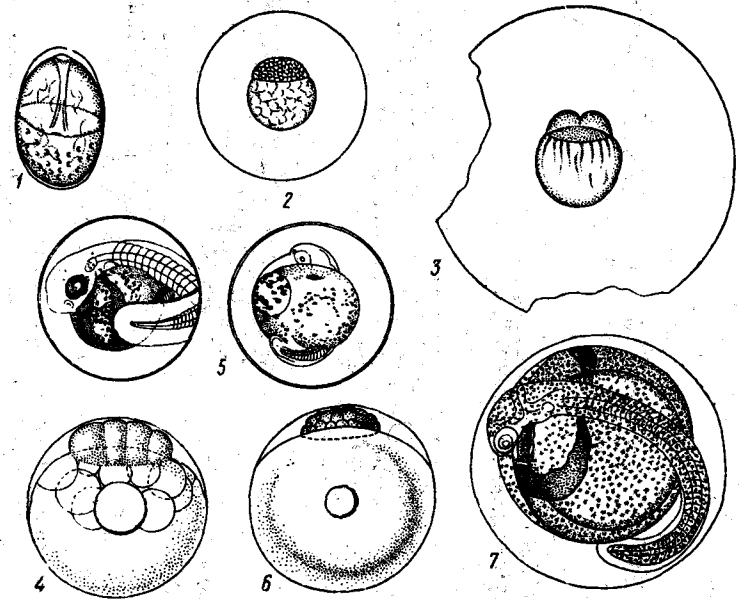


Рис. 10. Пелагические икринки рыб (масштаб не соблюден):

1 — хамсы *Engraulus encrasicolus* L.; 2 — черноморской сельди *Caspialosa kessleri pontica* (Eich); 3 — верхогляда *Erythroculter erythropterus* (Bas.) (карповые); 4 — барабуля *Mullus barbatus ponticus* Essipov (окунеобразные); 5 — китайского окуня *Siniperca chuatsi* Bas. (окунеобразные); 6 — камбалы *Bothus (Rhombus) maeoticus* (Pall.); 7 — змееголова *Ophicephalus argus warpachowskii* Berg (змееголовообразные) (по Крыжановскому, Смирнову и Сонну, 1951 и Смирнову, 1953)

у личинок рыб (рис. 11). Так, например, у пелагической личинки донной рыбы морского черта — *Lophius piscatorius* L. — имеют длинные выросты спинного и брюшных плавников, помогающие ей парению в толще воды; сходные изменения плавников наблюдаются и у личинки *Trachypterus*. Личинки луны-рыбы — *Mola mola* L. — имеют огромные шипы на теле и несколько напоминают увеличенную планктонную водоросль *Ceratium*.

У некоторых пелагических личинок рыб увеличение их поверхности идет путем сильного уплощения тела, как, например, у личинок речного угря, туловище которых значительно более высокое и плоское, чем у взрослых особей.

У личинок некоторых рыб, например, барабульки, даже после выхода эмбриона из оболочки мощно развитая жировая капля долгое время сохраняет роль гидростатического органа.

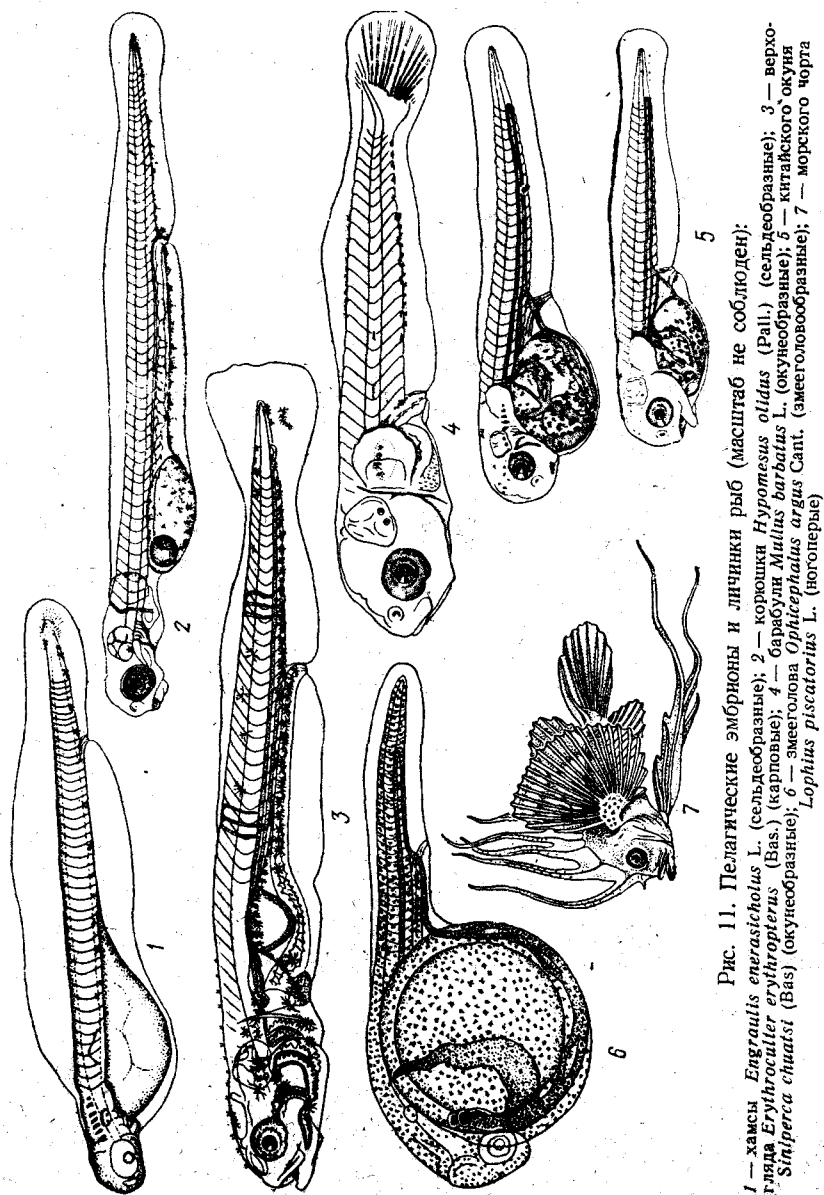


Рис. 11. Пелагические эмбрионы и личинки рыб (масштаб не соблюден):

1 — хамсы *Engraulis encrasicolus* L. (сельдеобразные); 2 — корюшки *Urophycis olidus* (Pall.) (сельдеобразные); 3 — верхогляд *Erythrocultus erythropterus* (Bas.) (карповые); 4 — барбуша *Mullus barbatus* L. (окунеобразные); 5 — китайского окуня *Siniperca chuatsi* (Bas.) (окунеобразные); 6 — амсоголора *Opticerphalus argus* Cant. (амсоголовообразные); 7 — морского черта *Lophius piscatorius* L. (лососевые)

У других пелагических личинок роль гидростатического органа выполняет спинная плавниковая складка, которая расширяется в огромную вздутую полость, наполненную жидкостью. Это наблюдается, например, у личинок морского карася — *Diplodus (Sargus) annularis* L.

Жизнь в текучей воде связана у рыб с выработкой ряда специальных приспособлений. Особенно быстрое течение мы наблюдаем в реках, где иногда скорость движения воды достигает скорости падающего тела. В реках, берущих начало с гор, скорость движения воды является основным фактором, определяющим распределение животных, в том числе и рыб, на протяжении русла потока.

Приспособление к жизни в реке на течении у различных представителей ихтиофауны идет различными путями. По характеру местообитания в быстром потоке и связанным с этим приспособлением индусский исследователь Хора (1930) делит всех рыб, населяющих быстрые потоки, на четыре группы:

1. Мелкие виды, живущие в застойных местах: в бочагах, под водопадами, в заводях и т. п. Эти рыбы по своему строению наименее приспособлены к жизни в быстром потоке. Представителями этой группы являются быстрянка — *Alburnoides bipunctatus* (Bloch.), дамский чулочек — *Danio rerio* (Ham.) и др.

2. Хорошие пловцы с сильным вальковатым телом, легко преодолевающие быстрое течение. Сюда относятся многие речные виды: лосось — *Salmo salar* L., маринки — *Schizothorax*,

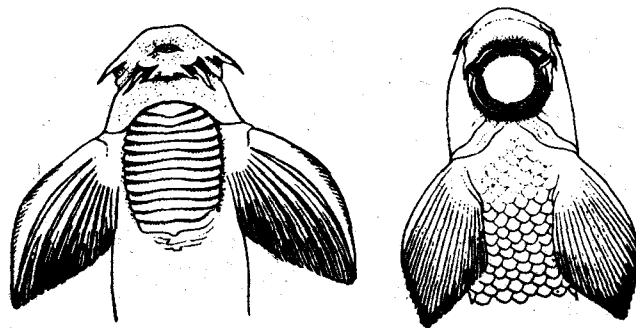


Рис. 12. Присоски для прикрепления к грунту речных рыб: сомика — *Glyptothorax* (слева) и *Garra* из карпообразных (справа) (из Хора, 1933 и Annandab, 1919)

некоторые как азиатские (*Barbus brachycephalus* Kessl., *Barbus tor*, Ham.), так и африканские (*Barbus radcliffei* Blgr.) виды усачей и многие другие.

3. Мелкие донные рыбы, обычно живущие между камнями дна потока и плавающие от камня к камню. Эти рыбки, как правило, имеют веретенообразную, слегка вытянутую форму.

Сюда относятся многие гольцы — *Nemachilus*, пескарь — *Gobio* и др.

4. Формы, обладающие специальными органами прикрепления (присоски, шипы), при помощи которых они прикрепляются к донным предметам (рис. 12). Обычно относящиеся к этой группе рыбы имеют уплощенную дорзовентрально форму тела. Присоска образуется или на губе (Garra и др.) или между

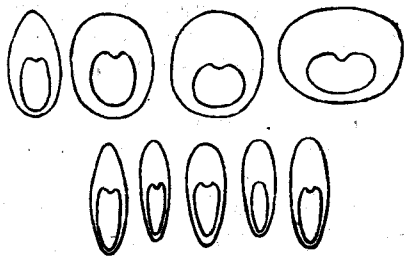


Рис. 13. Поперечный разрез различных рыб быстротекущих вод (верхний ряд) и медленно текущих или стоячих (нижний ряд). Слева направо сверху — форель, голец, голец, подкаменщик; внизу — лещ, карась, карп, плотва, краснопёрка. Рыбы взяты одинаковой высоты (из Hesse, 1924)

грудными плавниками (Glyptothorax), или путем слияния брюшных плавников. В эту группу входят *Discognathichthys*, многие виды семейства *Sisoridae*, и своеобразного тропического семейства *Notalopteridae* и др.

По мере замедления течения при движении от верховья к низовью реки в русле начинают появляться рыбы, не приспособленные к преодолению больших скоростей течения. У рыб, обитающих в водах с медленным течением, тело более уплощено, и они обычно не столь хорошие пловцы, как обитатели быстрых рек

(рис. 13). Постепенное изменение формы тела рыбы от верховья к низовью реки, связанное с постепенным изменением скорости течения, носит закономерный характер. В тех местах реки, где течение замедляется, держатся рыбы, не приспособленные к жизни в быстром потоке, в местах же с чрезвычайно быстрым движением воды сохраняются только приспособленные к преодолению течения формы; типичные обитатели быстрого потока — реофилы. Ван-дем-Борне, пользуясь распределением рыб вдоль потока, разделяет реки Западной Европы на отдельные участки:

1) участок форели — горная часть потока с быстрым течением и каменистым грунтом характеризуется рыбами с вальковатым телом (форель, голец, голец, подкаменщик);

2) участок усаха — равнинное течение, где скорость потока все еще значительна; появляются уже рыбы с более высоким телом, как например, усач, елец и др.;

3) участок леща — течение замедленно, грунт — частью ил, частью песок, в русле появляется подводная растительность, преобладают рыбы с уплощенным с боков телом, как лещ, плотва, краснопёрка и др.

Конечно, границу между этими отдельными экологическими участками провести весьма трудно, и смена одних рыб другими

происходит обычно весьма постепенно, но в общем намеченные Борне участки выделяются в большинстве рек с горным питанием довольно отчетливо, и установленные им закономерности для рек Европы сохраняются как в реках Америки, так и Азии и Африки.

Формы одного и того же вида, живущие в текучей и стоячей воде, отличаются по своей приспособленности к течению. Так, например, харнус — *Thymallus arcticus* (Pall.) — из Байкала имеет более высокое тело и более длинный хвостовой стебель, в то время как представители того же вида из Ангары более низкотелы и короткохвосты, что свойственно хорошим пловцам. Более слабые молодые особи речных рыб (усачи, гольцы), как правило, имеют более низкое вальковатое тело и укороченный, по сравнению со взрослыми хвостовой стебель. Кроме того, обычно в горных реках взрослые, более крупные и сильные особи, держатся выше по течению, чем молодые. Если двигаться вверх по течению реки, то средние размеры особей, одного и того же вида, например, гребенчатохвостого и тибетского гольцов все увеличиваются, и наиболее крупные особи наблюдаются близ верхней границы распространения вида (Турдаков, 1939).

Речные течения влияют на организм рыбы не только механически, но и косвенно, через посредство других факторов. Как правило, водоемы с быстрым течением характеризуются перенасыщением кислородом. Поэтому реофильные рыбы одновременно являются и оксифильными, т. е. кислородолюбивыми, и, наоборот, рыбы, населяющие медленно текущие или стоячие воды, обычно приспособлены к различному кислородному режиму и лучше переносят дефицит кислорода.

Течение, влияя на характер грунта потока, а тем самым на характер донной жизни, естественно оказывает влияние и на питание рыб. Так, в верховьях рек, где грунт образует неподвижные глыбы, обычно может развиваться богатый перифитон, служащий основной пищей для многих рыб этого участка реки. В силу этого рыбы верховий характеризуются, как правило, очень длинным кишечным трактом, приспособленным для переваривания растительной пищи, а также развитием рогового чехлика на нижней губе. По мере движения вниз по реке грунты становятся более мелкими и под влиянием течения приобретают подвижность. Естественно, что на подвижных грунтах богатая донная фауна развиваться не может, и рыбы переходят к питанию рыбами же или пищей, падающей с суши. По мере замедления течения постепенно начинается заиление грунта, развитие донной фауны, и в русле опять появляются растительные виды рыб с длинным кишечным трактом.

Течение в реках оказывает влияние не только на строение организма рыбы. В первую очередь изменяется характер размножения речных рыб. Многие обитатели рек с быстрым течением

имеют прилипающую икру. Некоторые виды откладывают икру, закапывая ее в песок. Американские сомы из рода *Plecostomus* откладывают икру в специальные пещерки, другие роды (см. размножение) вынашивают икру на своей брюшной стороне. Изменяется и строение внешних половых органов. У некоторых видов развивается менее длительная подвижность спермы и т. д.

Таким образом, мы видим, что формы приспособления рыб к течению в реках весьма разнообразны. В некоторых случаях неожиданные перемещения больших масс воды, например, сили или прорывы плотин горных озер, могут приводить к массовой гибели ихтиофауны, как это, например, имело место в Читрале (Индия) в 1929 году. Скорость течения иногда служит изолирующим фактором, приводящим к разобщению фауны отдельных водоемов и содействующим ее обособлению. Так, например, пороги и водопады между крупными озерами Восточной Африки не являются преградой для сильных крупных рыб, но непроходимы для мелких и приводят к изоляции фаун разьединенных, таким образом, участков водоемов.

Естественно, что наиболее сложные и своеобразные приспособления к жизни на быстром течении вырабатываются у рыб, обитающих в горных реках, где скорости движения воды достигают наибольшей величины.

По современным воззрениям фауны горных рек умеренных и высоких широт северного полушария являются реликтами ледниковой эпохи. (Под термином «реликт» мы понимаем тех животных и растения, область распространения которых оторвана во времени или в пространстве от основной области распространения данного фаунистического или флористического комплекса.) Фауна же горных потоков тропических и, частично, умеренных широт неледникового происхождения, а развилась в результате постепенного переселения организмов в высокогорные водоемы из равнин.

Для ряда групп пути приспособления к жизни в горных потоках прослеживаются достаточно ясно и могут быть восстановлены (рис. 14).

Как в реках, так и в стоячих водоемах течения оказывают на рыб весьма сильное влияние. Но в то время, как в реках основные приспособления вырабатываются к непосредственному механическому воздействию движущегося потока, влияние течений в морях и озерах сказывается больше косвенно — через посредство изменений, вызываемых течением в распределении других факторов среды (температура, соленость и др.). Естественно, конечно, что приспособления к непосредственному механическому воздействию движения воды также вырабатываются и у рыб в стоячих водоемах. Механическое влияние течений в первую очередь выражается в переносе рыб, их личинок и икры иногда на огромные расстояния. Так, например, личинки сель-

ди — *Clupea harengus* L., выведшиеся у берегов северной Норвегии, выносятся течением далеко на северо-восток. Расстояние от Лофотен — места нереста сельди и до Кольского меридиана мальки сельди проходят примерно за три месяца. Пелагические яйца многих рыб также переносятся течениями иногда на очень значительные расстояния. Так, например, яйца камбал, отложенные у берегов Франции, относятся к берегам Дании, где происходит выход молоди. Продвижение личинок угря от нерестилищ до устьев европейских рек в значительной своей части приурочено к Гольфстриму, которым личинки почти пассивно переносятся к берегам Европы. Взрослые рыбы, особенно плоские пловцы, также часто переносятся течениями на значительные расстояния. Так, известно несколько случаев заноса луны-рыбы в район Владивостока теплым течением, идущим с юга на север.

Минимальные скорости течения, на которые реагирует рыба, видимо, порядка 2—10 см/сек. Хамса — *Engraulis encrasicolus* L. — начинает реагировать на течение при скорости 5 см/сек, но для очень многих видов эти пороговые реакции не установлены.

Органом, воспринимающим движение воды, служат клетки боковой линии. В простейшем виде у акул это ряд чувствующих клеток, расположенных в эпидермисе. В процессе эволюции (например, у химеры) эти клетки погружаются в канал, который постепенно (у костистых рыб) замыкается и соединяется с окружающей средой только посредством трубочек, прободающих чешую и образующих боковую линию, разветвленную у различных рыб далеко не одинаково. Иннервируют органы боковой линии *nervus facialis* и *n. vagus*. У сельдевых каналы боковой линии имеются только на голове; у некоторых других рыб боковая линия бывает неполная (например, у верховки и некоторых гольянов). При помощи органов боковой линии рыба воспринимает движение и колебания воды. При этом у многих морских рыб боковая линия служит главным

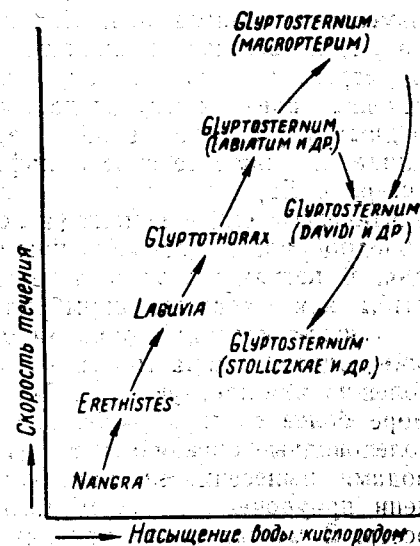


Рис. 14. Предполагаемый ход приспособления сомов семейства Sisoridae по отношению к двум основным факторам горных потоков. На диаграмме видно, что ряд видов стал менее реофильным (из Hora, 1930).

образом для ощущения колебательных движений воды, а у речных — позволяет ориентироваться и на течение (Дислер, 1955, 1960).

Значительно больше, чем непосредственное, сказывается косвенное влияние течений на рыбу, главным образом, путем изменения режима вод. Холодные течения, идущие с севера на юг, позволяют проникать арктическим формам далеко в умеренную область. Так, например, холодное Лабрадорское течение далеко к югу отодвигает распространение ряда тепловодных форм, которые по побережью Европы, где сильно скажется теплое течение Гольфстрим, продвигаются далеко на север. В Баренцевом море распространение отдельных высоко арктических видов семейства *Zoarcidae* приурочено к участкам холодной воды, расположенным между струями теплого течения. В ветвях же этого течения держатся более тепловодные рыбы, как, например, скумбрия и другие.

Течения коренным образом могут изменять и химический режим водоема и, в частности, влиять на его соленость, внося более соленую, или пресную воду. Так, Гольфстрим вносит в Баренцево море более соленую воду, и к его струям приурочены более соленоводные организмы. К течениям, образованным пресными водами, вынесенными сибирскими реками, в значительной степени приурочены в своем распространении сиги и сибирский осетр. В местах стыка холодных и теплых течений образуется обычно зона весьма высокой продуктивности, так как в таких областях происходит массовое отмирание беспозвоночных и растений планктона, дающих огромную продукцию органического вещества, которое позволяет развиваться немногим эвритермным формам в массовом количестве. Примеры подобного рода стыков холодных и теплых вод довольно обычны, например, близ западного побережья Южной Америки у Чили, на Ньюфаундлендских банках и др.

Значительную роль в жизни рыб играют вертикальные токи воды. Непосредственное механическое воздействие этого фактора удается наблюдать редко. Обычно влияние вертикальной циркуляции вызывает перемешивание нижних и верхних слоев воды, а тем самым выравнивание распределения температуры, солености и других факторов, что, в свою очередь, создает благоприятные условия для вертикальных миграций рыб. Так, например, в Аральском море вобла вдали от берегов весной и осенью поднимается ночью за пищей в поверхностные слои, а днем опускается в придонные. Летом же, когда устанавливается резко выраженная стратификация, вобла все время держится в придонных слоях.

Большую роль в жизни рыб играют и колебательные движения воды. Основной формой колебательных движений воды, имеющей наибольшее значение в жизни рыб, являются волнения. Волнения

оказывают на рыб различное воздействие как прямое, механическое, так и косвенное и связаны с выработкой разнообразных приспособлений. Во время сильных волнений в море пелагические рыбы обычно опускаются в более глубокие слои воды, где волнение ими не ощущается. Особенно сильное влияние оказывает на рыб волнение в прибрежных участках, где сила удара волны достигает до полутора тонн на 1 м². Для рыб, живущих в прибрежной зоне, характерны специальные приспособления, предохраняющие их самих, а также их икру от влияния прибоя. Большинство прибрежных рыб способны удерживаться на месте во время прибоя, в противном случае они были бы разбиты о камни. Так, например, типичные обитатели прибрежных вод — различные бычки *Gobiidae*, имеют брюшные плавники, видоизмененные в присоску, при помощи которой рыбы удерживаются на камнях; несколько иного характера присоски имеются у пинагоров — *Cyclopteridae* (рис. 15).

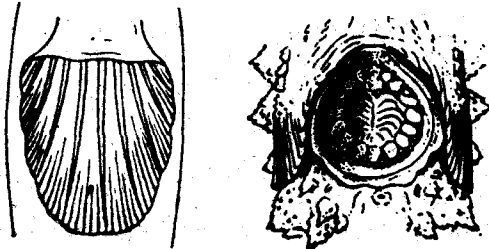


Рис. 15. Измененные в присоску брюшные плавники морских рыб: слева — бычка *Neogobius*; справа — колючего пинагора *Eumicrotremus* (из Берга, 1949 и Перминова, 1936)

Волнения не только непосредственно механически воздействуют на рыб, но оказывают на них и большое косвенное влияние, способствуя перемешиванию воды и погружению на глубину слоя температурного скачка. Так, например, в последние предвоенные годы, в связи с понижением уровня Каспийского моря, в результате увеличения зоны перемешивания верхняя граница придонного слоя, где происходит накопление биогенных веществ, также понизилась. Тем самым часть биогенных веществ вошла в круговорот органического вещества в водоеме, вызвав увеличение количества планктона, а тем самым, следовательно, и кормовой базы для каспийских планктоноядных рыб.

Другим видом колебательных движений морских вод, имеющим большое значение в жизни рыб, являются приливно-отливные движения, достигающие в некоторых участках моря весьма значительной амплитуды. Так, у берегов Северной Америки и в северной части Охотского моря разность уровней прилива и отлива достигает более 15 м. Естественно, что рыбы, живущие в приливно-отливной, периодически обсыхающей зоне, или в прибрежных участках моря, над которыми четыре раза в сутки проносятся огромные массы воды, обладают специальными приспособлениями к жизни в небольших лужицах, остающихся после отлива. Все обитатели приливно-отливной зоны (литорали)

имеют дорзовентрально уплощенную, змеевидную или вальковатую форму тела. Высокотелых рыб, кроме лежащих на боку камбал, на литорали не встречается. Так, на Мурмане обычно на литорали остаются бельдюга — *Zoarces viviparus* L. и маслюк — *Pholis gunnelus* L. — виды с удлиненной формой тела, а также большеголовые подкаменщики, главным образом, *Myoxocephalus scorpius* L.

Своеобразные изменения происходят у рыб приливно-отливной зоны в биологии размножения. Многие из рыб, в частности, подкаменщики, на время икрометания отходят из литоральной полосы. Некоторые виды приобретают способность живорождения, как например, бельдюга, икра которой проходит инкубационный период в материнском организме. Пинагор, обычно откладывает свою икру ниже уровня отлива, а в тех случаях, когда икра его обсыхает, поливает ее водой изо рта, плещет на нее хвостом. Наиболее любопытное приспособление к размножению в приливно-отливной зоне наблюдается у американской рыбки *Leuresthes tenuis* (Ayres), которая откладывает икру в сизигийные приливы в той части приливно-отливной зоны, которая не покрывается квадратурными приливами, так что икра развивается вне воды во влажной атмосфере. Инкубационный период длится до следующего сизигия, когда молодь выходит из икры и уходит в воду. Сходные приспособления к размножению в литорали наблюдаются и у некоторых *Galaxiiformes*. Приливно-отливные течения, так же как и вертикальная циркуляция, оказывают и косвенные влияния на рыб, перемешивая донные отложения и вызывая, таким образом, лучшее освоение их органического вещества, а тем самым повышение продуктивности водоема.

Несколько особняком стоит влияние такой формы движения воды, как смерчи. Захватывая из моря или внутренних водоемов огромные массы воды, смерчи переносят ее вместе со всеми животными, в том числе и рыбой, на значительные расстояния. В Индии во время муссонов довольно часто имеют место рыбные дожди, когда обычно вместе с ливнем на землю падает и живая рыба. Иногда эти дожди захватывают довольно значительные площади. Подобные рыбные дожди бывают в самых различных частях света; они описаны для Норвегии, Испании, Индии и ряда других мест. Биологическое значение рыбных дождей несомненно в первую очередь выражается в способствовании расселению рыб, причем при помощи рыбных дождей могут преодолеваться преграды, в обычных условиях для рыб непреодолимые.

Таким образом, как видно из изложенного, формы влияния на рыбу движения воды чрезвычайно разнообразны и накладывают на организм рыбы неизгладимый отпечаток в виде специфических приспособлений, обеспечивающих рыбе существование в различных условиях.

Рыбы, меньше чем какие-либо другие группы позвоночных животных, связаны с твердым субстратом как опорой. Многие виды рыб никогда за всю свою жизнь не прикасаются ко дну, но значительная, пожалуй, большая часть рыб находится в той или иной связи с грунтом водоема. Наиболее часто взаимосвязь между грунтом и рыбой не непосредственная, а осуществляется через кормовые объекты, приуроченные к определенному виду субстрата. Например, приуроченность леща в Аральском море, в определенное время года, к серым илистым грунтам целиком объясняется высокой биомассой бентоса этого грунта (бентос служит пищей леща). Но в ряде случаев имеет место и непосредственная связь рыбы и характера грунта, вызываемая приспособлением рыбы к определенному типу субстрата. Так, например, закапывающиеся рыбы всегда приурочены в своем распространении к мягким грунтам; рыбы, приуроченные в своем распространении к каменистым грунтам, часто обладают присоской для прикрепления к донным предметам и т. п. У многих рыб выработался ряд довольно сложных приспособлений для ползания по грунту. Некоторые рыбы, вынужденные иногда передвигаться по суше, также имеют ряд особенностей в строении своих конечностей и хвоста, приспособленных к движению по твердому субстрату. Наконец, окраска рыб в значительной степени определяется цветом и рисунком того грунта, на котором рыба находится. Не только взрослая рыба, но донная — демерсальная икра (см. ниже) и личинки также находятся в весьма тесной связи с грунтом водоема, на который откладывается икра или у которого держатся личинки.

Рыб, проводящих значительную часть своей жизни, зарывшись в грунт, сравнительно немного. Среди круглоротых значительную часть времени проводят в грунте, например, личинки миног — пескоройки, которые могут по несколько дней не подниматься на его поверхность. Значительное время проводит в грунте и средневропейская шиповка — *Cobitis taenia* L. Она так же, как пескоройка, может даже питаться, закопавшись в грунт. Но большинство видов рыб закапывается в грунт только во время опасности или в период пересыхания водоема.

Почти все эти рыбы имеют змееобразно вытянутое тело и ряд других приспособлений, связанных с закапыванием. Так, у индийской рыбки *Phisoodonophis boro* Ham., роющей ходы в жидком иле, ноздри имеют вид трубочек и расположены на вентральной стороне головы (Нога, 1934). Это приспособление позволяет рыбке успешно проделывать свои ходы заостренной головой, а ноздри ее при этом не забиваются илом. Процесс закапывания производится путем ундулирующих движений

тела, сходных с теми движениями, которые рыба проделывает при плавании. Становясь под углом к поверхности грунта головой вниз, рыба как бы ввинчивается в него.

Другая группа закапывающихся рыб имеет плоское тело, как, например, камбалы и скаты. Эти рыбы обычно не зарываются столь глубоко. У них процесс закапывания происходит несколько иным способом: рыбы как бы накладывают на себя грунт и обычно целиком не зарываются, выставляя наружу голову и часть тела.

Закапывающиеся в грунт рыбы — обитатели преимущественно мелководных внутренних водоемов или прибрежных участков морей. У рыб глубинных частей моря и внутренних водоемов мы этого приспособления не наблюдаем. Из пресноводных рыб, приспособившихся к закапыванию в грунт, можно указать африканского представителя двоякодышащих — *Protopterus*, закапывающегося в грунт водоема и впадающего в своего рода летнюю спячку во время засухи. Из пресноводных рыб умеренных широт можно назвать вьюна — *Misgurnus fossilis* L., зарывающегося обычно во время пересыхания водоемов, шиповку — *Cobitis taenia* (L.), для которой закапывание в грунт служит, главным образом, средством защиты.

В качестве примеров зарывающихся морских рыб можно привести песчанку — *Ammodytes*, которая также закапывается в песок, главным образом, спасаясь от преследования. Некоторые бычки — *Gobiidae* — прячутся от опасности в неглубокие выкопанные ими норки. Камбалы и скаты закапываются в грунт также главным образом, чтобы быть менее заметными.

Некоторые рыбы, зарывшись в грунт, могут существовать довольно длительное время во влажном илу. Кроме отмеченных выше двоякодышащих, часто в илу высохших озер весьма длительное время (до года и более) могут жить обыкновенные караси. Это отмечено для Западной Сибири, Северного Казахстана, юга Европейской части СССР. Известны случаи, когда карасей выкапывали из дна высохших озер лопатой (Рыбкин, 1958; Шнитников, 1961; Горюнова, 1962).

Многие рыбы, хотя сами не закапываются, могут относительно довольно глубоко проникать в грунт в поисках пищи. Перекапывают грунт в большей или меньшей степени почти все бентосоядные рыбы. Раскапывание ими грунта производится обычно струей воды, выпускаемой из ротового отверстия и относящей в сторону мелкие иловые частицы. Непосредственно роющие движения у бентосоядных рыб наблюдаются реже.

Очень часто перекапывание грунта у рыб связано с постройкой гнезда. Так, например, гнезда в виде ямки, куда откладывается икра, строят некоторые представители семейства *Cichlidae*, в частности, *Geophagus brasiliense* (Quoy a. Gaimard). Для защиты от врагов многие рыбы закапывают икру в грунт, где она

проходит свое развитие. Развивающаяся в грунте икра обладает целым рядом специфических приспособлений и вне грунта развивается хуже (см. ниже, стр. 168). В качестве примера морских рыб, закапывающих икру, может быть указана атерина — *Leuresthes tenuis* (Ayres.), а из пресноводных — большинство лососей, у которых как икра, так и свободные эмбрионы на ранних стадиях развиваются, будучи закопанными в гальку, защищенные таким образом от многочисленных врагов. У рыб, зарывающих икру в грунт, инкубационный период обычно весьма длителен (от 10 до 100 и более дней).

У многих рыб оболочка икринки, попадая в воду, становится клейкой, благодаря чему икринка прикрепляется к субстрату.

Рыбы, держащиеся на твердом грунте, особенно в прибрежной зоне или на быстром течении, очень часто имеют различные органы прикрепления к субстрату (см. стр. 32); или в виде присоски, образованной путем видоизменения нижней губы, грудных или брюшных плавников, или в виде шипов и зацепов, обычно развивающихся на окостенениях плечевого и брюшного поясов и плавников, а также жаберной крышки.

Как мы уже указывали выше, распространение многих рыб приурочено к определенным грунтам, причем часто близкие виды одного и того же рода встречаются на разных грунтах. Так, например, бычок — *Icelus spatula* Gilb. et Burke — приурочен в своем распространении к каменисто-галечниковым грунтам, а близкий вид — *Icelus spiniger* Gilb. — к песчаным и илисто-песчаным. Причины, вызывающие приуроченность рыб к определенного типа грунту, как указывалось выше, могут быть весьма разнообразными. Это — либо непосредственное приспособление к данному типу грунта (мягкому — для закапывающихся форм, твердому — для прикрепляющихся и т. д.), либо, поскольку определенный характер грунта связан с определенным режимом водоема, во многих случаях имеет место связь в распространении рыб с грунтом через посредство гидрологического режима. И, наконец, третья форма связи между распространением рыбы и грунтом — это связь через посредство распределения пищевых объектов.

У многих рыб, приспособившихся к ползанию по грунту, произошли весьма значительные изменения в строении конечностей. Грудной плавник служит для опоры на грунт, например, у личинки многопера — *Polypterus* (рис. 18, 3), некоторых лабиринтовых, как например, у ползуна — *Anabas*, триглы — *Trigla*, прыгунов — *Periophthalmidae* и многих ногоперых — *Lophiiformes*, например, морской черт — *Lophius piscatorius* L. и звездчатка — *Halientea*. В связи с приспособлением к передвижению по грунту передние конечности у рыб претерпевают довольно сильные изменения (рис. 16). Наиболее существенные изменения произошли у ногоперых — *Lophiiformes*, в их передней ко-

нечности наблюдается ряд черт, аналогичных подобным же образованиям у четвероногих. У большинства рыб сильно развит кожный скелет, а первичный сильно редуцирован, в то время как у четвероногих наблюдается обратная картина. *Lophius* занимает по строению конечностей промежуточное положение, у него как первичный, так и кожный скелеты развиты одинаково. Две *radialia* у *Lophius* имеют сходство с *zeugopodium* четвероногих. Мускулатура конечностей четвероногих распадается на проксимальную и дистальную, которая располагается двумя груп-

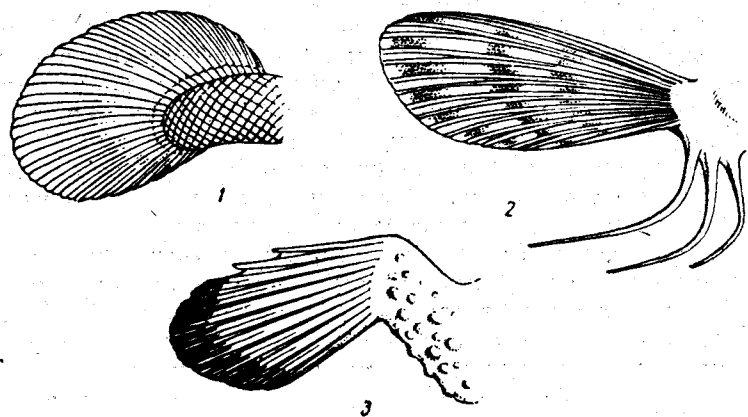


Рис. 16. Грудные плавники опирающихся на грунт рыб:
1 — многопера (*Polypteri*); 2 — морского петуха (триглы) (*Perciformes*); 3 — *Ogcocephalus* (*Lophiiformes*)

пами, а не сплошной массой, тем самым давая возможность пронации и супинации. То же самое наблюдается и у *Lophius*. Однако мускулатура *Lophius* гомологична мускулатуре других костистых рыб, а все изменения в сторону конечности четвероногих есть результат приспособления к сходной функции. Пользуясь своими конечностями, как ногами, *Lophius* очень хорошо передвигается по дну. Много общих черт в строении грудных плавников имеется у *Lophius* и многопера — *Polypterus*, но у последнего наблюдается сдвигание мускулатуры с поверхности плавника к краям еще в меньшей степени, чем у *Lophius*. Такое же или сходное направление изменений и превращение передней конечности из органа плавания в орган опоры мы наблюдаем у прыгуна — *Periophthalmus*. Прыгун живет в мангровых зарослях и значительную часть времени проводит на суше. На берегу он гоняется за наземными насекомыми, которыми питается. Двигается эта рыбка по суше прыжками, которые совершает при помощи хвоста и грудных плавников.

Своеобразное приспособление для ползания по грунту имеет-

ся у триглы. Три первых луча ее грудного плавника обособлены и приобрели подвижность. С помощью этих лучей, тригла ползает по грунту. Они служат рыбе также органом осязания. В связи с особой функцией первых трех лучей происходят и некоторые анатомические изменения; в частности, мускулы, приводящие в движение свободные лучи, развиты значительно сильнее, чем все остальные (рис. 17). Представитель лабиринтовых — ползун — *Anabas*, перемещаясь по суше, пользуется для движения грудными плавниками, а также иногда жаберными крышками.

В жизни рыб огромную роль играет не только грунт, но и взвешенные в воде твердые частицы. Весьма большое значение в жизни рыб имеет прозрачность воды (см. стр. 45). В небольших внутренних водоемах и прибрежных участках морей прозрачность воды в значительной степени определяется примесью взвешенных минеральных частиц.

Взвешенные в воде частицы оказывают воздействие на рыбу в самых различных направлениях. Наиболее сильное влияние оказывают на рыб взвеси текучей воды, где содержание твердых частиц часто достигает до 4% по объему. Здесь в первую очередь сказывается непосредственное механическое влияние несущихся в воде минеральных частиц различной величины — от нескольких микронов до 2—3 см в диаметре. В связи с этим у рыб мутных рек вырабатывается ряд приспособлений, как, например, резкое уменьшение размера глаз. Малогазость характерна для живущих в мутных водах лопатоносов, гольцов — *Nemachilus* и различных сомов. Сокращение размеров глаз объясняется необходимостью уменьшения незащищенной поверхности, которая может быть повреждена несомой потоком взвесью. Малогазость гольцов также связана с тем, что эти донные рыбы ориентируют-

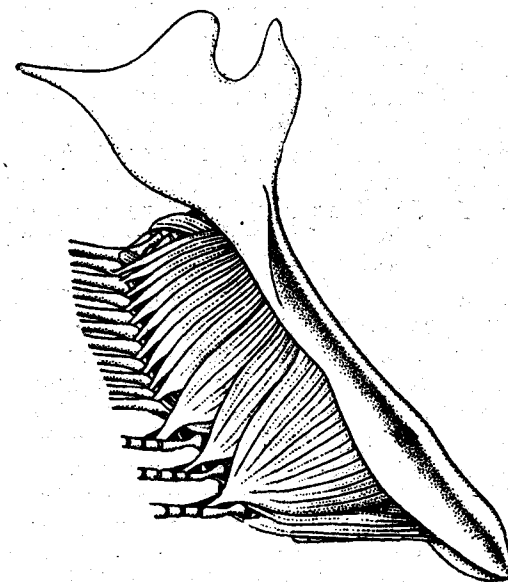


Рис. 17. Мускулатура лучей грудного плавника морского петуха (триглы). Видны увеличенные мускулы свободных лучей (из Belling, 1912).

ся на пищу главным образом при помощи органов осязания. В процессе индивидуального развития их глаз относительно уменьшается по мере роста рыбы и появления у нее усиков и связанного с этим перехода на донное питание (Ланге, 1950).

Наличие большого количества взвеси в воде, естественно, должно затруднять и дыхание рыбы. По-видимому, в связи с этим у рыб, живущих в мутных водах, выделяемая кожей слизь обладает способностью очень быстро осаждать взвешенные в воде частицы. Наиболее детально это явление изучено для американского чешуйчатника — *Lepidosiren*, коагулирующие свойства слизи которого помогают ему жить в тонком иле водоемов Чако. Для *Phisoodonophis boro* Ham. также установлено, что его слизь в сильной степени обладает способностью осажждать взвесь. Прибавление одной-двух капель слизи, выделяемой кожей рыбки, к 500 куб. см мутной воды вызывает осаждение взвеси в 20—30 сек. Такое быстрое осаждение приводит к тому, что даже в очень мутной воде рыба живет как бы окруженная футляром чистой воды. Химическая реакция самой слизи, выделяемой кожей, при соприкосновении с мутной водой, меняется. Так, установлено, что pH слизи при соприкосновении с водой резко снижается, падая с 7,5 до 5,0. Естественно, что коагулирующее свойство слизи важно, как способ предохранения жабр от забивания взвешенными частицами. Но несмотря на то, что у рыб, живущих в мутных водах, имеется ряд приспособлений для защиты от воздействия взвешенных частиц, все же, если количество мути превысит определенную величину, может наступить гибель рыб. При этом смерть, по-видимому, происходит от удушья в результате забивания жабр наносами. Так, известны случаи, когда во время ливневых дождей — силой, при возрастании мутности потоков в десятки раз, имела место массовая гибель рыб. Подобное явление зарегистрировано в горных районах Афганистана и Индии. При этом погибли даже столь приспособленные к жизни в мутной воде рыбы, как туркестанский сомик — *Glyptosternum reticulatum* Mc Clel. — и некоторые др.

СВЕТ, ЗВУК, ДРУГИЕ КОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ И ФОРМЫ ЛУЧИСТОЙ ЭНЕРГИИ

Свет и в меньшей мере другие формы лучистой энергии играют в жизни рыб очень большую роль. Важное значение имеют в жизни рыб и иные колебательные движения с меньшей частотой колебаний, как, например, звуки, инфра-, а видно, и ультразвуки. Известное значение для рыб имеют и электрические токи как природные, так и излучаемые рыбами. Своими органами чувств рыба приспособлена воспринимать все эти воздействия.

Свет

Освещение имеет очень большое как прямое, так и косвенное значение в жизни рыб. У большинства рыб орган зрения играет существенную роль при ориентировке во время движения, на добычу, хищника, других особей того же вида в стае, на неподвижные предметы и т. п.

Лишь немногие рыбы приспособились жить при полной темноте в пещерах и в артезианских водах или при очень слабом искусственном свете, продуцируемом животными на больших глубинах.

С особенностями освещения связано строение рыбы — ее органа зрения, наличие или отсутствие органов свечения, развитие других органов чувств, окраска и др. С освещенностью в значительной степени связано и поведение рыбы, в частности, суточный ритм ее активности и многие другие стороны жизни. Свет оказывает определенное влияние и на ход обмена веществ рыбы, на созревание половых продуктов. Таким образом, для большинства рыб свет является необходимым элементом их среды.

Условия освещения в воде могут быть весьма различными и зависят, кроме силы освещения, от отражения, поглощения и рассеяния света и многих других причин. Существенным фактором, определяющим освещенность воды, является ее прозрачность. Прозрачность воды в различных водоемах чрезвычайно разнообразна, начиная от мутных, кофейного цвета рек Индии, Китая и Средней Азии, где предмет, погружаемый в воду, делается невидимым как только покроется водой, и кончая прозрачными водами Саргассова моря (прозрачность 66,5 м), центральной части Тихого океана (59 м) и ряда других мест, где белый круг — так называемый диск Секки, становится невидимым для глаза только после погружения на глубину более 50 м. Естественно, что условия освещения в различных водоемах, расположенных даже в одинаковых широтах на одной и той же глубине, весьма различны, не говоря уже о разных глубинах, ибо, как известно, с глубиной степень освещенности быстро понижается. Так, в море у берегов Англии 90% света поглощается уже на глубине 8—9 м.

Рыба воспринимает свет при помощи глаза и светочувствительных почек. Специфика освещения в воде определяет специфику строения и функции глаза рыбы. Как показали опыты Бииба (Beebe, 1936), человеческий глаз еще может различать следы света под водой на глубине около 500 м. На глубине 1000 м фотографическая пластинка чернеет после экспозиции в течение 1 ч 10 мин, на глубине же 1700 м фотографическая пластинка даже после 2-часовой экспозиции не обнаруживает никаких изменений. Таким образом, животные, жи-

вущие, начиная с глубины около 1 500 м и кончая максимальными глубинами мирового океана свыше 10 000 м, совершенно не подвержены влиянию дневного света и живут в полной темноте, нарушаемой лишь светом, исходящим от органов свечения различных глубоководных животных.

По сравнению с человеком и другими наземными позвоночными, рыба более близорука; ее глаз обладает значительно более коротким фокусным расстоянием. Большинство рыб ясно различают предметы в пределах около одного метра, а максимальная дальность зрения рыб, видимо, не превышает пятнадцати метров. Морфологически это определяется наличием у рыб более выпуклого хрусталика по сравнению с наземными позвоночными. У костистых рыб аккомодация зрения достигается при помощи так называемого серповидного отростка, а у акул — реснитчатого тела.

Горизонтальное поле зрения каждого глаза у взрослой рыбы достигает 160—170° (данные для форели), т. е. больше, чем у человека (154°), а вертикальное у рыбы — 150° (у человека — 134°). Однако это зрение монокулярное. Бинокулярное же поле зрения у форели всего 20—30°, тогда как у человека — 120° (Бабурина, 1955). Максимальная острота зрения у рыб (гольяна) достигается при 35 люксах (у человека — при 300 люксах), что связано с приспособлением рыбы к меньшей, по сравнению с воздухом, освещенности в воде. Качество зрения рыбы связано и с величиной ее глаза.

Рыбы, глаз которых приспособлен к зрению в воздухе, имеют более плоский хрусталик. У американской четырехглазой рыбы — *Anableps tetraphthalmus* (L.) верхняя часть глаза (хрусталик, радужная оболочка, роговица) отделена от нижней горизонтальной перегородкой. При этом верхняя часть хрусталика имеет более плоскую форму, чем нижняя, приспособленная к зрению в воде. Эта рыба, плавая у поверхности, может одновременно наблюдать за тем, что происходит и в воздухе, и в воде.

У одного из тропических видов морских собачек — *Dialommus fuscus* Clark глаз поделен поперек вертикальной перегородкой, и рыбка может видеть передней частью глаза вне воды, а задней — в воде. Обитая в углублениях осушенной зоны, она часто сидит, выставив переднюю часть головы из воды (рис. 18). Однако вне воды могут видеть и рыбы, которые своих глаз не выставляют на воздух.

Находясь под водой, рыба может видеть только те предметы, которые находятся к вертикали глаза под углом не более, чем 48,8°. Как видно из приведенной схемы (рис. 19), рыба видит воздушные предметы как бы через круглое окно. Это окно расширяется при ее погружении и сужается при поднятии

к поверхности, но видит рыба всегда под одним и тем же углом в 97,6° (Бабурина, 1955).

У рыб имеются специальные приспособления к зрению при разной освещенности. Палочки сетчатки приспособлены к во-

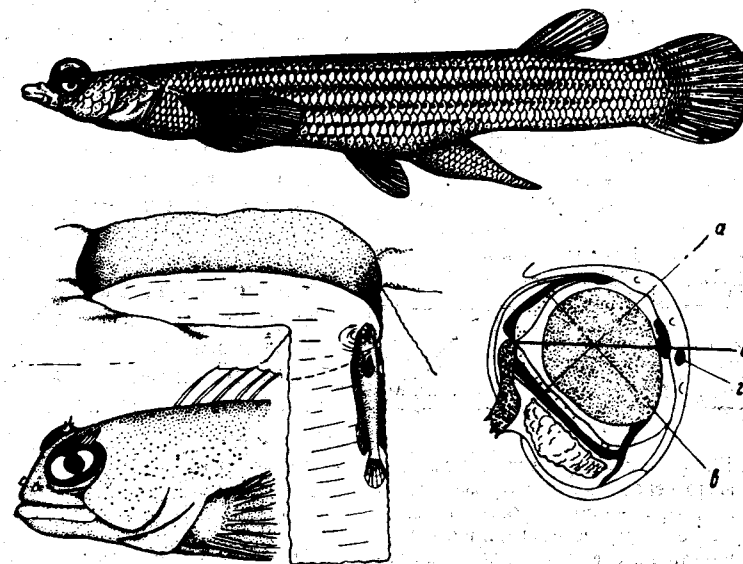


Рис. 18. Рыбы, глаза которых приспособлены к зрению как в воде, так и на воздухе. Вверху — четырехглазая рыба *Anableps tetraphthalmus* L.; справа — разрез ее глаза.

Внизу — четырехглазая морская собачка *Dialommus fuscus* Clark; а — ось воздушного зрения; б — темная перегородка; в — ось подводного зрения; z — линза (по Schultz, 1948)

сприятию более слабого света и при дневном освещении погружаются глубже между пигментными клетками сетчатки, которые закрывают их от световых лучей. Колбочки же, приспособленные к восприятию более яркого света, при сильном освещении приближаются к поверхности.

Так как верхняя и нижняя части глаза освещаются у рыб различно, верхняя часть глаза воспринимает более разреженный свет, чем нижняя. В связи с этим нижняя часть сетчатки глаза большинства рыб содержит на единицу площади больше колбочек и меньше палочек.

Значительные изменения происходят в строении органа зрения в процессе онтогенеза.

У молодых рыб, потребляющей пищу из верхних слоев воды, область повышенной чувствительности к свету образуется в нижней части глаза, при переходе же к питанию бентосом повы-

шается чувствительность в верхней части глаза, воспринимающей предметы, расположенные снизу.



Рис. 19. Зрительное поле рыбы, смотрящей вверх через спокойную поверхность воды. Вверху — поверхность воды и воздушное пространство, видимое снизу. Внизу — та же схема сбоку. Лучи, падающие сверху на поверхность воды, внутри «окна» преломляются и попадают в глаз рыбы. Внутри угла $97,6^\circ$ рыба видит надводное пространство, вне этого угла она видит изображение предметов, находящихся на дне, отраженное от поверхности воды (из Бабуриной, 1955)

Ростомиды диаметр глаза составляет около 40% от длины головы. У *Polyipnus* из семейства Sternoptychidae диаметр глаза 25—32% от длины головы, а у *Myctophium rissoi* (Cocco) из се-



Рис. 20. Органы зрения некоторых глубоководных рыб. Слева — *Argyropelecus affinis* Garm.; справа — *Myctophium rissoi* (Cocco) (из Fowler, 1936)

мейства Lepomis из семейства Centrarchidae глаз еще улавливает свет интенсивностью 10^{-5} люкса. Подобная сила освещения наблюдается в наиболее прозрачной воде Саргассова моря на глубине 430 м от поверхности. *Lepomis* — пресноводная рыбка, обитательница сравнительно неглубоких водоемов. Поэтому весьма вероятно, что глубоководные рыбы, особенно имеющие телескопические органы зрения, способны реагировать на значительно более слабое освещение (рис. 20).

У глубоководных рыб вырабатывается ряд приспособлений в связи со слабой освещенностью на глубинах. У многих глубоководных рыб глаза достигают огромных размеров. Так, например, у *Bathymacrops macrolepis* Gelchrist из семейства Mic-

мейства Myctophidae — даже до 50%. Очень часто изменяется у глубоководных рыб и форма зрачка — он становится продолговатым, и концы его заходят за хрусталик, благодаря чему так же, как и путем общего увеличения размеров глаза, увеличивается его светопоглощательная способность. У *Argyropelecus* из семейства Sternoptychidae в глазу имеется специальный све-

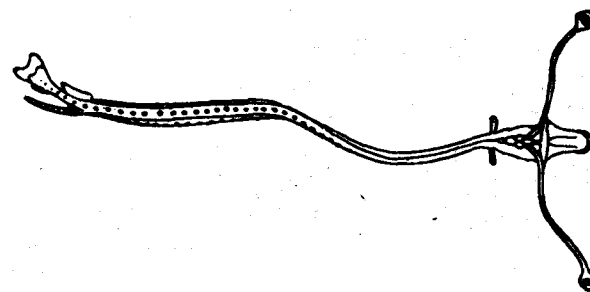


Рис. 21. Личинка глубоководной рыбы *Idiacanthus* (отр. Stomiatoidei) (из Fowler, 1936)

тящийся орган, поддерживающий сетчатку в состоянии постоянного раздражения и тем самым повышающий ее чувствительность к попадающим извне световым лучам. У многих глубоководных рыб глаза становятся телескопическими, что увеличивает их чувствительность и расширяет поле зрения. Наиболее любопытные изменения органа зрения имеют место у личинки глубоководной рыбы *Idiacanthus* (рис. 21). У нее глаза расположены на длинных стебельках, что позволяет сильно увеличить поле зрения. У взрослых рыб стебельчатость глаз теряется.

Наряду с сильным развитием органа зрения у одних глубоководных рыб, у других, как уже отмечалось, орган зрения либо значительно уменьшается (*Benthosaurus* и др.), либо исчезает совсем (*Ipnapops*). Наряду с редукцией органа зрения у этих рыб обычно развиваются различные выросты на теле: сильно удлиняются лучи парных и непарных плавников или усики. Все эти выросты служат органами осязания и в известной степени компенсируют редукцию органов зрения.

Развитие органов зрения у глубоководных рыб, живущих на глубинах, куда не проникает дневной свет, связано с тем, что многие животные глубин обладают способностью светиться.

Свечение у животных, обитателей морских глубин, весьма обычное явление. Около 45% рыб, населяющих глубины свыше 300 м, обладают органами свечения. В простейшей форме органы свечения представлены у глубоководных рыб из семейства Macruridae. Их кожные слизистые железы содержат фосфоресцирующую субстанцию, которая излучает слабый свет, создаю-

щий впечатление, что светится вся рыба. У большинства других глубоководных рыб имеются специальные органы свечения, иногда довольно сложно устроенные. Наиболее сложный орган свечения рыб состоит из подстилающего слоя пигмента, далее расположен рефлектор, над которым находятся светящиеся клетки, покрытые сверху линзой (рис. 22). Расположение света-

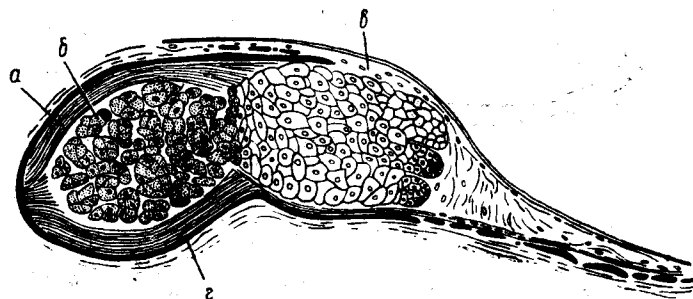


Рис. 22. Светящийся орган *Argyrolepiscus*.

а — рефлектор; б — светящиеся клетки; в — линза; г — подстилающий слой (из Brauer, 1906—1908)

щихся органов у разных видов рыб весьма различно так, что во многих случаях может служить систематическим признаком (рис. 23).

Обычно свечение возникает в результате соприкосновения

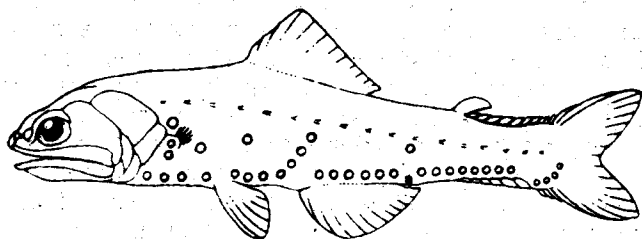


Рис. 23. Схема расположения светящихся органов у стайной глубоководной рыбы *Lampanyctes* (из Андрияшева, 1939)

секрета светящихся клеток с водой, но у рыбки *Acropoma japonicum* Günth. свечение вызывается находящимися в железе микроорганизмами. Интенсивность свечения зависит от целого ряда факторов и варьирует даже у одной и той же рыбы. Особенно интенсивно многие рыбы светятся в период размножения.

Каково биологическое значение свечения глубоководных рыб,

достаточно полно еще не выяснено, но, несомненно, что для разных рыб роль светящихся органов различна. У *Ceratidae* светящийся орган, расположенный на конце первого луча спинного плавника, очевидно, служит для приманивания добычи. Возможно, ту же функцию выполняет светящийся орган на конце хвоста *Saccopharynx*. Расположенные по бокам тела светящиеся органы *Argyrolepiscus*, *Lampanyctes*, *Myctophium*, *Vinciguerrgia* и многих других рыб позволяют им в темноте на больших глубинах находить особей того же вида. По-видимому, это имеет особо важное значение для рыб, держащихся стаями.

В полном мраке, не нарушаемом даже светящимися организмами, живут пещерные рыбы. По тому, насколько тесно животные связаны с жизнью в пещерах, их принято подразделять на следующие группы: 1) троглобионты — постоянные обитатели пещер; 2) троглофилы — преимущественные обитатели пещер, но встречающиеся и в других местах; 3) троглоксены — широко распространенные формы, заходящие и в пещеры.

Так же, как и у глубоководных рыб, у пещерных форм наиболее сильные изменения в организации связаны с характером освещения. Среди пещерных рыб можно найти всю цепь переходов от рыб с хорошо развитыми глазами до совершенно слепых. Так, у *Chologaster cornutus* Agass. (семейства Amblyopsidae) глаза развиты нормально и функционируют как органы зрения. У близкого вида — *Chologaster papilliferus* For., хотя все элементы глаза имеются налицо, но сетина уже дегенерирует. У *Typhlichthys* зрачок еще не закрыт, и нервная связь глаза с головным мозгом сохранена, но колбочки и палочки отсутствуют. У *Amblyopsis* уже и зрачок закрыт, и, наконец, у *Troglichthys* глаза редуцированы очень сильно (рис. 24). Интересно, что у молодых *Troglichthys* глаза развиты лучше, чем у взрослых.

В качестве компенсации дегенерирующего у пещерных рыб органа зрения у них обычно очень сильно развиты органы боковой линии, особенно на голове, и органы осязания, как, например, длинные усы у пещерных сомов Бразилии из семейства Pimelodidae.

Рыбы, населяющие пещеры, весьма разнообразны. В настоящее время в пещерах известны представители ряда групп отряда карпообразных — Cypriniformes (*Aulopyge*, *Paraphoxinus*, *Chondrostoma*, американские сомы и др.), Cyprinodontiformes (*Chologaster*, *Troglichthys*, *Amblyopsis*), ряд видов бычков и др.

Условия освещения в воде отличаются от таковых в воздухе не только по интенсивности, но и по степени проникновения в глубину воды отдельных лучей спектра. Как известно, коэффициент поглощения водой лучей с различной длиной волны далеко не одинаков. Наиболее сильно поглощаются водой красные лучи. При прохождении слоя воды в 1 м поглощается 25% красных

лучей и только 3% фиолетовых. Однако даже фиолетовые лучи на глубине свыше 100 м становятся почти неразличимыми. Следовательно, на глубинах рыбы слабо различают цвета.

Видимый спектр, который воспринимают рыбы, несколько отличен от спектра, воспринимаемого наземными позвоночными. У разных рыб имеются различия, связанные с характером их местообитания. Виды рыб, живущие в прибрежной зоне и в по-

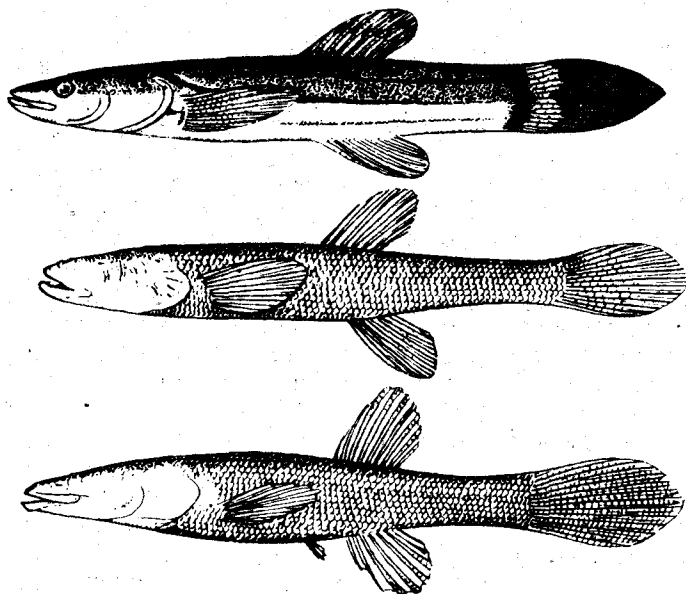


Рис. 24. Пещерные рыбы (сверху вниз) — *Chologaster*; *Typhlichthys*; *Amblyopsis* (Cyprinodontiformes) (из Jordan, 1925)

верхностных слоях воды, обладают более широким видимым спектром, чем рыбы, живущие на больших глубинах. Подкаменщик-керчак — *Myoxocephalus scorpius* (L.) — обитатель небольших глубин, воспринимает цвета с длиной волны от 485 до 720 мкм, а держащийся на больших глубинах звездчатый скат — *Raja radiata* Donovan. — от 460 до 620 мкм, пикша *Melanogrammus aeglefinus* L. — от 480 до 620 мкм (Протасов и Голубцов, 1960). При этом следует отметить, что сокращение видимости идет, в первую очередь, за счет длинноволновой части спектра (Протасов, 1961).

То, что большинство видов рыб различают цвета, доказывает целый ряд наблюдений. Не различают цветов, видимо, только некоторые хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*) и хрящевые ганоиды (*Chondrostei*). Остальные рыбы хорошо различают

цвета, что доказано, в частности, многими опытами с применением условно-рефлекторной методики. Например, пескаря — *Gobio gobio* (L.) — удавалось приучать к тому, чтобы он брал корм из чашечки определенного цвета.

Известно, что рыбы могут изменять окраску и рисунок кожи в зависимости от цвета грунта, на котором они находятся. При этом, если рыбе, приученной к черному грунту и изменившей соответствующим образом окраску, давали на выбор ряд грунтов различной расцветки, то рыба выбирала обычно тот грунт, к которому была приучена и окраске которого соответствует цвет ее кожи.

Особенно резкие изменения в цвете тела на различных грунтах наблюдаются у камбал. При этом меняется не только тон, но и рисунок, в зависимости от характера грунта, на котором находится рыба. Каков механизм этого явления, еще точно не выяснено. Известно, только, что изменение окраски происходит в результате соответствующего раздражения глаза. Семнер (Sumner, 1933), надевая прозрачные цветные колпачки на глаза рыбы, вызвал у нее изменение окраски в тон цвета колпачков. Камбала, тело которой находится на грунте одного цвета, а голова — на грунте другого цвета, изменяет окраску тела соответственно фону, на котором находится голова (рис. 25).

Естественно, что окраска тела рыбы теснейшим образом связана с условиями освещенности.

Обычно принято выделять следующие основные типы окраски рыб, являющиеся приспособлением к определенным условиям местообитания.

Пелагическая окраска — синеватая или зеленоватая спинка и серебристые бока и брюшко. Подобный тип окраски свойствен рыбам, живущим в толще воды (сельди, анчоусы,

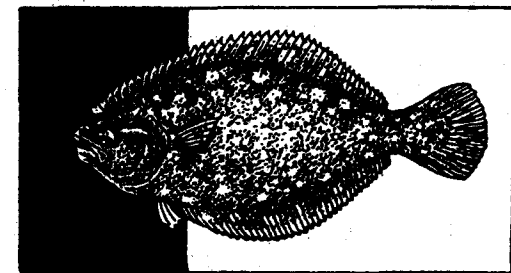
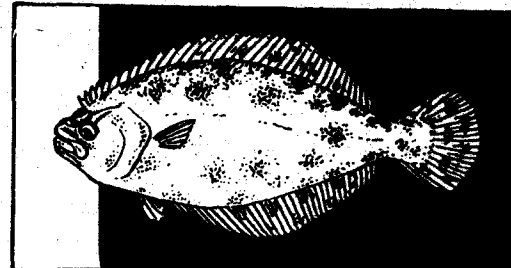


Рис. 25. Зависимость окраски тела камбалы от цвета грунта, на котором находится ее голова (из Книповича, 1939)

уклейка и др.). Синеватая спинка делает рыбу мало заметной сверху, а серебристые бока и брюшко плохо видимы снизу на фоне зеркальной поверхности.

Зарослевая окраска — коричневатая, зеленоватая или желтоватая спинка и обычно поперечные полосы или разводы на боках. Эта окраска свойственна рыбам зарослей или коралловых рифов. Иногда эти рыбы, особенно в тропической зоне, могут быть окрашены весьма ярко.

Примерами рыб с зарослевой окраской могут служить: обыкновенный окунь и щука — из пресноводных форм; морской ерш-скорпена, многие губаны и коралловые рыбы — из морских.

Донная окраска — темная спинка и бока, иногда с более темными разводами и светлым брюшком (у камбал светлым оказывается обращенный к грунту бок). У донных рыб, живущих над галечниковым грунтом рек с прозрачной водой, обычно на боках тела имеются черные пятна, иногда слегка вытянутые в спиннобрюшном направлении, иногда расположенные в виде продольной полосы (так называемая русловая окраска). Такая окраска свойственна, например, молоди лосося в речной период жизни, молоди хариуса, обыкновенному гольяну и другим рыбам. Эта окраска делает рыб мало заметными на фоне галечникового грунта в прозрачной текучей воде. У донных рыб стоячих вод ярких темных пятен по бокам тела обычно не бывает, или они имеют размытые очертания.

Особо выделяется стайная окраска у рыб. Эта окраска облегчает ориентацию особей в стае друг на друга (см. ниже стр. 98). Она проявляется в виде либо одного или нескольких пятен на боках тела или на спинном плавнике, либо в виде темной полосы вдоль тела. Примером может служить окраска амурского гольяна — *Phoxinus lagowskii* Dyb., молоди колючего горчача — *Acanthorhodeus asmussi* Dyb., некоторых сельдей, пикши и др. (рис. 26).

Весьма специфична окраска глубоководных рыб. Обычно эти рыбы окрашены или в темные, иногда почти черные или в красные тона. Объясняется это тем, что даже на сравнительно небольших глубинах красный цвет под водой кажется черным и плохо заметен для хищников.

Несколько иная картина окраски наблюдается у глубоководных рыб, имеющих на теле органы свечения. У этих рыб в коже много гуанина, придающего телу серебристый блеск (*Argyrops leuciscus* и др.).

Как хорошо известно, окраска рыб не остается неизменной в течение индивидуального развития. Она меняется при переходе рыбы, в процессе развития, из одного местообитания в другое. Так, например, окраска молоди лососей в реке имеет характер руслового типа, при скате в море она заменяется пелагической, а по возвращении рыбы обратно в реку для размножения она

снова приобретает русловый характер. Окраска может меняться и в течение суток; так, у некоторых представителей *Characinoidei*, (*Nannostomus*) днем окраска стайная — черная полоса вдоль тела, а ночью проявляется поперечная полосатость, т. е. окраска становится зарослевой.

Так называемая брачная окраска у рыб часто является

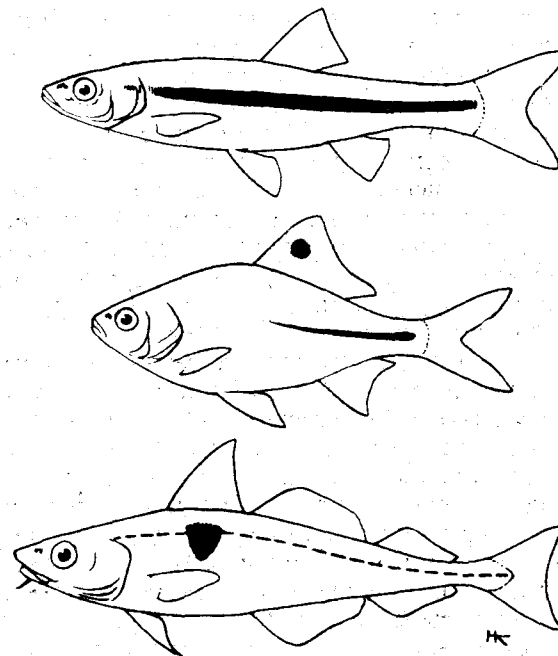


Рис. 26. Типы стайной окраски у рыб (сверху вниз): амурский гольян — *Phoxinus lagowskii* Dyb.; колючий горчак (молодь) — *Acanthorhodeus asmussi* Dyb.; пикша — *Melanogrammus aeglefinus* (L.)

защитным приспособлением. Брачная окраска отсутствует у рыб, нерестующих на глубинах, и обычно плохо выражена у рыб, нерестующих в ночное время.

Разные виды рыб по-разному реагируют на свет. Одни привлекаются светом: килька *Clupeonella delicatula* (Norm.), сайра *Cololabis saira* (Brev.) и др. Некоторые рыбы, как например сазан, избегают света. На свет обычно привлекаются рыбы, которые питаются, ориентируясь при помощи органа зрения, главным образом так называемые «зрительные планктофаги». Меняется реакция на свет и у рыб, находящихся в разном биологическом состоянии. Так, самки анчоусовидной кильки с текучей икрой

на свет не привлекаются, а отнерестовавшие или находящиеся в преднерестовом состоянии идут на свет (Шубников, 1959). Меняется у многих рыб характер реакции на свет и в процессе индивидуального развития. Молодь лососей, голяня и некоторых других рыб прячется от света под камни, что обеспечивает ей сохранность от врагов. У пескороек — личинок миноги (круглоротые), у которых хвост несет светочувствительные клетки, — эта особенность связана с жизнью в грунте. Пескоройки на освещение хвостовой области реагируют плавательными движениями, глубже закапываясь в грунт.

Каковы же причины реакции рыб на свет? По этому вопросу существует несколько гипотез (обзор их см. Протасов, 1961). Ж. Леб (1910) рассматривает привлечение рыб на свет как вынужденное, не приспособительное движение — как фототаксис. Большинство исследователей рассматривают реакцию рыб на свет как приспособление. Франц (цит. по Протасову) считает, что свет имеет сигнальное значение, во многих случаях служа сигналом об опасности. С. Г. Зуссер (1953) считает, что реакция рыб на свет есть пищевой рефлекс.

Несомненно, что во всех случаях рыба реагирует на свет приспособительно. В одних случаях это может быть защитная реакция, когда рыба избегает света, в других случаях подход на свет связан с добычей пищи. В настоящее время положительная или отрицательная реакция рыб на свет используется в рыболовстве (Борисов, 1955). Рыбы, привлекаемые светом и образующие вокруг источника света скопления, затем вылавливаются или сетями орудиями или выкачиваются на палубу насосом. Рыбы, отрицательно реагирующие на свет, например сазан, при помощи света выгоняются из неудобных для облова мест, например, из закоряженных участков пруда.

Значение света в жизни рыб не ограничивается только связью со зрением. Освещенность имеет большое значение и для развития рыб. У многих видов нормальный ход обмена веществ нарушается, если их заставить развиваться в не свойственных им световых условиях (приспособленных к развитию на свету поместить в темноту, и наоборот). Это наглядно показано Н. Н. Дислером (1953) на примере развития на свету кеты (см. ниже стр. 193).

Свет оказывает воздействие также на ход созревания половых продуктов рыб. Эксперименты над американской палией — *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) показали, что у подопытных рыб, подвергавшихся усиленному освещению, созревание наступает раньше, чем у контрольных, находившихся при нормальном свете. Однако у рыб в высокогорных условиях, по-видимому, так же, как у некоторых млекопитающих в условиях искусственного освещения, свет, после стимулирования усиленного развития половых желез, может вызвать резкое падение их де-

ятельности. В связи с этим у древних высокогорных форм выработалась интенсивная окраска брюшины, предохраняющая гонады от чрезмерного воздействия света.

Динамика интенсивности освещения в течение года в значительной степени определяет ход полового цикла у рыб. То, что у тропических рыб размножение происходит в течение всего года, а у рыб умеренных широт только в определенное время, в значительной степени связано с интенсивностью инсоляции.

Своеобразное защитное приспособление от света наблюдается у личинок многих пелагических рыб. Так, у личинок сельдей родов *Sprattus* и *Sardina* над нервной трубкой развивается черный пигмент, предохраняющий нервную систему и ниже лежащие органы от чрезмерного воздействия света. С резорбцией желточного пузыря пигмент над нервной трубкой у мальков исчезает. Интересно, что у близких видов, имеющих донную икру, и личинок, держащихся в придонных слоях, подобного пигмента нет.

Весьма существенное влияние оказывают солнечные лучи на ход обмена веществ у рыб. Опыты, проведенные на гамбузии (*Gambusia affinis* Baird. et Gir.), показали, что у гамбузий, лишенных света, довольно быстро развивается авитаминоз, вызывающий, в первую очередь, потерю способности к размножению.

Звук и другие колебания

Как известно, скорость распространения звука в воде много больше, чем в воздухе. Иначе происходит и поглощение звука в воде.

Рыбы воспринимают как механические, так инфразвуковые, звуковые и, видимо, ультразвуковые колебания. Токи воды, механические и инфразвуковые колебания с частотой от 5 до 25 герц¹ рыбы воспринимают органами боковой линии, а колебания от 16 до 13 000 герц — слуховым лабиринтом, точнее его нижней частью — *Sacculus* и *Lagena* (верхняя часть служит органом равновесия). У некоторых видов рыб колебания с длиной волны от 18 до 30 герц, т. е. расположенные на границе инфразвуковых и звуковых волн, воспринимаются как органами боковой линии, так и лабиринтом. Различия в характере восприятия колебаний у разных видов рыб приведены в таблице 1.

В восприятии звука существенную роль играет и плавательный пузырь, видимо, выполняющий роль резонатора. Так как в воде распространение звуков происходит быстрее и дальше, то и восприятие их в воде оказывается более легким. Из воздуха в воду звуки проникают плохо. Из воды в воздух — несколько

¹ Герц равен одному колебанию в секунду.

Таблица 1

Характер звуковых колебаний, воспринимаемых разными рыбами

Виды рыб	Частота в герцах	
	от	до
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	16	7000
<i>Leuciscus idus</i> (L.)	25	5524
<i>Carassius auratus</i> (L.)	25	3480
<i>Nemachilus barbatulus</i> (L.)	25	3480
<i>Amiurus nebulosus</i> Le Sueur	25	1300
<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	36	650
<i>Lebistes reticulatus</i> Peters	44	2068
<i>Corvina nigra</i> C. V.	36	1024
<i>Diplodus annularis</i> (L.)	36	1250
<i>Gobius niger</i> L.	44	800
<i>Periophthalmus koelreiteri</i> (Pallas)	44	651

лучше, так как давление звука в воде гораздо сильнее, чем в воздухе.

Рыбы могут не только слышать, многие виды рыб и сами могут издавать звуки. Органы, при помощи которых рыбы издают звуки, различны. У многих рыб таким органом служит плавательный пузырь, который бывает снабжен специальной мускулатурой. При помощи плавательного пузыря издают звуки горбыли (*Sciaenidae*), губаны (*Labridae*) и др. У сомов (*Siluroidei*) органами, издающими звук, служат лучи грудных плавников в комбинации с костями плечевого пояса. У некоторых рыб звуки издаются при помощи глоточных и челюстных зубов (*Tetrodontidae*).

Характер звуков, издаваемых рыбами, очень различен: они напоминают удары барабана, карканье, хрюканье, свист, ворчание. Звуки, издаваемые рыбами, принято подразделять на «биологические», т. е. специально издаваемые рыбами и имеющие приспособительное значение, и «механические», издаваемые рыбами при движении, питании, перекапывании грунта и т. п. Последние обычно не имеют приспособительного значения и, наоборот, часто демаскируют рыбу (Малюкина и Протасов, 1960).

Среди тропических рыб наблюдается больше видов, издающих «биологические» звуки, чем среди рыб, населяющих водоемы высоких широт. Приспособительное значение звуков, издаваемых рыбами, различно. Часто звуки издаются рыбами особенно

интенсивно во время размножения и служат, видимо, для привлечения одного пола другим. Это отмечено у горбылей, сомов и ряда других рыб. Эти звуки могут быть настолько сильны, что по ним рыбаки находят скопления нерестующих рыб. Иногда для обнаружения этих звуков даже нет необходимости погружать голову в воду.

У некоторых горбылевых звучание имеет значение и при контакте рыб в кормящейся стае. Так, в районе Бофора (Атлантическое побережье США) наиболее интенсивное звучание горбылевых падает на темное время суток от 21 часа до 02 часов и приходится на период наиболее интенсивного питания (Fish, 1954 г.).

В некоторых случаях звучание имеет устрашающее значение. Устраивающие гнезда сомы-косатки (*Bagridae*), видимо, отпугивают врагов скрипящими звуками, которые они издают при помощи плавников. Специальные звуки издает и рыбка *Opsanus tau* (L.) из семейства *Batrachoididae*, когда она охраняет свою икру.

Один и тот же вид рыбы может издавать разные звуки, отличающиеся не только по силе, но и по частоте. Так, *Caranx crysos* (Mitchill) издает два типа звуков — карканье и дребезжание. Эти звуки отличаются по длине волны. Различны по силе и частоте и звуки, издаваемые самцами и самками. Это отмечено, например, для морского окуня — *Morone saxatilis* Walb. из *Serranidae*, у которого самцы издают более сильные звуки и с большей амплитудой частот (Fish, 1954). Отличаются по характеру издаваемых звуков и молодые рыбы от старых. Разница в характере звуков, издаваемых самцами и самками одного и того же вида, часто бывает связана и с соответствующими различиями в строении звукопроизводящего аппарата. Так, у самцов пикши — *Melanogrammus aeglefinus* (L.) — «барабанные мышцы» плавательного пузыря развиты значительно сильнее, чем у самок. Особенно значительного развития эти мышцы достигают во время нереста (Tempelman a. Hoder, 1958).

Некоторые рыбы очень сильно реагируют на звуки. При этом одни звуки рыб отпугивают, а другие — привлекают. На стук мотора или удар весла о борт лодки часто выскакивает из воды семга, стоящая на ямах в реках в преднерестовое время. Шум вызывает выпрыгивание из воды амурского толстолоба — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.). На реакции рыбы на звук основано применение звука при ловле рыбы. Так, при ловле кефалей «рогожами» испуганная звуком рыба выскакивает из воды и попадает на разложенные на поверхности, обычно в виде полукруга, специальные циновки с поднятыми вверх краями. Попав на такую «рогожу», рыба не может выпрыгнуть обратно в воду. При ловле пелагических рыб кошельковым неводом иногда в ворота невода опускают специальный звонок, включая

и выключая, который отпугивает рыб от ворот невода во время кошелькования (Тарасов, 1956).

Используются звуки и для привлечения рыб к месту лова. С давних пор известен лов сомов «на клок». Сомов привлекают к месту лова своеобразными булькающими звуками.

Мощными ультразвуковыми колебаниями можно убивать рыб (Эльпивер, 1956).

По звукам, издаваемым рыбами, удается обнаружить их скопления. Так, китайские рыбаки обнаруживают нерестовые скопления большого желтого окуня *Pseudosciaena crocea* (Rich.) по звукам, издаваемым рыбами. Подъехав к предполагаемому месту скопления рыб, бригадир рыбаков опускает в воду бамбуковую трубку и через нее слушает рыбу. В Японии установлены специальные радиобуи, «настроенные» на звуки, издаваемые некоторыми промысловыми рыбами. При подходе стаи рыб данного вида к бую он начинает посылать соответствующие сигналы, оповещающая рыбаков о появлении рыбы.

Возможно, что звуки, издаваемые рыбами, используются ими как эхометрическое приспособление. Локация путем восприятия издаваемых звуков особенно распространена, видимо, у глубоководных рыб. В Атлантике в районе Порто-Рико было обнаружено, что биологические звуки, издаваемые, видимо, глубоководными рыбами, повторялись потом в виде слабого отражения от дна (Griffin, 1950). Протасов и Романенко показали, что белуга издает довольно сильные звуки, посылая которые, она может обнаруживать предметы, находящиеся от нее на расстоянии до 15 м и дальше.

Электрические токи, электромагнитные колебания

В природных водах существуют слабые естественные электрические токи, связанные как с земным магнетизмом, так и с солнечной активностью. Природные телурические токи установлены для Баренцева и Черного морей, но они, видимо, существуют во всех значительных водоемах. Эти токи несомненно имеют большое биологическое значение, хотя роль их в биологических процессах в водоемах еще очень плохо изучена (Миронов, 1948).

Рыбы тонко реагируют на электрические токи. В то же время многие виды могут сами не только производить электрические разряды, но, видимо, и создавать вокруг своего тела электромагнитное поле. Такое поле, в частности, установлено вокруг головной области у миноги — *Petromyzon marinus* (L.).

Рыбы могут посылать и воспринимать своими органами чувств электрические разряды. Производимые рыбами разряды могут быть двух типов: сильные, служащие для нападения или обороны (см. ниже стр. 110), или слабые, имеющие сигнальное

значение. У морской миноги (круглоротые) создающееся около передней части головы напряжение в 200—300 мв служит, по-видимому, для обнаружения (по изменениям в создаваемом поле) приближающихся к голове миноги предметов. Весьма вероятно, что описанные Стенше (Stensio, 1927) у цефаласпид «электрические органы» имели подобную же функцию (Kleeger, Korer а. Sibakin 1956, 1957). Многие электрические угри производят слабые ритмические разряды. Количество разрядов варьировало у шести исследованных видов от 65 до 1 000 в сек. Число разрядов меняется и в зависимости от состояния рыбы. Так, в спокойном состоянии *Mormyrus kannume* Bul. производит один импульс в сек; будучи же беспокоен, он посылает до 30 импульсов в сек. Плавающий гимнарх — *Gymnarchus niloticus* Cuv. — посылает импульсы с частотой 300 импульсов в сек.

Восприятия электромагнитных колебаний у *Mormyrus kannume* Bul. осуществляются при помощи ряда рецепторов, расположенных у основания спинного плавника и иннервируемых головными нервами, отходящими от заднего мозга. У *Mormyridae* импульсы посылает электрический орган, расположенный на хвостовом стебле (Wright, 1958).

Различные виды рыб обладают разной восприимчивостью к воздействию электрического тока (Бодрова и Краюхин, 1959). Из исследованных пресноводных рыб наиболее чувствительной оказалась щука, наименее чувствительными — линь и налим. Слабые токи воспринимаются главным образом рецепторами кожи рыб. Токи более сильного напряжения действуют непосредственно и на нервные центры (Бодрова и Краюхин, 1960).

По характеру реакции рыбы на электроток можно различить три фазы действия.

Первая фаза, когда рыба, попав в поле действия тока, проявляет беспокойство и старается уйти из него; при этом рыба стремится занять такое положение, при котором ось ее тела была бы параллельной направлению тока. То, что рыбы реагируют на электромагнитное поле, подтверждается сейчас путем выработки на него у рыб условных рефлексов (Холодов, 1958). При попадании рыбы в поле действия тока у нее учащается ритм дыхания. У рыб имеется видовая специфика в реакции на электроток. Так американский сомик — *Amiurus nebulosus* Le Sueur — реагирует на ток более сильно, чем золотая рыбка — *Carassius auratus* (L.). Видимо, более остро реагируют на ток рыбы с сильно развитыми рецепторами в коже (Бодрова и Краюхин, 1958). У одного и того же вида рыб более крупные особи раньше реагируют на ток, чем более мелкие.

Вторая фаза действия тока на рыбу выражается в том, что рыба поворачивается головой к аноду и плывет по направлению к нему, очень чутко реагируя на изменения направления тока, даже весьма незначительные. Возможно, с этим свойством

связана ориентировка рыб при миграции в море на телурические токи.

Третья фаза — это гальванонаркоз и последующая гибель рыбы. Механизм этого действия связан с образованием в крови рыбы ацетилхолина, действующего как наркотик. При этом нарушаются дыхание и сердечная деятельность рыбы.

В рыбном хозяйстве электротоки используются при ловле рыбы, путем направления ее движения к орудиям лова или вызывая у рыбы состояние шока. Электротоки используются также в электрозаградителях для недопуска рыбы к турбинам гидроэлектростанций, в ирригационные каналы, для направления рыб к устьям рыбоходов и т. п. (Гюльбадамов, 1958; Нусенбаум, 1958).

Лучи Рентгена и радиоактивность

Лучи Рентгена оказывают резкое отрицательное действие на взрослую рыбу, а также на икру, эмбрионов и личинок. Как показали опыты Г. В. Самохваловой (1935, 1938), проведенные над *Lebistes reticulatus*, доза в 4000 r является летальной для рыбок. Меньшие дозы при воздействии на половую железу *Lebistes reticulatus* вызывают уменьшение помета и дегенерацию железы. Облучение молодых неполовозрелых самцов вызывает у них недоразвитие вторично-половых признаков.

При проникновении в воду рентгеновские лучи быстро утрачивают свою силу. Как показано на рыбах, на глубине 100 м сила действия лучей Рентгена снижается наполовину (Folsom и Harley, 1957; Publ. 551).

Радиоактивные излучения воздействуют сильнее на икру и эмбрионы рыб, чем на взрослые организмы (Головинская и Ромашов, 1960).

Развитие атомной промышленности, а также испытания атомных и водородных бомб привели к значительному возрастанию радиоактивности воздуха и воды и аккумуляции радиоактивных элементов в водных организмах. Основным радиоактивным элементом, имеющим значение в жизни организмов, является стронций ^{90}Sr . Стронций проникает в организм рыбы главным образом через кишечник (преимущественно, через тонкие кишки), а также через жабры и кожу (Данильченко, 1958).

Основная масса стронция (50—65%) концентрируется в костях, значительно меньше — во внутренностях (10—25%) и жабрах (8—25%) и совсем немного — в мышцах (2—8%). Но отлагающийся главным образом в костях стронций вызывает появление в мышцах радиоактивного итрия — ^{90}Y .

Рыбы аккумулируют радиоактивность как непосредственно из морской воды, так и из других организмов, служащих им пищей.

Аккумуляция радиоактивности у молодых рыб идет более быстро, чем у взрослых, что связано с большей интенсивностью обмена веществ у первых.

Более подвижные рыбы (тунцы, Cybiidae и др.) быстрее удаляют из своего организма радиоактивный стронций, чем малоподвижные (например, *Tilapia*), что связано с разной интенсивностью обмена (Boroughs, Chipman, Rice, Publ. 551, 1957). У находящихся в сходной обстановке рыб одного и того же вида, как это показано на примере ушастого окуня — *Lepomis*, количество радиоактивного стронция в костях может различаться более, чем в пять раз (Krumholz, Goldberg, Boroughs, 1957, Publ. 551). При этом радиоактивность рыбы может во много раз превышать радиоактивность той воды, в которой она живет. Так на *Tilapia* было установлено, что при содержании рыб в радиоактивной воде их радиоактивность, по сравнению с водой, через два дня была такая же, а через два месяца в шесть раз больше (Моисеев, 1958).

Накопление Sr^{90} в костях рыб вызывает развитие так называемой Уровской болезни, связанной с нарушением кальциевого обмена. Употребление человеком в пищу радиоактивных рыб противопоказано. Так как период полураспада стронция очень длителен (около 20 лет), а он прочно удерживается в костной ткани, то рыбы долго остаются зараженными. Однако то, что стронций концентрируется, главным образом, в костях, позволяет использовать в пищу рыбное филе, очищенное от костей, после сравнительно недолгого выдерживания, в хранилищах (холодильниках), так как концентрирующийся в мясе итрий обладает коротким периодом полураспада.

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ

В жизни рыб температура воды имеет огромное значение.

Как и другие пойкилотермные, т. е. с непостоянной температурой тела, животные рыбы находятся в большей зависимости от температуры окружающей воды, чем животные гомотермные. При этом основное различие между ними заключается в количественной стороне процесса теплообразования. У холоднокровных животных этот процесс идет значительно медленнее, чем у теплокровных, обладающих постоянной температурой тела. Так, карп, весящий 105 г, выделяет в сутки на один килограмм 10,2 ккал тепла, а скворец, весящий 74 г, — уже 270 ккал.

У большинства рыб температура тела всего на 0,5—1° отличается от температуры окружающей воды, и только у тунцов эта разница может достигать более 10°С.

С изменениями температуры окружающей воды теснейшим образом связано изменение интенсивности обмена веществ у рыб. Во многих случаях изменения температуры выступают как сиг-

нальный фактор, как натуральный раздражитель, определяющий начало того или иного процесса — нереста, миграции и т. д.

С изменениями температуры в значительной степени связан и темп развития рыбы. В пределах определенной амплитуды температур часто наблюдается прямая зависимость скорости развития от изменения температуры.

Рыбы могут жить при самой разнообразной температуре. Наиболее высокую температуру свыше $+52^{\circ}\text{C}$ переносит рыбка из семейства Cyprinodontidae — *Cyprinodon macularius* Baird. et Gir., которая живет в небольших горячих источниках Калифорнии. С другой стороны, карась — *Carassius carassius* (L.) — и далия, или черная рыба, *Dallia pectoralis* Bean. — выдерживают даже обмерзание, правда, при условии, если соки тела остаются незамерзшими. Сайка — *Boreogadus saida* (Lep.) — ведет активный образ жизни при температуре -2° .

Наряду с приспособленностью рыб к определенным температурам (высоким или низким) весьма важное значение для возможности их расселения и жизни в различных условиях имеет и амплитуда колебаний температур, при которых могут жить одни и те же виды. Эта амплитуда температур для разных видов рыб весьма различна. Одни виды выдерживают колебания в несколько десятков градусов (например, карась, линь и др.), другие же приспособлены жить при амплитуде не более $5-7^{\circ}$. Обычно рыбы тропической и субтропической зоны более stenotherмны, чем рыбы умеренных и высоких широт. Морские формы также более stenotherмны, чем пресноводные.

Если общая амплитуда температур, при которых может жить вид рыбы, часто может быть очень велика, то для каждого этапа развития она обычно оказывается значительно меньше.

По-разному реагируют рыбы на колебания температур и в зависимости от их биологического состояния. Так, например, икра лосося может развиваться при температурах от 0 до 12°C , а взрослые особи легко переносят колебания от отрицательных температур и до $18-20^{\circ}\text{C}$, а возможно и выше.

Сазан успешно переносит зиму при амплитуде температур от отрицательных до 20°C и выше, но питаться он может лишь при температурах не ниже $8-10^{\circ}\text{C}$, а размножается, как правило, при температуре не ниже 15°C .

Обычно рыб подразделяют на stenotherмных, т. е. приспособленных к узкой амплитуде колебания температуры и эвритермных — тех, которые могут жить в пределах значительного температурного градиента.

С видовой спецификой связаны у рыб и оптимальные температуры, к которым они приспособлены. У рыб высоких широт выработался такой тип обмена веществ, который позволяет им успешно питаться при весьма низких температурах. Но в то же время у холодноводных рыб (налим, таймень, сиги) при вы-

соких температурах резко снижается активность и падает интенсивность питания. Наоборот, у рыб низких широт интенсивный обмен идет только при высоких температурах.

В пределах оптимальных для данного вида рыбы температур обычно повышение температуры приводит к усилению интенсивности переваривания пищи. Так, у воблы, как видно из приведенного графика (рис. 27), скорость переваривания пищи при

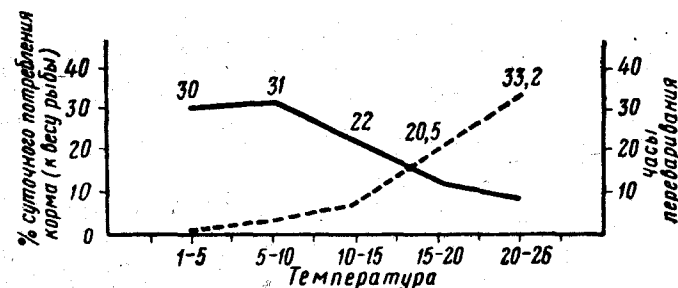


Рис. 27. Суточное потребление (пунктир) и скорость переваривания корма (сплошная линия) воблы *Rutilus rutilus caspicus* Jak. при разных температурах (по Боковой, 1940)

$15-20^{\circ}\text{C}$ в три раза больше, чем при температуре $1-5^{\circ}\text{C}$. В связи с увеличением скорости переваривания возрастает и интенсивность потребления корма.

Меняется при изменении температуры и перевариваемость кормов. Так, у плотвы при 16°C перевариваемость сухого веще-

ства — 73,9%, а при 22°C — 81,8%. Интересно, что в то же время перевариваемость соединений азота у плотвы в пределах этих температур почти не меняется (Карзинкин, 1952); у карпа же, т. е. у более животной, чем плотва, рыбы, с повышением температуры возрастает перевариваемость кормов как общая, так и в отношении соединений азота.

Естественно, что с изменением температуры очень сильно меняется и газообмен рыбы. При этом одновременно часто меняется и минимальная концентрация кислорода, при которой может жить рыба. Так для карпа, при температуре в 1°C минимальная концентрация кислорода составляет $0,8 \text{ мг/л}$, а при 30°C — уже $1,3 \text{ мг/л}$ (рис. 28). Естественно, что количество

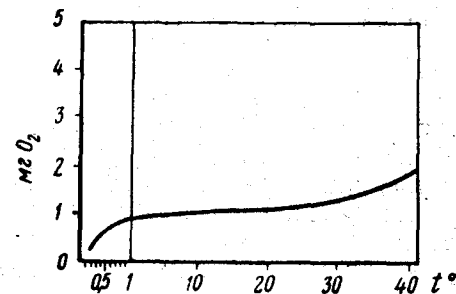


Рис. 28. Изменение летальной для карпа концентрации кислорода с изменением температуры (из Ивлева, 1938)

кислорода, потребляемого рыбой при разных температурах, связано и с состоянием самой рыбы.

Изменение температуры, влияя на изменение интенсивности обмена рыбы, связано и с изменением токсического воздействия различных веществ на ее организм. Так, при 1°C летальная концентрация CO_2 для карпа составляет 120 мг/л , а при 30°C это количество падает до $55\text{--}60 \text{ мг/л}$ (рис. 29).

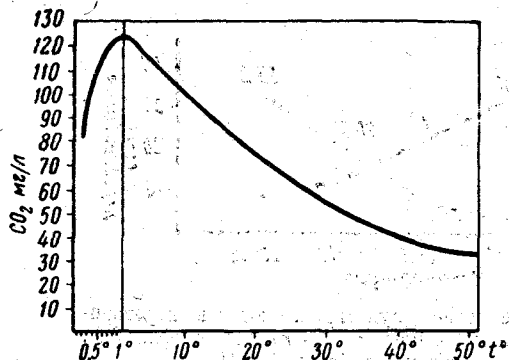


Рис. 29. Изменение летальной для карпа концентрации углекислоты в связи с изменением температуры (из Ивлева, 1938)

ло $-0,2$, $-0,3^{\circ}\text{C}$. Дальнейшее охлаждение, при условии замораживания рыбы в воде, приводит к плавному снижению температуры тела рыбы, замерзанию полостных жидкостей и смерти. Если рыба замерзает вне воды, то обычно промерзание ее связано с предварительным переохлаждением и падением температуры тела на короткое время даже до $-4,8^{\circ}$, после чего наступает замерзание жидкостей тела и некоторое повышение температуры в результате выделения скрытой теплоты замерзания. Если промерзают внутренние органы и жабры, то гибель рыбы неизбежна.

Приспособленность рыб к жизни при определенных, часто весьма узких, амплитудах температур связана с выработкой у них довольно тонкой реакции на температурный градиент.

Минимальный температурный градиент, на который реагируют рыбы

(по Bull, 1936)

<i>Pholis gunnelus</i> (L.)	0,03°
<i>Zoarces viviparus</i> (L.)	0,03°
<i>Myoxocephalus scorpius</i> (L.)	0,05°
<i>Gadus morhua</i> L.	0,05°
<i>Odontogadus merlangus</i> (L.)	0,03°

<i>Pollachius virens</i> (L.)	0,06°
<i>Pleuronectes flesus</i> L.	0,05°
<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	0,06°
<i>Spinachia spinachia</i> (L.)	0,05°
<i>Nerophis lumbriciformes</i> Penn.	0,07°

Поскольку рыба приспособлена к жизни при определенной температуре, естественно, что ее распределение в водоеме обычно связано с распределением температур. С изменениями температуры как сезонными, так и многолетними связаны изменения и в распространении рыб.

О приуроченности отдельных видов рыб к определенным температурам наглядно можно судить по приведенной кривой частоты попадания отдельных видов рыб в связи с распределением температуры (рис. 30). В качестве примера нами взяты представители семейства — *Agonidae* — *Ulcina olriki* (Lütken) и *Stichaeidae* — *Eumesogrammus praecisus* (Kröyer). Как видно из рис. 30, оба эти вида приуро-

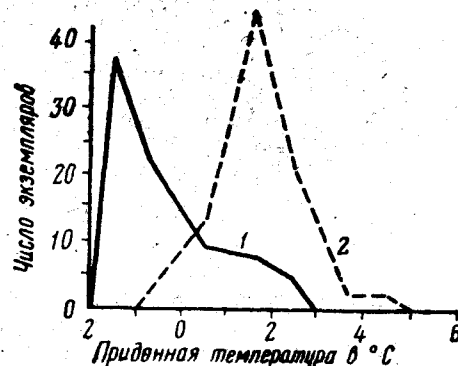


Рис. 30. Распределение: 1 — *Ulcina olriki* (Lütken) (*Agonidae*); 2 — *Eumesogrammus praecisus* (Kröyer) (*Stichaeidae*) в связи с распределением придонных температур (из Андрияшева, 1939)

чены в своем распределении к совершенно определенным различным температурам: *Ulcina* в максимуме встречается при температуре $-1,0\text{--}1,5^{\circ}\text{C}$, а *Eumesogrammus* — при $+1, = 2^{\circ}\text{C}$.

Зная приуроченность рыб к определенной температуре, часто можно при поисках их промысловых концентраций ориентироваться по распределению температур в водоеме.

Многолетние изменения температуры вод (как, например, в Северной Атлантике в связи с динамикой Атлантического течения) сильно влияют на распределение рыб (Helland-Hansen and Nansen, 1909). В годы потеплений в Белом море были случаи поимки таких относительно тепловодных рыб, как скумбрия — *Scomber scombrus* L., а у Канина носа — саргана — *Belone belone* (L.). В Карское море в периоды потеплений проникает треска, а ее промысловые концентрации появляются даже у берегов Гренландии.

Наоборот, в периоды похолоданий арктические виды спускаются в более низкие широты. Например, в Белое море в массовом количестве заходит сайка — *Boreogadus saida* (Lepechin).

Резкие изменения температуры воды иногда вызывают массовую гибель рыб. В качестве примера такого рода можно привести случай с хамелеоноголовом — *Lopholatilus chamaeleonticeps* Goode et Bean (рис. 31). До 1879 г. этот вид не был известен у южных берегов Новой Англии.

В последующие годы, в связи с потеплением, он появился

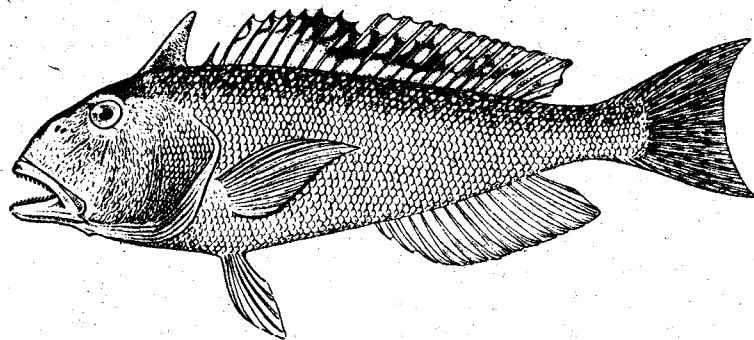


Рис. 31. *Lopholatilus chamaeleonticeps* Goode et Bean (хамелеоноголовые)

здесь в большом количестве и стал объектом промысла. В результате резкого похолодания, наступившего в марте 1882 г., масса особей этого вида погибла. Они покрыли своими трупами поверхность моря на многие мили. После этого случая на долгое время хамелеоноголов совершенно исчез из указанного района и лишь в последние годы вновь появился в довольно значительном количестве.

Гибель холодноводных рыб — форели, белорыбицы — может быть вызвана и повышением температуры, но обычно при этом температура влияет на гибель не непосредственно, а через изменение кислородного режима, нарушая условия дыхания.

Изменения в распространении рыб, обусловленные изменениями температуры, имели место и в предыдущие геологические эпохи. Установлено, например, что в водоемах, расположенных на месте бассейна современного Иртыша, в миоцене встречались рыбы, значительно более тепловодные, чем те, которые населяют бассейн Оби теперь. Так, в состав неогеновой иртышской фауны входили представители родов *Chondrostoma*, *Alburnoides*, *Blicca*, которые сейчас в бассейне Ледовитого океана на территории Сибири не встречаются, а распространены, главным образом, в Понто-Арало-Каспийской провинции и, по-видимому, были вытеснены из бассейна Ледовитого океана в результате изменения климата в сторону похолодания (В. Лебедев, 1959).

И в более позднее время мы находим примеры изменения ареала распространения и численности видов под влиянием

изменений температуры окружающей среды. Так, похолодание, вызванное наступлением ледников в конце третичного и начале четвертичного периодов, привело к тому, что представители семейства лососевых, приуроченные к холодным водам, смогли значительно продвинуться на юг вплоть до бассейна Средиземного моря, включая и реки Малой Азии и Северной Африки. В это время лососи были значительно более обильны и в Черном море, на что указывает большое количество костей этой рыбы в остатках пищи палеолитического человека.

В послеледниковое время колебания климата также приводили к изменениям в составе ихтиофауны. Так, например, во время климатического оптимума около 5 000 лет тому назад, когда климат был несколько теплее, фауна рыб бассейна Белого моря содержала до 40% более тепловодных видов таких, как жерех — *Aspius aspius* (L.), красноперка — *Scardinius erythrophthalmus* (L.) и синец — *Abramis ballerus* (L.) Теперь эти виды в бассейне Белого моря не встречаются; они несомненно были вытеснены отсюда похолоданием, происшедшим еще до начала нашей эры (Никольский, 1943).

Таким образом, связь распространения отдельных видов с температурой весьма велика. Привязанность представителей каждого фаунистического комплекса к определенным термическим условиям обуславливает частое совпадение границ между отдельными зоогеографическими областями в море с определенными изотермами. Так, например, Чукотская умеренно арктическая провинция характеризуется весьма низкими температурами и соответственно преобладанием арктической фауны. Большинство бореальных элементов проникает лишь в восточную часть Чукотского моря вместе со струями теплого течения. Фауна Белого моря, выделенного в особый зоогеографический участок, по своему составу значительно более холодноводна, чем расположенная севернее его фауна южной части Баренцева моря.

Характер распределения, миграций, мест нереста и нагула у одного и того же вида в разных частях области его распространения может быть различным в связи с распределением температуры и других факторов среды. Так, например, у тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* Til. — у берегов Корейского полуострова места размножения располагаются в прибрежной зоне, а в Беринговом море на глубинах; места нагула наоборот (рис. 32).

Адаптивные изменения, имеющие место у рыб при изменениях температуры, связаны и с некоторой морфологической перестройкой. Так, например, у многих рыб адаптивной реакцией на изменение температур, а тем самым и плотности воды, является изменение числа позвонков в хвостовой области (с замкнутыми гемальными дугами), т. е. изменение гидродинамических свойств в связи с приспособлением к движению в воде иной плотности.

Сходные адаптации наблюдаются и у рыб, развивающихся при разных соленостях, что также связано с изменением плотности. При этом следует отметить, что число позвонков меняется при изменении температур (или солености) в период сегмен-

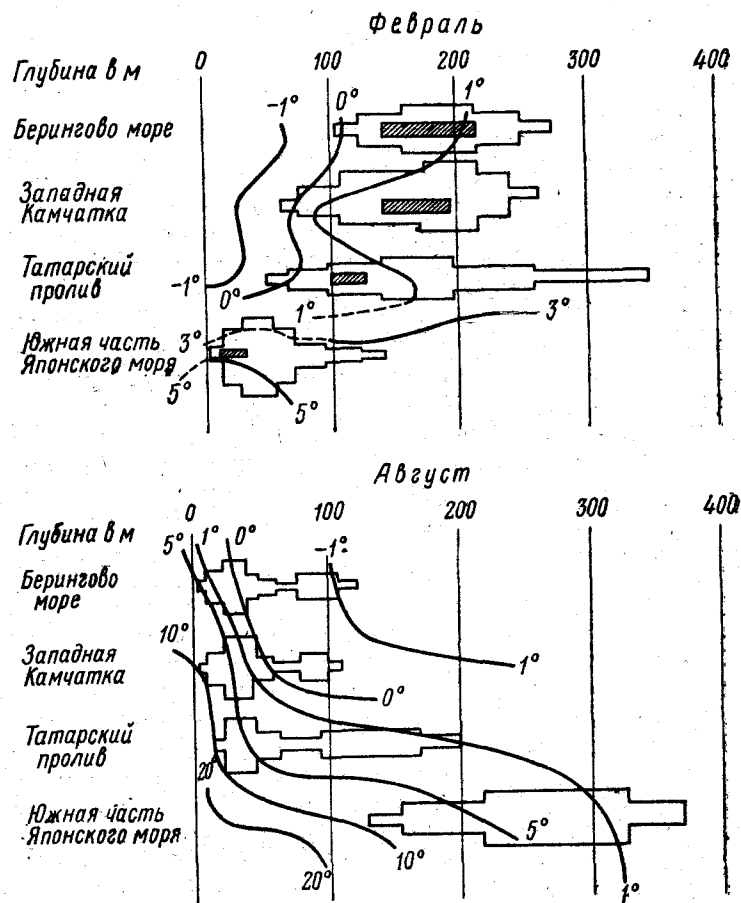


Рис. 32. Распределение тихоокеанской трески *Gadus morhua macrocephalus* TIL в различных участках ее области распространения в связи с распределением температуры; косая штриховка — места размножения (из Моисеева, 1960)

тации тела. Если воздействие такого рода имеет место на более поздних стадиях развития, то изменений в числе метамеров не происходит (Hubbs, 1922; Täping, 1944). Подобное явление наблюдалось для ряда видов рыб (лососи, карповые и др.). Подобного же рода изменения у некоторых видов рыб имеют место

и в числе лучей в непарных плавниках, что также связано с приспособлением к движению в воде различной плотности.

Особо надо остановиться на значении льда в жизни рыб. Формы влияния льда на рыб очень разнообразны. Это непосредственно температурное воздействие, так как при замерзании воды температура повышается, а во время таяния льда — понижается. Но гораздо важнее для рыб иные формы влияния льда. Особенно велико значение ледового покрова как изолятора воды от атмосферы. Во время ледостава почти полностью прекращается влияние ветров на воду, сильно замедляется поступление кислорода из воздуха и т. п. (см. ниже). Изолируя воду от воздуха, лед затрудняет также проникновение в нее света. Наконец, лед оказывает иногда на рыб и механическое воздействие. Известны случаи, когда в прибрежной полосе выносимым на берег льдом раздавливались державшиеся у берега рыбы и икра. Лед играет некоторую роль также в изменении химического состава воды и величины солености. Солевой состав льда отличен от солевого состава морской воды, и при массовом льдообразовании изменяется не только соленость воды, при этом повышающаяся, но и соотношение солей. Таяние льда, наоборот, вызывает понижение солености и изменение солевого состава противоположного характера.

СОЛЕННОСТЬ ВОДЫ

Чрезвычайно важным моментом, обуславливающим возможность приспособления рыб к жизни в воде различной солености, является более или менее полное постоянство внутренней среды. Это постоянство достигается развитием различных осморегуляторных приспособлений, позволяющих регулировать осмотическое давление жидкостей тела. Чем совершеннее осморегуляторные приспособления, тем больше независимость состава и давления внутренних жидкостей организма от внешней среды.

У круглоротых и рыб, за исключением миксин, в отличие от большинства морских беспозвоночных, имеется разница осмотического давления жидкостей тела и окружающей воды. По характеру осмотического давления внутренней среды круглоротые и рыбы разделяются на четыре группы:

- 1) миксины — полостные жидкости изотоничны окружающей воде,
- 2) хрящевые рыбы — внутреннее давление больше, чем давление внешней воды, главным образом, за счет солей мочевины,
- 3) морские костистые рыбы — осмотическое давление меньше, чем давление внешней воды,
- 4) пресноводные костистые рыбы — давление соков тела больше, чем наружной воды, за счет минеральных солей.

Состав веществ, содержащихся во внутренних жидкостях рыб, также различен. У акул, кроме хлористого натрия, состав-

ляющего от 1,42 до 1,77% веса жидкости, значительную роль играет еще и мочевины, которая в крови акул содержится в количестве от 2 до 2,6%, а у скатов — от 1,42 до 2%. У акул и скатов, держащихся в пресной воде, мочевины также содержится в большом количестве в полостных жидкостях, причем осмотическое давление у этих рыб меньше, чем у пресноводных костистых рыб.

Морские костистые рыбы имеют в жидкостях тела меньше солей, чем хрящевые, но поскольку их внутреннее давление меньше, чем наружное, то и этих солей оказывается почти достаточно. При этом роль таких органических соединений, как мочевины у акул, у костистых рыб очень невелика. Органические соединения у морских костистых рыб обуславливают лишь 7—8% осмотического давления. У пресноводных рыб количество органического вещества в крови примерно то же, что и у морских, но содержание минеральных солей снижается.

Круглоротые в отношении солевого состава полостных жидкостей — разнородная группа. Миксина — *Myxine glutinosa* L. — по содержанию мочевины в полостных жидкостях приближается к хрящевым рыбам; у *Polystotrema stouti* (Lock.), наоборот, осмотическое давление, в основном, обусловлено солями.

Большинство рыб приспособлено к жизни в растворах более или менее определенного осмотического давления, и при перенесении их в воду с иным осмотическим давлением довольно скоро гибнут. Так, хрящевые рыбы, у которых выработался механизм, позволяющий накапливать большое количество мочевины, достаточное для поддержания гипертонии полостных жидкостей (по сравнению с морской водой) при перенесении в пресную воду очень быстро понижают осмотическое давление внутренних жидкостей и погибают. У тех немногих видов хрящевых рыб, приспособившихся к жизни в пресной воде, для сохранения высокого осмотического давления в жидкостях тела, выработалась способность к усиленному выделению мочи. При этом из их тела выделяется огромное количество воды. Почки рыб задерживают мочевины; ее основная (до 70%) экскреция у костистых рыб происходит через жабры, а у хрящевых жабры плохо проницаемы для мочевины, в связи с чем она и накапливается в полостных жидкостях этих рыб (Коржуев, 1938).

Количество мочи, выделяемой хрящевыми рыбами
(на 1 кг массы в день)

Морские

<i>Scyllium stellaris</i> (L.)	5,3 см ³
<i>Scyllium canicula</i> (L.)	2—4,0 см ³
<i>Acanthias acanthias</i> (L.)	4,7—12,2 см ³

Пресноводные

<i>Pristis microdon</i> Latham	250,0 см ³
--	-----------------------

Морские костистые рыбы в значительной массе приспособлены к жизни при определенной солености и, будучи перемещены в пресную воду, довольно быстро погибают.

При значительных колебаниях солености осмотическое давление внутренних жидкостей у рыб меняется довольно мало. Так, у трески при изменении температуры замерзания воды от 1,09 до 1,89° Δ крови изменяется всего с 0,73 до 0,76% (т. е. при изменении внешней воды на 74% Δ крови меняется на 4%). У морских костистых рыб, в связи с тем, что их внутренняя среда гипотонична по отношению к внешней, имеется необходимость удержания воды в организме. Следовательно, морские костистые рыбы должны получать из окружающей гипертонической внешней среды воду. Эта необходимость усугубляется еще и тем, что моча костистых рыб по отношению к морской воде либо гипотонична, либо, в лучшем случае, изотонична. Пополнение водой организма морской костистой рыбы происходит через кишечник. Все морские рыбы «пьют» воду, причем, как установлено опытами над *Myoxocephalus*, рыбки заглатывают ежедневно от 50 до 200 см³ воды на 1 кг массы. Прекращение доступа воды в кишечник приводит к сильному исхуданию рыбы и гибели ее на третий-четвертый день. Удаление солей из крови костистых рыб происходит двояким путем: через почки (главным образом, двувалентные ионы) или через жабры (одновалентные ионы). Некоторая часть солей удаляется и через кишечник. Пресноводные рыбы имеют, как отмечалось выше, гипертоническую, по сравнению с внешней средой, внутреннюю жидкость. Быстрое перенесение пресноводных рыб в морскую воду также вызывает их гибель. Однако, если приучение к морской воде производить постепенно, то рыба может выжить; к концу опыта наступает полная изотония между внешней и внутренней средой. В отличие от морских форм у пресноводных костистых рыб основная осморегуляторная функция организма сводится не к удержанию, а к удалению избыточного количества воды, поступающего осмотическим путем. Поэтому пресноводные костистые рыбы так же, как и хрящевые, как правило, выделяют мочи значительно больше по сравнению с морскими видами.

У проходных рыб, перемещающихся для икротметания из рек в моря и обратно, осмотическое давление претерпевает изменения, правда, незначительные. При переходе из морской воды в пресную у этих рыб происходит почти полное прекращение поступления воды в организм через кишечник в результате дегенерации его слизистых оболочек (см. ниже, главу о миграциях).

Как установлено опытами с неркой (Закс и Соколова, 1961), у проходных рыб основную роль в механизме, обеспечивающем приспособление к изменениям осмотического давления при пере-

ходе из морской воды в пресную и обратно, играет аппарат жабр (клетки Кейс — Вильмера); почки имеют подчиненное значение. Этот механизм при переходе из пресной воды в морскую позволяет избавляться от излишнего натрия, а при переходе из морской воды в пресную происходит перестройка осморегуляторного аппарата, которая обеспечивает накопление натрия в полостных жидкостях в пресноводный период жизни. Регуляция перестройки осморегуляторного аппарата осуществляется гормональным путем, за счет гипофизо-тиреоидного комплекса.

У речной миноги — *Lampetra fluviatilis* (L.) — во время миграции из морской воды в пресную, из-за большого поступления воды в организм через кожу, резко возрастает выделение мочи, количество которой достигает в сутки до 45% от массы тела миноги (Brown, 1957).

СОЛЕВОЙ СОСТАВ ВОДЫ

Общее количество растворенных в воде солей оказывает влияние на рыб, главным образом, через изменение осмотического давления и плотности воды. Но большое значение в жизни рыб имеет и непосредственно солевой состав воды.

Рыб, выдерживающих значительное колебание солености, принято называть эвригалинными, а тех, которые не могут переносить сильных изменений в количестве растворенных в воде солей — стеногалинными. К первой группе относятся многие бычки, как, например, *Pomatoschistus caucasicus* (Kawg.), выдерживающий колебания солености от десятых долей до 60‰; каспийская игла — *Syngnathus nigrolineatus caspius* Eichw. — живет в воде соленостью от 0,27‰ до 38‰ и выше. Примерами стеногалинных форм могут служить многие окунеобразные, обитающие среди коралловых рифов, а также, по-видимому, и морские глубоководные рыбы. Из пресноводных видов не переносят осолонения воды некоторые карповые. Если рыбы могут жить при соленостях до 70‰ и выше, то это, естественно, оказывается возможным далеко не при любом составе солей.

Растворенные в воде соли сравнительно легко проникают внутрь тела рыбы, главным образом, через жабры. В 1909 г. Пюттер высказал предположение, что водные организмы могут существовать, питаясь не только путем заглатывания оформленных кусков пищи, но также за счет усвоения растворенных в воде солей и органических веществ, проникающих внутрь тела через его стенки. Иначе говоря, по Пюттеру, питание водных животных может происходить так же, как у гетеротрофных растений и эндопаразитов, живущих все время в окружении растворенной пищи. Свою теорию Пюттер распространил и на рыб,

считая, что и у них всасывание питательных веществ из воды происходит через жабры и кишечный тракт.

Последующие работы, в частности работы Крога, показали, что теория Пюттера, во всяком случае в том объеме, как предполагал ее автор, едва ли соответствует действительности. Крог доказывает, что у рыб поглощение питательных веществ может идти только через кишечный тракт и что, кроме того, органические вещества, растворенные в водоемах земного шара, представляют собою соединения, недоступные для использования рыбами.

Однако в дальнейшем было установлено, что наличие в воде определенных минеральных солей обеспечивает более быстрый рост рыб. В своих опытах Г. С. Карзинкин и И. А. Шеханова (1957), применяя радиоактивный фосфор P_{32} , обнаружили проникновение его солей в организм рыбы не только через ротовую полость, но и через жабры и кожные покровы. Так, у чешуйчатого карпа жабрами и ротовой полостью этих солей всасывается 93%, а поверхностью тела — 6,3%; у зеркального карпа жабрами и ротовой полостью — 87,9%, а поверхностью тела 12,1%. Очевидно, меньшая покрытость тела чешуей у зеркального карпа облегчает всасывание поверхностью тела.

Эти же авторы показали, что при повышении концентрации солей фосфора в воде до 10 мг/л происходит значительное ускорение роста молоди осетра — *Acipenser guldenstädtii* Brandt. Однако при дальнейшем повышении концентрации фосфора в воде ускорения роста этой молоди уже не наблюдалось (рис. 33).

Естественно, что многие соли, растворенные в воде, оказывают на рыб, в основном, косвенное влияние, воздействуя на

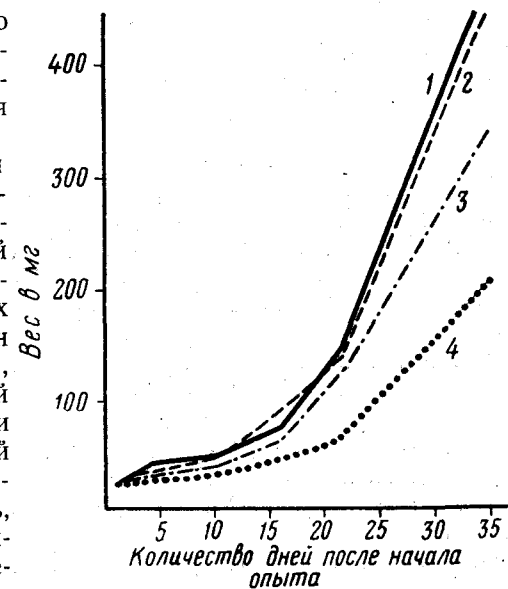


Рис. 33. Весовой рост молоди осетра в зависимости от концентрации фосфора в воде. Концентрация фосфора:

1 — 20 мг/л; 2 — 10 мг/л; 3 — 2 мг/л; 4 — контроль, 0,005 мг/л (из Карзинкина и Шехановой, 1957)

кормовые организмы или их пищу. Органические вещества, выносимые реками, обеспечивают в предустьевых районах, особенно в период паводка, богатое развитие различных организмов, служащих пищей рыбам. Так, например, в период дождей перед устьями Ганга, когда из этой реки в Бенгальский залив выносится огромное количество биогенных солей, здесь развивается богатейший фитопланктон, в массе привлекающий ракообразных, которые, в свою очередь, служат пищей рыбе люме — *Harpodon nehereus* Buch. В связи с этим в период дождей в предустьевых районах Ганга появляются массовые скопления этой рыбы, являющейся важным объектом промысла (Ноба, 1934а).

Это явление нашло свое отражение в индийском эпосе «Махабхарата» и «Рамаяна», где излагается легенда в иносказательной форме, показывающая роль биостока в продуктивности водоемов.

Соли, выносимые реками, играют огромную роль в продуктивности морей, именно этим в значительной степени определяется высокая кормность, в частности, наших южных морей. Зарегулирование стока рек путем строительства на них плотин приводит к значительной аккумуляции минеральных солей в водохранилищах и в связи с этим к резкому снижению величины их стока в моря. Так, например, биомасса фитопланктона в Азовском море, после строительства Цимлянского гидроузла, понизилась в 2—3 раза, а биомасса зоопланктона уменьшилась с 600 мг/м^3 до $24\text{—}50 \text{ мг/м}^3$. Естественно, что это резко отрицательно сказалось на условиях питания рыб, а тем самым, и на величине их стада (Карпевич, 1958).

В открытых морях усиленный вынос биогенных солей из грунтов происходит в областях интенсивной вертикальной циркуляции вод, в частности, в области так называемых «полярных фронтов», т. е. в местах стыка холодных и теплых вод. В этих областях обычно развивается богатый планктон и бентос и, естественно, располагаются места нагула рыб (Зенкевич, 1957).

Приливно-отливные течения так же, как и вертикальная циркуляция, способствуют перемешиванию донных отложений, вызывая таким образом лучшее усвоение их минеральных солей организмами, а тем самым повышение продуктивности водоема. Так, в горле одной из бухт залива Фунди, где амплитуда приливо-отливных течений очень велика (четыре раза в сутки приносится масса воды около двух миллиардов тонн), наблюдается богатейшее развитие планктона и совершенно исключительные уловы рыбы. Таким образом, в районах постоянного взмучивания донных отложений, способствующего вымыванию солей из грунта, обычно развивается богатый планктон и бентос, и скапливается много рыбы. Большое значение в жизни рыб имеют фосфорные и азотные соли, ибо

наличие этих соединений особенно благоприятствует развитию органической жизни в воде (рис. 34). Как показал В. Г. Богоров, имеется прямая связь в распределении в Тихом океане фосфатов, планктона и уловов пелагических рыб. Отмечается, что количество молоди некоторых морских промысловых рыб находится в тесной зависимости от количества

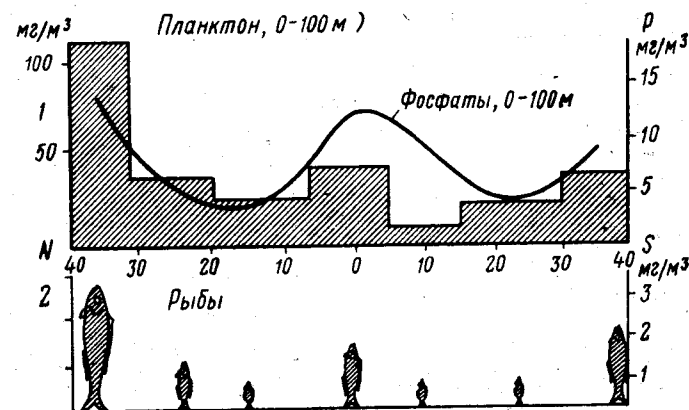


Рис. 34. Связь в распределении в Тихом океане фосфатов, планктона и уловов пелагических рыб (по Богорову)

в воде фосфатов, способствующих богатому развитию планктона. В местах массового гнездовья птиц огромное количество падающего в воду помета служит прекрасным удобрением и благоприятствует развитию кормовых для рыб организмов (см. ниже стр. 144).

В условиях прудового хозяйства очень часто применяются удобрения различными минеральными солями (в том числе и фосфатами), содействующими значительному повышению рыбной продуктивности.

Основная цель удобрений — создание благоприятных солевых условий для развития кормовых для рыб организмов или для пищи кормовых организмов (например, фитопланктона), но, несомненно, как видно из вышеизложенного, минеральные соли в некотором количестве и непосредственно усваиваются рыбами.

Большое значение для рыб имеют растворенные в воде соли некоторых металлов, в частности, железа. Как показали опыты Минкиной (1949), концентрация железа в $0,2 \text{ мг/л}$ вызывает резкое снижение газообмена у рыб и замедление их роста; наоборот, концентрации до $0,1 \text{ мг/л}$ стимулируют рост рыб. Увеличение концентрации железа в воде приводит к некоторому снижению интенсивности потребления рыбами кислорода.

Наличие в воде солей железа в определенной концентрации необходимо для обеспечения нормального развития икры рыб. Так, по данным Чепраковой (1960), при концентрации в воде солей железа (FeCl_3) 10,3 мг/л вся икра окуня погибла. При концентрации солей железа 3,94 мг/л и 1,92 мг/л выклев из икры начался раньше, чем в контроле. Но при концентрации солей 3,94 мг/л имела место частичная гибель эмбрионов при выклеве. При добавлении к воде солей железа у эмбрионов раньше появляется окрашенная кровь.

Соединения различных металлов, особенно тяжелых, при определенных концентрациях могут вызывать гибель рыб. Так, одна часть свинца, разведенная на 3 млн. частей воды, уже вызывает гибель рыбы (Carpenter, 1930). Железо и алюминий при высоких концентрациях также вызывают гибель рыбы (Минкина, 1946). Доза соединений железа свыше 0,2 мг/л уже иногда приводит к гибели рыбы. Соединения алюминия могут быть смертельными для рыб в концентрациях свыше 0,5 мг/л.

Естественно, что воздействие солей металлов на рыб меняется при изменении температуры воды. Чем выше (до определенных пределов) температура, тем интенсивнее обмен веществ у рыбы и тем более сильное воздействие на организм оказывают

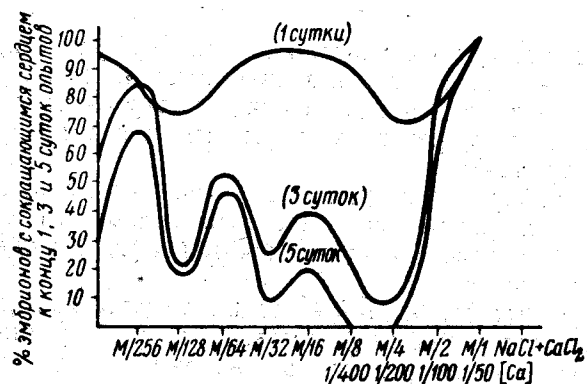


Рис. 35. Изменение выживаемости эмбрионов *Fundulus heteroclitus* (L.) в растворах KCl при увеличении концентрации $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$ (из Скадовского, 1955)

растворенные в воде соли. Большое значение при этом имеет взаимодействие в растворе ионов. Как показал еще Ж. Леб (1926), ядовитое действие на эмбрион рыбы изосмотического раствора NaCl [опыты на *Fundulus heteroclitus* (L.)] снимается прибавлением незначительного количества ряда двухвалентных

ионов — Ba, Sr, Ca, Mg и др. (рис. 35). На более поздних стадиях развития уже выявляется известная специфичность, и снятие ядовитости натрия может быть достигнуто только прибавлением иона Ca.

Изменение выживаемости эмбрионов — *Fundulus heteroclitus* (L.) — в зависимости от изменения соотношения ионов Na и Ca показано на рис. 35.

Необходимо отметить, что катионы оказывают на рыб значительно большее влияние, чем анионы.

Токсическое действие соединений металлов сводится, в первую очередь, к свертыванию слизистых выделений жабр и протоплазмы живых клеток, что приводит к нарушению газообмена. Жабры при отравлении железом покрываются плотным бурым налетом, затрудняющим дыхание.

Весьма важное значение для рыб, особенно за последнее время, приобретают растворимые в воде вещества, не входящие нормально в состав морской и пресной воды, а попадающие в нее в результате различных форм деятельности человека — лесосплава, спуска сточных вод предприятий, загрязнения воды нефтью, разработки различных горных пород и т. п. Список различных веществ, попадающих в воду в результате деятельности человека и оказывающих влияние на водную фауну, в том числе и на рыб, очень велик (Beak, 1958). Эллис (Ellis, 1937) указывает до ста названий подобного рода веществ.

Влияние на рыбу попадающих в воду кислот очень велико, но исследование их токсического действия затруднено тем, что кислота неодинаково влияет на рыбу в зависимости от жесткости воды и концентрации водородных ионов. Так, например, серная кислота при концентрации 1 : 7450 в мягкой воде вызывает гибель золотой рыбки через 6—9 ч; в жесткой же воде рыба может жить в течение многих дней. Винная кислота при концентрации 1 : 1 000 в мягкой воде убивает золотую рыбку через 20—25 мин, а в жесткой воде при той же концентрации кислоты рыбка выживает 3 ч 20 мин. Это, по-видимому, объясняется тем, что и углекислые соли кальция и отчасти магния, обуславливающие жесткость воды, «забуферивают» ее, т. е. уменьшают сдвиг активной реакции при небольшом подкислении (равно как и при подщелачивании) воды. В мягкой же, почти не «забуференной» воде уже ничтожное количество кислоты (как и щелочи) вызывает сильнейший сдвиг активной реакции до границ, смертельных для рыб и других водных животных. В большинстве случаев кислота вредна не сама по себе (т. е. как носитель определенного катиона), а именно через изменение активной реакции воды.

Кислоты по силе токсического действия, на основании опытов над золотой рыбкой, могут быть распределены в следующий

ряд (цифры показывают количество вещества в мг/л, при котором наступает гибель рыбы):

Дубильная	10	Азотная, щавелевая бензойная	200
Хромовая	100	Уксусная	348
Серная	130	Молочная и лимонная	625
Соляная	159		

Механизм действия различных кислот на рыбу неодинаков. Некоторые кислоты как, например, уксусная, обжигая жабры, приводят к нарушению дыхания и тем самым вызывают гибель рыбы; другие влияют через посредство кишечного тракта, проникая через стенки кишечника в соки тела рыбы и нарушая нормальный ход обмена веществ. Обычно же токсическое воздействие кислот на организм рыбы бывает комбинированным, когда поражаются не только жабры, или действие осуществляется не только через кишечный тракт, а имеют место одновременно оба пути.

Влияние сточных вод заводов, производящих серную кислоту, сказывается на икре и личинках окуня при pH ниже 6,5, а на молоди карпа при pH ниже 5,0. При этом на рыбу оказывает влияние не только ион H, но и ион SO₄. Особенно сильно сказывается влияние аниона SO₄ на развивающейся икре, нарушая нормальный ход обмена (Н. Мосевич, Драгулин, Кушнарева и М. Мосевич, 1952).

Влияние других попадающих в воду растворимых соединений как органических, так и неорганических, также довольно разнообразно. Правда, в большинстве случаев они, в первую очередь, воздействуют на ход газообмена. Поэтому, чем медленнее идет у рыбы процесс газообмена, тем медленнее сказываются токсические свойства того или иного растворенного в воде вещества. С понижением температуры, вызывающим замедление газообмена, действие токсических веществ, как правило, понижается. Другие вещества, как, например, фенолы, вызывают у рыб паралич нервно-мускульного аппарата и гемолиз крови. Амиловый спирт нарушает координацию движений у рыбы и также вызывает полупараличное состояние.

Влияние растворенных в воде веществ сказывается, естественно, не только на взрослых рыбах, но и на икре. Так, например, сточные воды бумажного производства, содержащие сернистокислый натрий, меркаптаны и другие вещества, вызывают в незначительных концентрациях нарушение нормального хода дробления икры и развития эмбрионов, а при более высоких концентрациях и довольно быструю гибель их. Интересно, что на разных стадиях развития эмбрионы рыб неодинаково чувствительны к воздействию различных веществ.

Как показали опыты, воздействие динитрофенолом на ранние стадии развития рыбы вызывает значительно большую гибель и большее количество уродов, чем воздействие на зародышей в стадии появления глазных пузырей.

Токсическое действие различных растворенных в воде веществ меняется и в течение года. Наибольшая восприимчивость к действию различных ядов приходится на время усиленного питания рыб и обычно совпадает с наиболее теплым временем года; очень возможно, что это связано с увеличением скорости взаимодействия ядов и белков протоплазмы при высоких температурах. Хотя формы влияния различных веществ, содержащихся в сточных водах, весьма разнообразны, основная форма их отрицательного действия заключается в том, что они, окисляясь в воде, резко ухудшают кислородный режим водоема. При этом в воде, особенно зимой, подолдом, возникает дефицит кислорода, приводящий к замору рыбы и других водных животных.

При определении допустимых норм сброса сточных вод в водоемы необходимо учитывать все выше перечисленные моменты, а не только величину смертельных концентраций. Особое внимание должно быть обращено на учет длительного влияния малых доз ядовитых веществ как на самую рыбу, так и на ее репродуктивную способность — на качество получаемого от нее потомства.

В целях защиты рыб от влияния сточных вод на заводах устраиваются специальные отстойники или другие очистные сооружения. Во многих случаях вода, поступающая на заводы, используется не один раз, а совершает несколько циклов.

При правильной организации хозяйства и в условиях индустриализации может и должна быть обеспечена защита водоемов от загрязнения сточными водами и сохранение их как рыбохозяйственных угодий.

РАСТВОРЕННЫЕ В ВОДЕ ГАЗЫ

Рыбы, как и все другие животные, не могут существовать без поступления в организм через кровь кислорода, который обеспечивает обмен веществ, а тем самым жизнь организма. Естественно поэтому, что прекращение поступления в кровь кислорода в более или менее короткий промежуток времени приводит к гибели рыбы.

Большинство видов рыб приспособлено дышать за счет кислорода, растворенного в воде, и лишено возможности усваивать кислород из атмосферы. У рыбы, вытасненной из воды, как это показано опытами с колючей акулой — *Acanthias acanthias* (L.) — и треской — *Gadus morhua* L., происходит, очень быстрое увеличение содержания молочной кислоты как в крови,

так и в мышцах. Так, если у трески до опыта количество молочной кислоты в мышцах было от 5 до 45 мг%, то после четырехминутного пребывания на воздухе оно увеличивалось до 60—120 мг%. При обратном погружении в воду количество молочной кислоты и в мышцах, и в крови постепенно снижалось, но очень медленно. Так, в мышцах, трески через тридцать минут

после погружения в воду оно упало у разных особей до 25—65 мг% (Levestad, Andersen, Scholander, 1957).

Лишь немногие виды, живущие в водоемах, где по тем или иным причинам часто возникает дефицит кислорода, приспособились к дыханию атмосферным воздухом.

Нормальное дыхание у рыб осуществляется путем поступления воды через рот и выпускания обратно через жаберные щели (рис. 36). Но у рыбообразных и некоторых рыб эта схема несколько изменяется; так, у миксин вода в жаберные мешки поступает не через ротовое отверстие, а через непарную ноздрю, соединенную с полостью глотки. Это изменение вызвано приспособлением к полупаразитическому образу жизни, при котором рот миксины часто бывает занят при вгрызании в стенку тела своей жертвы, в силу чего дыхание в это время должно было бы нарушиться. С полупаразитическим образом жизни связана также и другая особенность в строении дыхательного аппарата миксины. У нее отверстия жаберных мешков открываются в общий канал, который, в свою очередь, одним отверстием выходит далеко позади головы. При таком строении миксина может

глубоко погружать голову в тело своей жертвы, не нарушая в то же время нормального дыхания. У миног, которые также иногда ведут полупаразитический образ жизни, но в отличие от миксин не имеют ноздри, соединенной с полостью глотки, дыхание происходит путем всасывания и удаления воды через жаберные отверстия.

У скатов в то время, когда они лежат на дне, и рот их обращен к грунту, поступление воды к жабрам осуществляется через брызгальца. У рыб, голова и тело которых покрыты плотным панцирем, а жаберные отверстия малы, и крышки неподвижны, смена воды у жабр осуществляется при помощи токов воды, создаваемых постоянным движением грудных плавников. Так дышат многие кузовки, луна-рыба и некоторые другие.

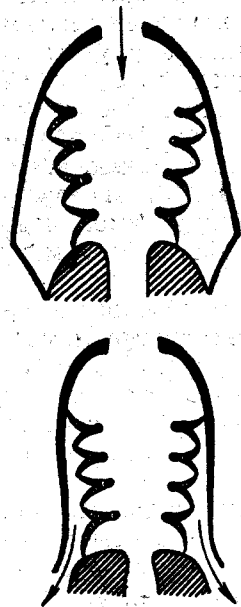


Рис. 36. Схема дыхания взрослой рыбы. Вверху — вдох; внизу — выдох (из Воскобойникова, 1928)

В пресных водах юго-восточной Азии водится рыбка из подотряда карповидных — *Gyrinocheilus*, у которой рот часто выполняет функцию присоски. При этом, естественно, вода не может нормально поступать к жабрам. Для обеспечения нормального дыхания жаберные отверстия у этой рыбки как бы разделены на две части, так что с каждой стороны головы имеется по два жаберных отверстия — верхнее и нижнее (рис. 37). При закрытом рте вода поступает к жабрам через верхнее отверстие и выводится через нижнее (Нора, 1933).

У многих рыб в качестве дополнительного органа дыхания функционирует также кожа, причем роль кожи, как органа выделения CO_2 , у рыб особенно велика. Так, у выюна через кожу выделяется до 92% всего количества CO_2 . Нормально же у выюна 63% кислорода потребляется через кожу и 37% — через жабры. В случае, если жабры выключаются (путем перевязки зева и жабр), процент потребления кислорода через кожу возрастает до 85%. Остальная часть потребляется через кишечник.

Весьма сильно меняются органы дыхания и в процессе индивидуального развития рыбы, что связано и с соответствующими изменениями в ее образе жизни. У очень многих личинок и эмбрионов рыб, до того как у них не разовьются дефинитивные жабры в качестве органа усвоения кислорода из воды, действуют кровеносные сосуды на желточном мешке и в плавниковой складке. Чем в более благоприятных условиях дыхания протекает развитие эмбриона и личинки того или иного вида, тем менее сильно развита у них кровеносная дыхательная система.

По мере рассасывания желточного мешка и сокращения его дыхательной кровеносной сети соответственно увеличивается кровеносная сеть в плавниковых складках. Даже у близких видов, у которых развитие идет при разных условиях дыхания, имеются существенные различия в степени развития личиночных органов дыхания. Так, например, как видно на рис. 38, у горбуши — *Oncorhynchus gorbusha* Walb., у которой обычно развитие икры и эмбрионов происходит при более богатом насыщении воды кислородом, чем у кеты — *Oncorhynchus keta* Walb., кровеносная система на желточном мешке и в плавниковой складке развита слабее (Никольский и Соин, 1954).

У некоторых личинок (двоякодышащие, многопер, гимнарх и др.) до того, как у них разовьются дефинитивные органы дыхания, функционируют особые личиночные жабры (рис. 39).

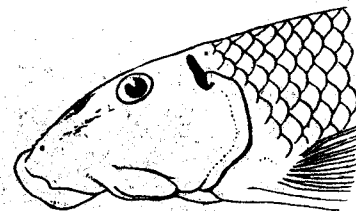


Рис. 37. Голова *Gyrinocheilus* (из Нора, 1933).

У многих личинок рыб в качестве личиночного органа дыхания действует ложная жабра, или псевдобранхия.

Различные виды рыб приспособлены к жизни при различном количестве растворенного в воде кислорода. Лососевые могут жить при содержании 7—8 см³ кислорода на литр воды, а многие карповые легко переносят снижение этого количества до 3 см³ на литр.

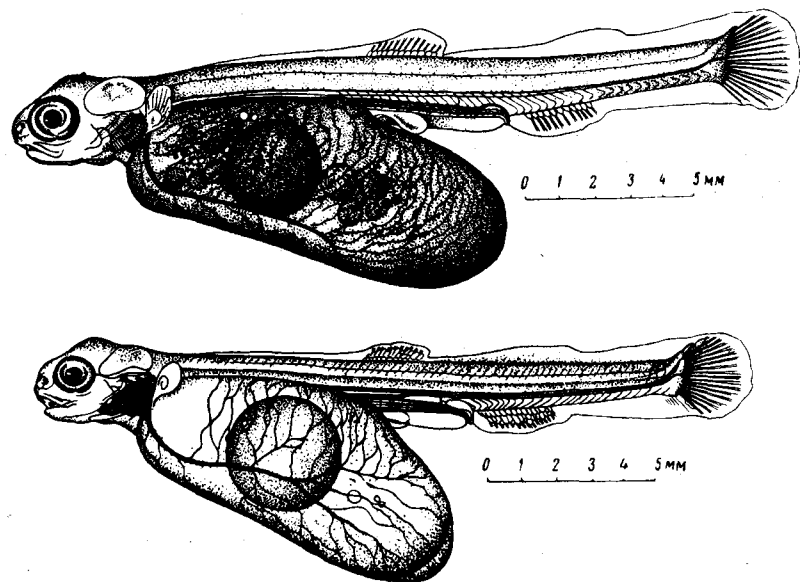


Рис. 38. Свободный эмбрион кеты (вверху) и свободный эмбрион горбуши (внизу) (из Никольского, 1954)

По количеству кислорода, необходимого для нормального дыхания рыбам, их в известной степени условно обычно разделяют на четыре группы (Wunder, 1936):

1. Рыбы, требующие очень большого количества кислорода; нормальные условия для них 7—11 см³ на литр, и при 5 см³ на литр некоторые виды уже чувствуют себя плохо. Сюда относятся кумжа — *Salmo trutta* L., голянь — *Phoxinus phoxinus* (L.), голец — *Nemachilus barbatulus* (L.), подкаменщик — *Cottus gobio* (L.) и многие другие виды — обитатели, главным образом, холодных быстрых рек.

2. Рыбы, требующие большого количества кислорода, но хорошо живущие и при 5—7 см³. К этой группе относятся хариус — *Thymallus thymallus* (L.), голавль — *Leuciscus cephalus* (L.), подуст — *Chondrostoma nasus* (L.), пескарь — *Gobio gobio* (L.), налим — *Lota lota* (L.) и др.

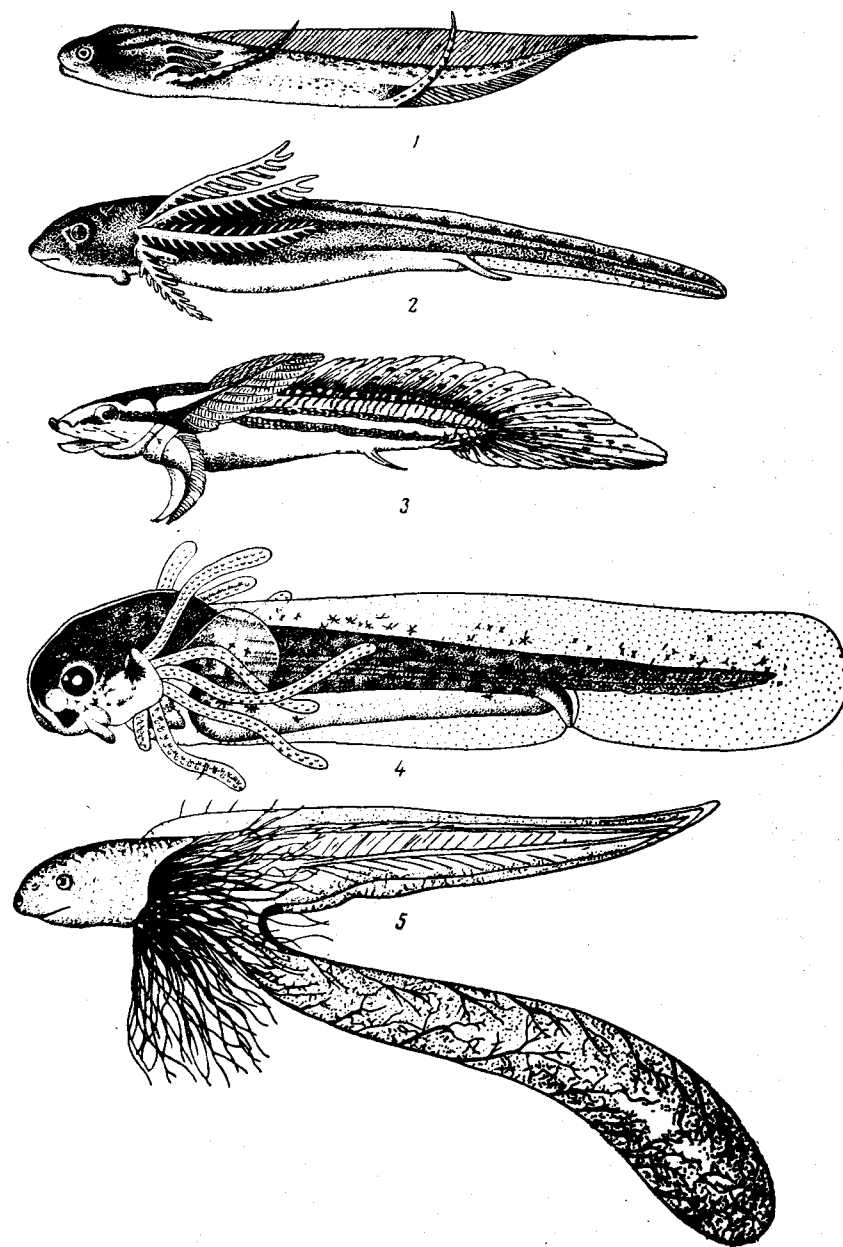


Рис. 39. Личиночные жабры у различных рыб (масштаб не соблюден): 1 — африканский чешуйчатник *Protopterus*; 2 — американский чешуйчатник *Lepidosiren paradoxo* Fitz.; 3 — многопер *Polypterus* sp.; 4 — вьюн *Misgurnus fossilis* (L.); 5 — гимнарх *Gymnarchus niloticus* Cuv.

3. Рыбы, требующие сравнительно небольшого количества кислорода и могущие свободно жить даже при 4 см³ на литр, как, например, плотва — *Rutilus rutilus* (L.), окунь — *Perca fluviatilis* L., ерш — *Acerina cernua* (L.) и др.

4. Рыбы, выдерживающие очень слабое насыщение воды кислородом и живущие даже, когда в воде остается всего 1/2 см³ на литр. Таковы сазан, линь, караси и др.

Приспособленность к жизни при высоком насыщении воды кислородом не всегда связана с интенсивным его потреблением; некоторые рыбы, живущие в условиях высокого насыщения воды кислородом, выработали у себя такой тип дыхания, при котором к жабрам может поступать небольшое количество воды. Это наблюдается у представителей семейства *Homalopteridae* (Нога, 1933) и, видимо, некоторых подкаменщиков.

Вышеприведенное деление применимо, главным образом, к пресноводным рыбам, так как морские подвержены очень слабым колебаниям содержания кислорода. Морская вода обычно бывает или полностью насыщена, или часто даже перенасыщена кислородом. В море дефицит кислорода может наблюдаться только изредка, главным образом, в отшнуровавшихся заливах и бухтах или ночью в местах массового развития планктонных водорослей. Дефицит кислорода может иметь место и в глубоких ямах как, например, в глубинных слоях Черного моря или в некоторых глубоководных участках Каспия. Это явление связано с наличием более соленых вод на глубинах и отсутствием в связи с этим их вертикальной циркуляции. В Азовском море иногда дефицит кислорода в придонных слоях может иметь место летом в периоды штилей, когда также прекращается вертикальная циркуляция воды, а процесс распада органического вещества приводит к исчезновению кислорода из придонных вод, что вызывает гибель донной фауны, в том числе и донных рыб — например, бычков.

Количество потребляемого рыбой кислорода не остается постоянным. Оно меняется с возрастом в связи с изменением активности рыбы и тех условий, в которых она находится. У рыб, приспособленных жить в условиях, когда периодически наступает дефицит кислорода, в эти периоды снижается активность, падает интенсивность обмена и уменьшается количество кислорода, потребляемого для дыхания.

Однако так же, как в отношении минимального количества кислорода, растворенного в воде, при котором может жить рыба, так и в отношении количества потребляемого рыбой для дыхания кислорода, имеется четкая видовая специфичность. Оксифильные рыбы, как видно из таблицы 2, потребляют больше кислорода, чем рыбы, могущие жить при малом количестве кислорода в воде. Как было показано выше (см. стр. 65), интенсивность потребления рыбой кислорода теснейшим образом

Таблица 2
Количество кислорода, потребляемого рыбой на 1 г
живого веса в час при температуре 18–20°
(по Винбергу, 1956)

Вид рыбы	Количество O ₂ в мг/л
Ладожский сиг	0,396
Обыкновенный подкаменщик	0,355
Уклея	0,282
Обыкновенный пескарь	0,281
Атлантический лосось трехлетний	0,257
Атлантический лосось четырехлетний	0,229
Стерлядь	0,204
Налим речной	0,173
Обыкновенный карась	0,133
Вьюн	0,123

связана и с температурой воды. При низких температурах потребность в кислороде меньше, чем при высоких. У рыб, живущих в холодной воде, богато насыщенной кислородом, органы дыхания как у личинок, так и у взрослых рыб развиты слабее, чем у рыб живущих при недостатке кислорода и высоких температурах. Так, например, у пелагических личинок рыб, живущих в толще воды, богато насыщенной кислородом, форменные элементы крови появляются значительно позднее, чем у личинок, развивающихся на дне в менее благоприятных условиях для дыхания.

Особый интерес в этом отношении представляют антарктические рыбы семейства *Chaenichthyidae*, которые живут обычно при низких температурах, близких к температуре замерзания морской воды и при высоком насыщении воды кислородом. Это главным образом пелагические рыбы (известно 17 видов принадлежащих к 10 родам). Максимальная длина этих рыб до 67 см.

У всех исследованных рыб этого семейства оказалось, что кровь лишена гемоглобина и почти прозрачна, в ней отсутствуют эритроциты, количество других форменных элементов также много меньше, чем у других рыб. Кровь этих рыб содержит очень немного железа (около 1% по сравнению с 20% и более у других групп рыб), в их крови очень мало растворено кислорода.

Интересно, что у близкого семейства антарктических рыб *Nototheriidae*, представители которого ведут более придонный

образ жизни, также наблюдается пониженное количество эритроцитов (0,38—0,80 млн. в 1 мм³ против 1—2 млн. в 1 мм³ у других рыб) и низкое содержание гемоглобина (3,5—4,0 г в 100 см³ при 7,0—12 г в 100 см³ у других рыб) (Андряшев, 1963).

Как известно, целый ряд водоемов в зимнее, а иногда и в летнее время, в результате гнилостных процессов совершенно теряет кислород, растворенный в воде. В зимнее время заморы бывают особенно сильны, так как наличие ледового покрова затрудняет поступление кислорода из атмосферного воздуха. При этом рыбы стремятся, если есть возможность, уйти из заморного водоема, входят во впадающие в озеро реки, скопляются у устьев рек и поднимаются к прорубям. Заморы, наступающие в озерах и прудовых хозяйствах, вызывая массовую гибель рыб, иногда наносят весьма серьезный ущерб рыбной промышленности. Для борьбы с зимними заморами обычно делают проруби с целью допуска атмосферного воздуха к воде. Однако эта мера оказывается часто неэффективной. В тех случаях, когда можно увеличить проточность озера или пруда, необходимо это сделать. Такая мера обычно приводит к прекращению или, в худшем случае, к ослаблению замора.

Широко применяются сейчас также для борьбы с заморами, особенно в прудовых хозяйствах, различные методы аэрации воды, главным образом, путем закачки воздуха под лед при помощи разного рода насосов.

В наиболее сильной степени заморы наблюдаются у нас в Союзе на реке Оби. Они захватывают в зимнее время огромный район от Васюгана, а иногда и выше, до низовья этой реки. Причина замора на Оби — вынос из болотистых местностей бассейна Васюгана и других рек гуминовых веществ и закисных соединений железа, которые, окисляясь, потребляют весь кислород, растворенный в воде. Так как ледовый покров делает невозможным поступление кислорода из воздуха, то замор распространяется очень быстро и, начавшись в конце декабря или начале января в районе Васюгана, к февралю и началу марта достигает Обской губы. От замора в Оби рыба уходит в приточную систему, а частично спускается в Обскую губу. Все же небольшая часть обских рыб ежегодно погибает от замора (Мосевич, 1947).

Летние заморы возникают в водоемах обычно в ночное время. Их основной причиной служит богато развитая водная растительность, интенсивно потребляющая ночью кислород. Расходуется кислород также на окисление органических веществ, которыми богата вода «цветущего» водоема. Днем поглощение кислорода компенсируется его поступлением за счет фотосинтеза. Ночью же, когда процессы фотосинтеза прекращаются, а потребление кислорода идет прежним темпом, это может вызвать его дефицит и привести к гибели рыб, особенно в ма-

лых водоемах. Если зимние заморы имеют место только в умеренном и холодном климате и развиваются при наличии ледового покрова, то летние заморы возникают также и в тропиках, где они бывают, пожалуй, даже чаще, чем в умеренных широтах. По своему масштабу, однако, летние ночные заморы, естественно, значительно уступают зимним.

У ряда видов рыб, которые живут в условиях периодического дефицита кислорода в воде, вырабатываются приспособления для использования при дыхании кислорода атмосферного воздуха. Простейший способ дыхания за счет кислорода атмосферы наблюдается у одного из американских электрических угрей — *Hyporhamphus*. Этот угорь захватывает пузырьки воздуха и приводит их в соприкосновение с жабрами, через поверхность которых и происходит усвоение кислорода из атмосферного воздуха. Некоторые рыбы для дыхания атмосферным воздухом используют поверхность кожи (угорь — *Anguilla*, прыгун — *Periophthalmus*).

При дефиците кислорода в воде у рыб, имеющих плавательный пузырь, довольно быстро расходуется кислород, содержащийся в плавательном пузыре. Это наиболее примитивная форма использования плавательного пузыря — для целей дыхания. Но у некоторых рыб и, в частности, у двоякодышащих, многопера и некоторых других, плавательный пузырь действительно превратился в орган дыхания атмосферным воздухом. Структура плавательного пузыря при этом сильно изменилась, появилась губчатость, напоминающая легкие высших позвоночных. Превращение плавательного пузыря в «легкие» позволило двоякодышащим рыбам жить в сильно заболоченных водоемах, где кислород в воде очень часто совершенно отсутствует. В таких случаях рыба переходит на дыхание атмосферным воздухом. *Protopterus* переносит полное высыхание водоема и на период засухи закапывается в ил, где находится в состоянии, напоминающем спячку. *Lepidosiren* в течение всей жизни пользуется атмосферным воздухом для дыхания и не может жить даже в воде, богато насыщенной кислородом только за счет водного дыхания.

Другой способ потребления рыбами кислорода атмосферы осуществляется за счет кишечного дыхания, развитого у различных групп рыб, например, среди карпообразных (сомы, вьюновые) или среди *Symbranchidae*. Кишечное дыхание также является дополнением к жаберному и обычно имеет место при недостатке кислорода в воде. У рыб, обладающих кишечным дыханием, кишечник претерпевает некоторые изменения по сравнению с близкими видами, у которых он дыхательной функции не несет. Вся длина кишечника обычно увеличивается, кровеносные капилляры подходят близко к внутренней его поверхности, а в некоторых местах переваривающая функция

Рыбы, дышащие атмосферным воздухом
(по Carter; см. Brown, 1957)

Род рыб	Орган, которым дышат	Распространение
Neoceratodus	«Легкое»	Тропич. Австралия
Protopterus	»	Тропич. Африка
Lepidosiren	»	Тропич. Южн. Америка
Polypterus	»	Тропич. Африка
Lepidosteus	Плавательный пузырь	Умерен. и тропич. Сев. Америка и Куба
Amia	» »	Умерен. Сев. Америка
Gymnarchus	» »	Тропич. Африка
Erythrinus	» »	Тропич. Южн. Америка
Electrophorus	Глоточно-наджаберный орган	Тропич. Южн. Америка
Hypopomus	Жабры	Тропич. Южн. Америка
Misgurnus	Кишечник	Умерен. и тропич. Азия и Европа
Clarias	Наджаберный орган	Тропич. Азия и Африка
Doras	Желудок	Тропич. Южн. Америка
Callichthys	»	» » »
Hoplosternum	»	» » »
Hypostomus	»	» » »
Ancistrus	»	» » »
Plecostomus	»	» » »
Heteropneustes	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Umbra	Плавательный пузырь	Умерен. Европа и Сев. Америка
Monopterus	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Amphipneus	» »	Тропич. Азия
Anguilla	Кожа	Европа, Азия, Сев. Америка
Ophecephalus	Наджаберный орган	Тропич. Азия
Parophecephalus	» »	Тропич. Африка
Anabas	» »	Тропич. Азия
Osphronemus	» »	Тропич. Азия
Betta	» »	Тропич. Азия
Periophthalmus	Кожа	Африка, Азия, Австралия

выпадает, ворсинки отсутствуют, и кишечник выполняет здесь только дыхательную функцию. У некоторых рыб для дыхания приспособлена часть желудка. Так, у тропического сомика — *Otocinclus* — имеется специальный слепой вырост желудка, который обычно наполнен воздухом и несет дыхательную функцию. Заглатываемый рыбами при дыхании воздух теряет в кишечнике около 5% кислорода и получает около 3% углекислого газа. И использованный воздух выходит обратно либо через рот, как у многих сомов, либо через анальное отверстие, как например, у вьюна.

У некоторых рыб, дышащих частично и за счет атмосферного воздуха, иногда развиваются различного типа наджаберные камеры, которые служат резервуарами его (рис. 40). Кислород из заглатываемого атмосферного воздуха поглощается или стенками наджаберного органа, как, например, у *Anabantidae* и *Ophecephalidae*, или расположенными ниже жабрами. Строение

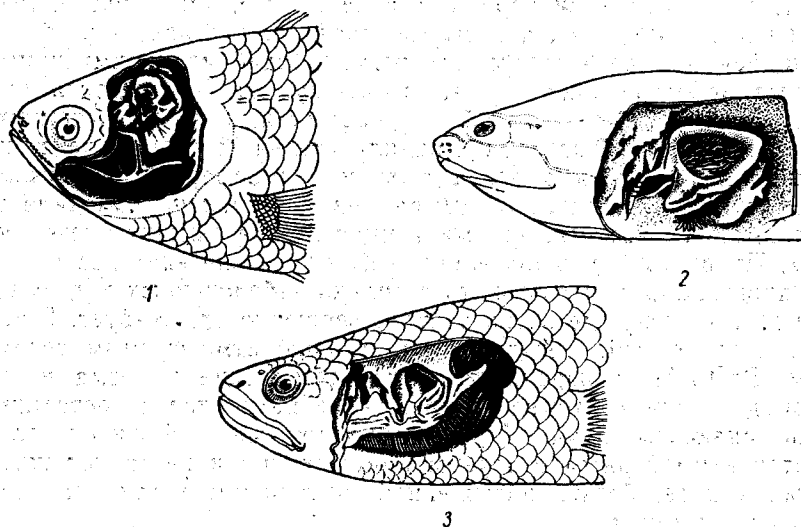


Рис. 40. Наджаберные органы у рыб:

1 — *Anabas* (Perciformes); 2 — *Amphipneus* (Symbranchiformes); 3 — *Ophecephalus* (Ophecephaliformes) (из Hera, 1933)

наджаберного органа у различных групп рыб весьма разнообразно.

У *Anabas* это парные выросты жаберной полости, расположенные симметрично над жабрами. Внутри каждой из этих полостей имеются складки, стенки которых пронизаны мельчайшими кровеносными сосудами. Заглотенный рыбой воздух попадает в эти полости, которые функционируют как легкие

благодаря наличию богатой сети капилляров, усваивая кислород из воздуха и отдавая CO_2 . У змееголовов — *Ophicerphalidae* — наджаберный орган представлен парными выростами в глотке. Стенки этих выростов так же, как и у *Anabas*, очень богаты кровеносными сосудами. Подобного же типа наджаберный орган имеется и у представителей семейства *Symbranchidae*, например, у *Amphipnous cuchia* Ham. У сома *Clarias* непарный наджаберный орган расположен сверху и позади жабр. Наибольшего развития наджаберный орган достигает у мешкожаберного сома — *Heteropneustes*, у которого длинный мешок расположен над очень маленьким плавательным пузырем и тянется назад до хвостовой области. У некоторых рыб наджаберный орган при дыхании играет лишь вспомогательную роль и функционирует только в тех случаях, когда рыба попадает в воду, бедную кислородом. У других же рыб дыхание при помощи наджаберного органа является основным. Такая рыба, когда она лишена возможности подниматься на поверхность и заглатывать воздух, неизбежно погибает через некоторое время; так, *Amphipnous cuchia* Ham. погибает при этом меньше, чем через сутки. Интересно, что жабры у этой рыбки сильно редуцированы и несомненно не могут обеспечить кровь достаточным количеством кислорода. Также и змееголов — *Ophicerphalus striatus* Bl., будучи удален от поверхности, погибает от недостатка кислорода через 30—197 мин после изоляции. Повидимому, при этом молодые змееголовы погибают от удушья скорее, чем более взрослые.

Такие рыбы Индии, как *Anabas*, *Heteropneustes* и некоторые другие, могут свободно жить в хорошо аэрированной воде и не подниматься к поверхности для заглатывания атмосферного воздуха. Наджаберный орган у этих рыб является добавочным органом дыхания и функционирует как основной лишь в исключительных случаях, позволяя таким рыбам, как, например, *Anabas*, уходить из пересыхающих водоемов, переползая по суше в другие.

Как видно из приводимой на стр. 91 таблицы, основная масса видов рыб, приспособившихся к дыханию атмосферным воздухом, приурочена к субтропическим и тропическим широтам и лишь немногие живут в водоемах умеренных и высоких широт.

У большинства рыб, дышащих атмосферным воздухом, такое дыхание является приспособлением к перенесению дефицита кислорода в воде тех водоемов, где они постоянно живут, и лишь у немногих видов воздушное дыхание является приспособлением для переселения по суше из водоема в водоем (обыкновенный угорь, ползун — *Anabas*, прыгун — *Periophthalmus*).

Кроме кислорода, весьма существенное значение для рыб имеют и другие газы. Как указывалось выше, CO_2 даже в сравнительно небольших дозах вызывает гибель рыбы. Меха-

низм действия углекислоты на рыб, как и на других животных, сводится к понижению способности крови усваивать кислород. Правда, количество свободной углекислоты в воде, особенно в морской, очень невелико, ибо магний, кальций и другие катионы ее очень быстро связывают. Количество CO_2 в воде находится в прямой связи с концентрацией водородных ионов, изменение которой также оказывает на рыб серьезное влияние. С повышением кислотности воды уменьшается интенсивность газообмена, хотя дыхательный ритм учащается в более кислой среде по сравнению с нейтральной и щелочной.

Сероводород также оказывает на рыб весьма отрицательное влияние. Он может образовываться и накапливаться в водоеме лишь при условии отсутствия кислорода в воде, ибо при наличии в воде кислорода происходит очень быстрое его окисление. Действие сероводорода на различных рыб неодинаково. Такие виды, как линь — *Tinca tinca* (L.) и карась — *Carassius auratus* (L.), погибают через 8—10 дней после выдерживания в течение 3 ч в воде с содержанием сероводорода 1 : 10 000, форель же погибает через 15 мин при концентрации сероводорода 1 : 100 000. Американский ушастый окунь — *Eupomotis gibbosus* (L.) — при этой же концентрации сероводорода погибает через один час. Сила действия сероводорода, а также и других газов меняется довольно сильно в зависимости от температуры. При высокой температуре гибель наступает скорее, чем при низкой.

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ У РЫБ

Биотические связи у рыб также весьма разнообразны. Основные формы биотических связей как межвидовых, так и внутривидовых имеют место на почве питания. Это отношения хищника и жертвы, пищи и потребителя, паразита и хозяина; противоречивые взаимосвязи, возникающие на почве питания сходной пищей (с одной стороны, взаимопомощь в отыскании пищи у рыб в стае и, с другой, — потребление сходного корма и тем самым при его недостатке ухудшение условий питания других особей того же вида).

К группе связей, развивающихся на почве питания, относятся и симбиотические отношения, а также многие внутривидовые группировки, — они возникают для совместной защиты от врагов, такие как стаи и колонии, в частности гнездовые. Как защитные от врагов приспособления, вырабатываются разные формы покровительственной окраски.

Сложная система биотических связей имеет место в природе на почве воспроизводства себе подобных — это внутривидовые отношения между особями разных полов и одного и того же пола, между родителями и потомством; это и коменсализм, в частно-

сти, использование одними видами других как нерестового субстрата.

Одной из важнейших форм биотических связей является стаеобразование. Мы уже упомянули о защитном и кормовом (поисковом) значении стаи. Но стая может быть также приспособлением к отысканию миграционного пути, а также и при зимовке.

Приспособления к биотической среде возникают в процессе видообразования, когда и происходит взаимное приспособление хищника и жертвы, паразита и хозяина и др. При этом хищник приспособляется к питанию определенного типа жертвой, которая, в свою очередь, вырабатывает у себя приспособления, защищающие ее от полного уничтожения хищником. Взаимоотношения вида «паразита» и вида «хозяина» складываются в двух формах: они могут быть основаны либо на выживании, либо на уничтожении организма хозяина. В первом случае вид паразит живет в своем хозяине, не уничтожая его, и, наоборот, «заинтересован» в процветании вида хозяина. При этом паразит использует соки тела или пищу хозяина лишь в той мере, в какой это не наносит организму хозяина существенного вреда. Такие взаимоотношения складываются, например, у кишечных паразитов и их хозяев — хищных рыб. В оптимальных условиях, когда организм рыбы не истощен, эти паразиты не наносят ему существенного вреда. Они могут вызвать гибель особей популяции лишь в том случае, если нарушаются какие-либо другие взаимосвязи организмов, хозяев и среды. Другое дело, когда паразит приспособился существовать, уничтожая своего хозяина, как, например, промежуточная стадия лигулы, живущая в рыбе. В этом случае вид паразит часто сильно ослабляет организм своего хозяина, делая его более доступным для хищников, и тем самым обеспечивая себе возможность дальнейшего развития.

При паразитизме, основанном на выживании хозяина, заражение может охватывать всех особей популяции. При паразитизме, уничтожающем хозяина, может поражаться паразитом лишь определенная часть популяции, ибо, если поражение превысит определенную норму и нарушится воспроизводство популяции вида хозяина, то она более или менее быстро исчезнет, а следовательно, исчезнет и популяция вида паразита.

Паразитизм на уничтожение хозяина обычно развит в тех случаях, когда хозяином служит мирная рыба, потребляемая в пищу хищником. Паразитизм на уничтожение, если хозяин хищная рыба, не служащая пищей другим хищникам, явление очень редкое.

Наконец, сложная система внутривидовых приспособлений вырабатывается для обеспечения существования и воспроизвод-

ства популяции и достижения ею максимальной в данных условиях численности.

Биотические связи как межвидовые, так и внутривидовые, как указывалось, взаимообусловлены и теснейшим образом связаны с абиотической средой. Поэтому, вычленив их отдельно при обсуждении тех или иных вопросов, следует иметь в виду, что биотические связи, как и абиотические, в природе изолированно не существуют, они неразрывно взаимосвязаны.

ВНУТРИВИДОВЫЕ СВЯЗИ У РЫБ

Характер внутривидовых взаимосвязей вырабатывается у рыб, как и у других организмов, в процессе видообразования. Внутривидовые связи направлены на обеспечение существования вида в тех условиях, в которых он возник и живет. Формы и приспособительное значение внутривидовых связей весьма различны. Это, в первую очередь, различные формы одновидовых группировок у рыб: стаи, элементарные популяции, скопления, колонии и др.

С т а я — это более или менее длительная группировка взаимно ориентирующихся друг на друга рыб, близкого биологического состояния и возраста, объединенная единством поведения.

К о с я к¹ — более мелкая группировка в пределах стаи. В косяке рыбы обычно находятся в пределах взаимодействия своими органами чувств в любое время суток.

Э л е м е н т а р н а я п о п у л я ц и я — обычно одновозрастная, часто пожизненная группировка рыб, сходных по своему биологическому состоянию, ритму биологических процессов. Элементарная популяция, по Н. В. Лебедеву (1946), возникает, как правило, на местах рождения и сохраняется длительное время, меняясь лишь за счет отсеивания части своих особей и присоединения сходных по ритму жизненного цикла и биологическому состоянию особей из других элементарных популяций.

С т а д о, и л и п о п у л я ц и я — одновидовая разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка рыб, населяющих определенный район и привязанная к определенным местам размножения, нагула и зимовки. Каждое данное стадо характеризуется определенными морфоэкологическими особенностями, отличающими его от других стад того же вида. Примером обособленного стада может служить восточносырдарьинский лещ (рис. 41) или группировки сельди юго-восточной Аляски (рис. 42).

С к о п л е н и е — это временное объединение нескольких

¹ Термин «косяк» в ихтиологической и рыбохозяйственной литературе трактуется весьма различно. Очень часто он употребляется как синоним термина «стая». Однако нам представляется целесообразным расчленив эти понятия.

стай или элементарных популяций рыб, образующееся в результате разных причин.

Обычно принято различать:

1) нерестовые скопления, возникающие в целях размножения и состоящие почти исключительно из половозрелых особей. Молодые особи попадают в них лишь случайно. Примерами могут служить скопления трески на нерестилищах у Лофотенских островов или воблы в полоях дельты Волги и т. п.;

2) скопления миграционные, возникающие на путях движения рыбы. Следует иметь в виду, что очень часто этот вид скопления переходит в другой (например, в нерестовое). В качестве примера можно привести скопления лососей, поднимающихся на нерестилища по рекам Дальнего Востока, или хамсы, проходящей через Керченский пролив на зимовку в Черное море;

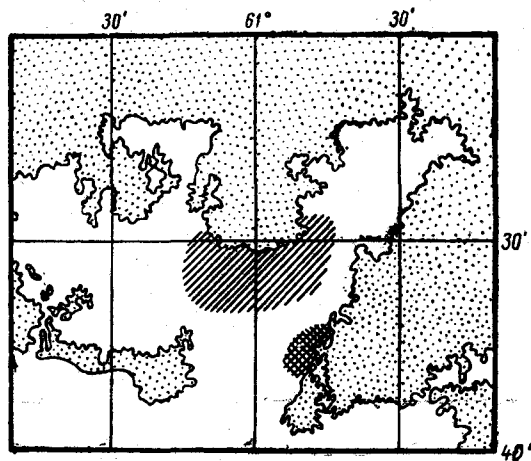


Рис. 41. Места нагула (наклонная штриховка) и размножения (крестообразная штриховка) восточно-сырдарьинского стада леща

3) скопления нагульные, образующиеся на местах кормежки рыбы и вызываемые, главным образом, концентрацией пищевых объектов. Эта группа скоплений по составу наиболее разнообразна по сравнению с нерестовыми и миграционными, которые, как правило, образуются из особей одного вида



Рис. 42. Места нагула (горизонтальная штриховка) и размножения (крестообразная штриховка) разных стад тихоокеанской сельди *Clupea harengus pallasii* Val. близ юго-восточной Аляски (из Rounsefell and Dahlgren, 1935)

с небольшой лишь примесью особей других видов, главным образом, за счет хищников, питающихся стайными рыбами или их икрой. Кроме того, обычно скопления первых двух типов имеют специфический возрастной состав: нерестовые — всегда состоят из взрослых рыб, миграционные — или из взрослых, или из молодых; смешанные скопления ходовых рыб — явление более редкое. Нагульные же скопления часто могут состоять из рыб различных видов и разного возраста (взрослых и молодых), хотя обычно рыбы одного возраста кормятся вместе — отдельно взрослые и отдельно молодые, не говоря о мальках.

4) скопления зимовальные, возникающие в местах зимовки рыб, резко выражены в Каспийском море, в устье Волги и на глубоких местах Волги и Урала, где на зиму залегают огромное количество различных видов рыб. Как показали водолазные работы, при залегании рыб на ямы наблюдается все же достаточно четко выраженное видовое обособление.

Колонии — это временные, обычно состоящие из особей одного пола, защитные группировки рыб, образующиеся на местах их размножения в целях защиты потомства от врагов. Примерами гнездовых колоний могут служить скопления самцов ильной рыбы — *Amia calva* L. — на гнездах, а также самцов косатки скрипуна — *Pseudobagrus fulvidraco* Rich. — или панцирных американских сомов (семейство Loricariidae) у норок, в которые откладывается икра.

Как указывалось выше (стр. 95), стая у рыб имеет разнообразное приспособительное значение при защите от врагов, отыскании корма или миграционных путей, наконец, при зимовках. Стаеобразование на протяжении всего жизненного цикла характерно далеко не для всех видов рыб. Стайный образ жизни в течение всего жизненного цикла ведут обычно мелкие пелагические рыбы, питающиеся планктоном (сельди, анчоусы и др.). У ряда видов рыб стайное поведение проявляется лишь на ранних стадиях развития, обычно до достижения половозрелости. Во взрослом же состоянии многие рыбы, как, например, карповые, жерех, желтощек, многие хищные рыбы других семейств и др., образуют лишь временные скопления (Мантейфель и Радаков, 1960, Радаков, 1961).

Величина и форма стай специфична для разных видов. Движущаяся стая по форме отлична от неподвижной, что связано с обеспечением благоприятных гидродинамических условий движения и ориентировки. Форма движущейся и неподвижной стай отличается у разных видов рыб, но может быть различной и у одного и того же вида (рис. 43). Движущаяся рыба образует вокруг своего тела определенное силовое поле. Поэтому при движении в стае рыбы подстраиваются друг к другу определенным образом (рис. 44). Стаи группируются из рыб обычно близ-

ких размеров и сходного биологического состояния. У рыб в стае в отличие от многих млекопитающих и птиц, видимо, не бывает постоянного вожака, и они попеременно ориентируются то на одного, то на другого своего сочлена, или, что чаще, на нескольких рыб сразу. Рыбы ориентируются в стае при помощи, в первую очередь, органов зрения (см. выше) и боковой линии.

Со стайным образом жизни связан и ряд особенностей в строении, в частности окраска рыб (см. выше стр. 54). Стайная окраска помогает рыбам ориентироваться друг на друга. У тех рыб, у которых стайный образ жизни свойствен лишь молодежи, соответственно и стайная окраска может проявляться

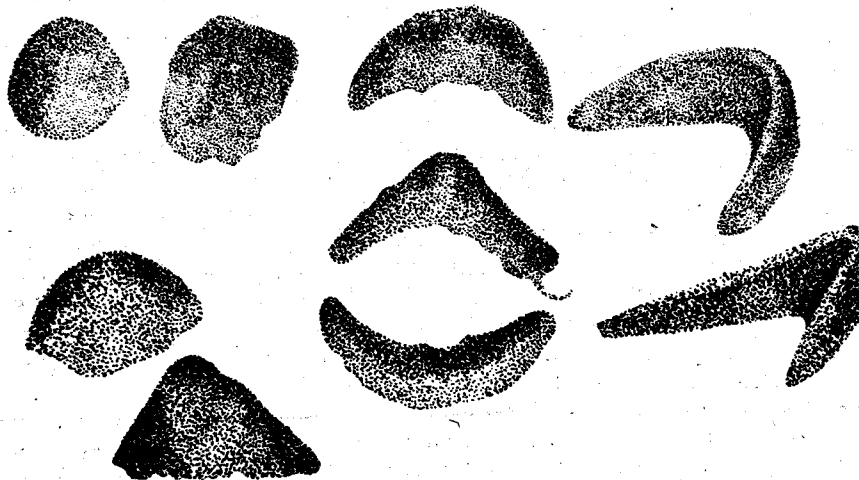


Рис. 43. Форма стай дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* (из Кагановского, 1939)

только у молодых особей. Так, например, у молоди колючего горчака — *Acanthorhodeus asmusi* Dyb., имеется яркое черное пятно на спинном плавнике, исчезающее после достижения рыбкой длины около 5 см и перехода к одиночному образу жизни (рис. 28). Иногда стайная окраска возникает в определенные периоды годового цикла. Так, у самок кеты часто возникает во время нереста темная продольная полоса вдоль тела, видимо, облегчающая ориентировку на них самцов при икрометании (Никольский, 1955).

Стайя обычно представляет собою одновидовую группировку рыб, однако известны случаи, когда особи одного вида постоянно включаются в стаю, образованную особями другого вида. Так, по данным В. Д. Спановской, мальки, выведшиеся из одиночных икринок пескаря-губача — *Chilogobio czerskii* Berg, имеют темную продольную полосу вдоль тела и до определенного

возраста живут в стайках молоди других видов, например, амурского голяна — *Phoxinus lagowskii* Dyb., чебачка — *Pseudorasbora parva* Schl. и др., имеющих сходную стайную окраску.

Защитное значение стаи несомненно. Как показал Д. В. Радаков (1958), одиночные рыбы поедаются хищником значительно скорее, чем в стае. В аквариуме одиночные мальки сайды поедались трескою в среднем за 26 сек, а в стае — в среднем за 2 мин 15 сек, хотя концентрация кормовых объектов в по-

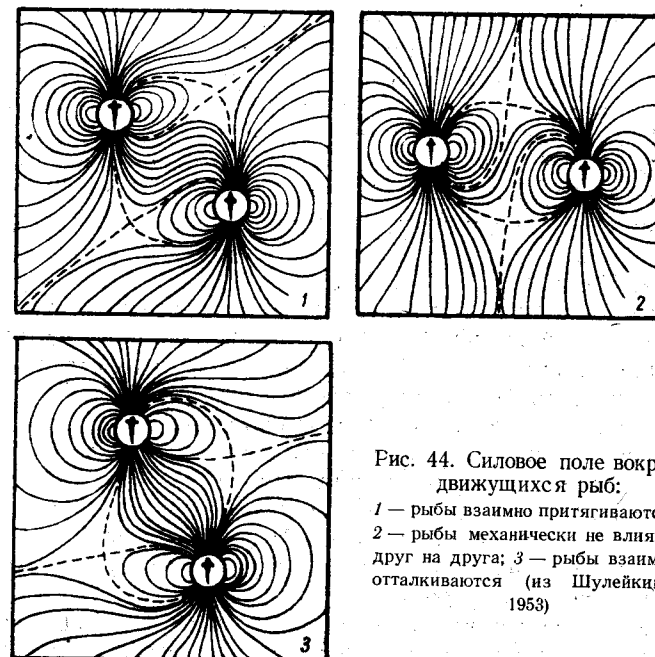


Рис. 44. Силовое поле вокруг движущихся рыб:
1 — рыбы взаимно притягиваются;
2 — рыбы механически не влияют друг на друга; 3 — рыбы взаимно отталкиваются (из Шулейкина, 1953)

следнем случае была естественно, больше, чем при питании одиночными особями.

Формы защитного значения стаи различны. В стае рыбы на более далеком расстоянии замечают опасность (хищника и орудие лова) и, следовательно, легче могут ее избежать. Это было отмечено, в частности, на примере обнаружения щуки стай и одиночными особями голяна. Однако стая при этом и сама становится заметной для хищника на более далеком по сравнению с одиночными особями расстоянии. При нападении хищника стайная рыба часто рассредоточивается, чем она дезориентирует его. Сигналом к этому, по-видимому, служит или непосредственное зрительное восприятие или восприятие органами чувств соков пойманной хищником рыбки. Так, если в стаю плотичек или верховки капнуть соком раздавленной рыбки того же вида или поместить помятую особь, то рыбки, державшиеся

до этого вместе, быстро разбегаются (Грбачек, 1953; Борисов, 1955).

Рыбы разного размера на один и тот же сигнал об опасности реагируют по-разному. Более крупные рыбы, как это показали Ю. Е. Милановский и В. А. Рекубратский, при появлении опасности (например, тени на воде) первыми покидают кормовое скопление и прячутся в убежище. Наименее чутко реагируют на опасность наиболее мелкие особи в кормовом скоплении.

Поскольку стайные рыбы обнаруживают хищников, главным образом, при помощи органов зрения, то, конечно, стая не может служить защитным приспособлением от хищников, питающихся ночью. В связи с этим многие рыбы, держащиеся днем стаями, на ночь распадаются на маленькие косячки или держатся в одиночку, как, например, каспийская килька — *Clupeonella delicatula caspia* Svetov., океаническая сельдь — *Clupea harengus* L., хамса — *Engraulis encrasicolus* (L.) и др. Рассредоточивание стаи на ночь затрудняет и хищникам, ориентирующимся при помощи хеморецепции, нахождение своей добычи (Радаков, 1961).

Иногда стая имеет и непосредственное защитное значение от хищников. Так, черноморская хамса при приближении хищника, например, ставриды — *Trachurus trachurus* (L.), сбивается в плотное скопление, начиная иногда движение по кругу. До тех пор, пока ставриде не удастся «разбить» скопление хамсы, она не может схватить часто даже одиночных особей. В свою очередь, также и ставрида в случае нападения на нее пелагиды — *Pelamys sarda* (L.) — образует плотное скопление, из которого пелагида с трудом может отбить особь. Интенсивность питания пелагиды резко возрастает, когда косяк ставриды рассредоточивается (Тихонов и Паракецов, 1955).

Стая легче, чем одиночная рыба, избегает и орудий лова. Известно, что тралом рассредоточенная рыба вылавливается в относительно большем количестве, чем скошенная, т. е. коэффициент уловистости трала выше при рассредоточенной рыбе.

При облове стаи обычно уловистость значительно повышается, если обметывается вся стая, а не часть ее, ибо в последнем случае большое количество рыбы успевает ускользнуть из орудия. Исключение составляют только особенно большие стаи, чаще всего на местах зимовки, например стаи зимующей хамсы в Черном море, стаи атлантической сельди в зимнее время к югу от Фарерских островов и др.

Таким образом, изучение стайного поведения рыб очень важно для повышения эффективности рыболовства. Основными приемами повышения эффективности отцеживающих орудий рыболовства являются следующие: 1) увеличение орудия для захвата всей стаи, 2) ускорение замата, 3) дезориентация рыбы в момент лова, 4) незаметность орудия лова (Радаков, 1956).

Приспособительное кормовое значение стаи наиболее сильно проявляется у пелагических стайных рыб, питающихся зоопланктоном. В стае рыба скорее находит скопление кормовых организмов и легче сохраняет с ним контакт, благодаря чему питается более интенсивно, чем в одиночку (Welty, 1934; Никольский и Кукушкин, 1943). Молодь леща, по данным В. П. Воробьева (1937), в стае питается более интенсивно, чем в одиночку, а взрослые наоборот. У рыб в нагульной стае так же, как и в пределах более крупной группировки — элементарной популяции, часто имеется сходный суточный ритм питания, что обеспечивает одновременное начало и окончание кормежки и, следовательно, сохранение стаи как единого целого (Новикова, 1956). Естественно, что и эта форма приспособления имеет свою отрицательную сторону, так как стайные рыбы быстрее, чем одиночные, выедают кормовые организмы.

Стая имеет приспособительное значение и при миграциях. Даже рыбы, ведущие обычно одиночный образ жизни, во время миграции скосячиваются. Как показал Н. В. Лебедев (1946) на примере хамсы, стайные рыбы быстрее находят миграционный путь, легче обнаруживая те или иные ориентиры.

Определенное приспособительное значение имеет также число особей в стае. Величина нагульной стаи в значительной степени связана с характером распределения и концентрации кормовых объектов. Например, у бентосоядных рыб, таких как вобла — *Rutilus rutilus caspicus* Jak. или пикша — *Melanogrammus aeglefinus* L., как правило, чем больше величина кормовых полей, тем крупнее стаи кормящихся рыб. Несомненно, что число особей и в мигрирующих и в зимовальных стаях также имеет определенное приспособительное значение. Но этот вопрос слабее изучен.

Характер внутривидовых отношений у рыб весьма разнообразен. Рыбы воздействуют друг на друга и путем изменения абиотических условий. Известно, что многие виды рыб движением плавников создают токи воды у охраняемой ими икры (судак, бычки, губаны и др.). У самца американского представителя двоякодышащих — *Lepidosiren paradoxa* Fitz. (Cunningham and Reid, 1932) — во время охраны икры на брюшных плавниках образуются нитевидные выросты, выделяющие кислород из крови в гнездо с икрой, охраняемой им.

Оказывают влияние друг на друга и находящиеся в гнездах икринки, например, в закопанной в грунт икре лососей. Интересное приспособление вырабатывается у лососей для обеспечения сохранения икры от загнивания при разложении неоплодотворенных икринок. У лососей неоплодотворенные икринки, попавшие в гнездо вместе с оплодотворенными, не гибнут, а продолжают жить и партеногенетически развиваться в течение длительного времени, пока из оплодотворенных икринок не выведутся

личинки, и опасность влияния на икру продуктов разложения исчезнет (Соин, 1953). Если бы этого свойства у икры лососей не было, то неоплодотворенные икринки, разлагаясь в нерестовых гнездах, продуктами распада губили бы и нормально развивающуюся икру.

Рыба создает вокруг своего тела участок химически измененной воды. Выделяя продукты метаболизма, каждая рыба тем самым оказывает влияние на других рыб водоема. В естественных условиях рыбы очень редко гибнут от удушья, вызванного израсходованием растворенного в воде кислорода самими рыбами. Обычно, как мы видели выше, гибель рыб от удушья является результатом исчезновения кислорода вследствие гнилостных процессов, протекающих в естественных водоемах. В аквариумах же, бассейнах, рыбоводных аппаратах и других искусственных водоемах гибель икры и самих рыб от дефицита кислорода, вызванного их собственным потреблением при увеличении плотности посадки, довольно обычное явление.

Как показывает опыт Шуэтт (Schuett, 1933) над рядом видов рыб — *Umbra limi* (Kirtland) *Carassius auratus* (L.), *Lebistes reticulatus* (Peters) и *Fundulus heteroclitus* (L.), количество потребляемого кислорода у особей, сидящих в одиночку, больше, чем у рыб при групповой посадке. Выявленная закономерность, как это установлено на золотых рыбках, имеет место и в стоячей, и в проточной воде. Интересно, что уменьшение потребления кислорода и вообще замедление метаболизма при наличии в бассейне особей того же вида имеет место не у всех рыб и, главным образом, наблюдается у мирных. У американского сомика — *Amiurus melas* (Rafinesque), наоборот, рыбки изолированные потребляют кислорода меньше, чем сидящие вместе по несколько штук. Объясняется это, вероятно, тем, что в естественных условиях *Amiurus* живут в одиночку и, будучи посажены вместе, становятся беспокойными, усиленно плавают, что, по-видимому, и вызывает повышение метаболизма.

Однако рыбы могут оказывать друг на друга и положительное воздействие. Как установлено опытами Элли и Боуэна (Allee и Bowen, 1932), повышение плотности рыбного населения понижает вредное действие на рыб отравляющих веществ. Эти авторы показали, что рыба, посаженная в сосуд с коллоидальным раствором серебра, погибает скорее, будучи изолированной, чем в присутствии еще нескольких особей, даже если объем раствора, приходящийся на каждую рыбу, в том и в другом случае одинаков. Каков механизм этого действия, еще точно не установлено, но при введении в аквариум ядовитых веществ рыбы, как правило, собираются вместе и держатся все время одна около другой.

Необходимо отметить, что вода, в которой некоторое время находилась рыба, претерпевает целый ряд изменений химических

и физических свойств, превращаясь в так называемую «старую воду» или, по выражению английских и американских исследователей, fish conditioned water, т. е. воду, измененную присутствием рыб. Эта вода обладает, например, способностью довольно сильно флуоресцировать под влиянием освещения

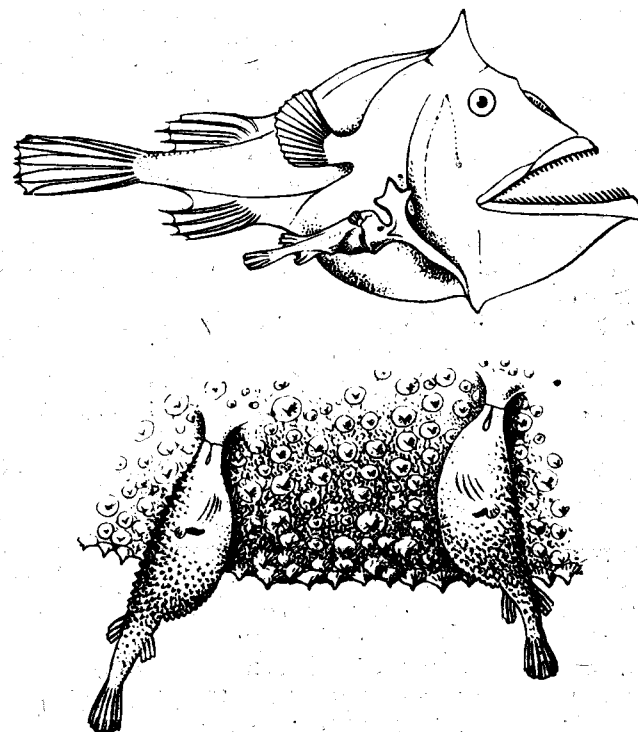


Рис. 45. Паразитические самцы у Ceratioidei. Наверху — *Edriolychnus schmidtii* Reg.; у самки нижняя часть жаберной крышки отвернута и видно, что самец прирос к ее телу. Внизу самцы *Ceratioidei*, приросшие к брюху самки

ультрафиолетовыми лучами, тогда как флуоресценция дистиллированной воды совершенно не свойственна, а вода естественных водоемов флуоресцирует в весьма слабой степени. Химические изменения такой воды в основном сводятся к абсорбированию продуктов выделения рыбы. Это приводит к тому, что биологически кондиционированная вода благоприятно действует на рыб. Но механизм этого действия изучен еще недостаточно.

Важнейшее значение имеют пищевые взаимоотношения между особями внутри вида. Питание себе подобными — довольно

широко распространенное явление у рыб. Как показала О. А. Ключарева (1956), среди представителей многих отрядов рыб наблюдается явление поедания особей того же вида. Однако в большинстве случаев это не носит массового характера. У ряда же видов рыб переход на питание себе подобными имеет важное приспособительное значение для сохранения вида. У корюшки — *Osmerus eperlanus* (L.), трески — *Gadus morhua* L., наваги — *Eleginus navaga* (Pall.) переход на массовое питание своей молодью в годы ее большого урожая обеспечивает регуляцию численности и снимает обострение пищевых отношений в результате возможного в таком случае перенаселения.

Обыкновенному окуню — *Perca fluviatilis* L., как говорилось выше, — часто питание собственной молодью позволяет жить в таких водоемах, где нет других видов рыб и где взрослый окунь, потребляя свою молодь, фактически живет за счет планктона, являющегося пищей его молоди и которым непосредственно он сам питаться не может.

Иногда у рыб имеет место и внутривидовой паразитизм. Так, самцы многих глубоководных удильщиков подотряда Ceratioidei, будучи по размерам много меньше самок, живут, паразитируя на них. Такой карликовый самец прирастает своим ртом к телу самки и питается ее соками (рис. 45).

И внутривидовое хищничество и внутривидовой паразитизм имеют важное приспособительное значение. В случае внутривидового хищничества виду обеспечивается ослабление напряженности внутривидовых пищевых отношений при вступлении в популяцию урожайного поколения. Часто через потребление своей молоди взрослые особи вида могут осваивать такие корма, к непосредственному питанию которыми они не приспособлены (приведенный выше пример обыкновенного окуня).

В случае внутривидового паразитизма у глубоководных рыб при общей недостаточности кормов на глубинах становится возможным существование мелких самцов, которые находятся под постоянной защитой самок и, будучи постоянно с ними связаны, тем самым обеспечивают в нужное время оплодотворение икры.

МЕЖВИДОВЫЕ СВЯЗИ У РЫБ

Характер межвидовых связей, так же как и внутривидовых, вырабатывается в процессе видообразования, как приспособление к новым условиям жизни. Формирование новых видов идет путем выработки приспособлений к абиотическим и биотическим условиям той географической зоны, в которой происходит их становление, и носит обычно групповой характер. В результате образуется так называемый фаунистический комплекс — группа видов, связанная общностью своего географического происхождения именно развитием в одной географической зоне, к аби-

отическим и биотическим условиям которой виды, слагающие комплекс, и приспособлены. В процессе становления фаунистического комплекса устанавливаются определенные закономерные связи между видами, слагающими комплекс, а именно: выход из противоречий на почве питания сходной пищей путем расхождения спектров питания, особенно у рыб старших возрастов; определенные приспособления у хищников и их жертв. Виды-жертвы вырабатывают у себя необходимую плодовитость и защитные приспособления — окраска, шипы, колючки, ядовитость, обеспечивающие защиту от хищников. Надо сказать, что почти всякое защитное приспособление не является абсолютным, а обеспечивает лишь относительное снижение воздействия хищников. Так, например, наличие колючки в спинном плавнике у колючего горчака — *Acanthorhodeus asmusi* (Dyb.) относительно снижает его потребление хищниками по сравнению с обыкновенным горчаком, не имеющим колючки (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение колючего и обыкновенного горчака в пище хищников и в уловах мальковой волокушей (в % от всего количества горчаков) (по Лишеву, 1950)

Название рыбы	% в пище хищников	% в уловах
Колючий горчак	19	70
Обыкновенный горчак	81	30

Колючки у рыб — это не только колющее оборонительное оружие. Они увеличивают размеры рыбы и делают ее менее доступной для поедания хищниками. Как видно из приводимых данных, у тихоокеанских подкаменщиков при растопыривании жаберных крышек ширина головы увеличивается более чем вдвое (Паракецов, 1958).

Увеличение расстояния между концами больших предкрышечных шипов при растопыривании крышек у тихоокеанских подкаменщиков (по Паракецову, 1958)

<i>Myoxocephalus jaok</i> (Cuv. Val.)	в 2,5 раза
<i>Taurocottus bergi</i> Soldatov et Pavlenko	в 2,4 раза
<i>Enophrys dicerca</i> (Pall.)	в 2,3 раза
<i>Hemilepidotus gilberti</i> Lord et Starks	в 2,2 раза
<i>Alcichthys elongatus</i> (Steind.)	в 2,1 раза

Это приспособление приводит к тому, что вооруженные рыбы выходят из-под воздействия хищников, будучи меньших разме-

ров, чем невооруженные. Так, например, тихоокеанские представители скатов семейства Rajidae поедают вооруженных подкаменщиков максимум до 18 см длины, а невооруженных — до 42 см; а хищные Scorpaenidae, соответственно, вооруженных — до 12 см, а невооруженных — до 25 см.

У видов хищников соответственно вырабатываются приспособления для добывания своих жертв.

Необходимо отметить, что в фаунистических комплексах разных широт в характере межвидовых отношений имеются некоторые различия. Так, фаунистические комплексы более низких широт характеризуются большим напряжением отношений «хищник — жертва» и соответственно усиленным развитием защитных приспособлений (большая плодовитость, забота о потомстве, вооруженность). В северо-тихоокеанской фауне напряженность отношений «хищник — жертва», видимо, больше, чем в североатлантической (Г. Никольский, 1950; Паракецов, 1958).

В комплексах низких широт виды являются, как правило, в большей степени стенофагами, т. е. приспособлены к питанию менее разнообразной пищей. Таким образом, в комплексах низких широт имеется большее разнообразие пищевых ниш. Имеется и еще ряд различий (Г. Никольский, 1947, 1953, 1956).

Возникнув в пределах определенной географической зоны, виды, слагающие комплекс, начинают расселяться, занимая те местообитания в пределах других зон, где условия жизни соответствуют их морфобиологическим свойствам. Естественно, при расселении представители разных фаунистических комплексов приходят в соприкосновение друг с другом. И в настоящее время фауны почти всех как морских, так и континентальных бассейнов состоят из представителей различных фаунистических комплексов. Отношения, слагающиеся между представителями разных фаунистических комплексов, также подчинены определенным закономерностям, а именно: наиболее острые противоречия из-за пищи возникают между видами различных комплексов, занимающими сходные экологические ниши.

Хищники комплексов более низких широт при соприкосновении с видами комплексов более высоких широт, обычно слабее защищенными, переходят на питание последними. Переход же хищников более высокоширотных по своему происхождению на питание видами-жертвами более низких широт, наоборот, оказывается гораздо затруднительнее.

Характер межвидовых отношений между рыбами весьма разнообразен: это и хищничество, и паразитизм, и комменсализм, и противоречивые взаимоотношения на почве питания сходной пищей, и ряд других форм связей.

На почве взаимоотношений, идущих по линии «хищник — жертва», у рыб-хищников вырабатываются приспособления для добывания своей добычи и ее усвоения (см. ниже раздел о пита-

нии), а у рыб, оказывающихся жертвами, соответственно вырабатываются различные способы защиты.

Защитные от хищников приспособления весьма разнообразны. У многих рыб в той или иной форме вырабатывается ядовитость. Ядовитых рыб подразделяют на активно ядовитых и пассивно ядовитых. Активно, или явно ядовитыми, считаются рыбы, обладающие ядовитыми железами, обычно расположенными у основания шипов плавников или на жаберной крышке. Иногда ядовитой бывает слизь, покрывающая тело рыбы.

Ядовитые железы у рыб представляют собою эпидермальные железистые клетки, обособленные или иногда необособленные от остальных клеток эпидермиса (Павловский, 1931). По характеру действия яд этих желез несколько напоминает змеиный. Наиболее сильным действием обладает яд бородавчатки страшной. При уколе ее колючкой часты смертельные случаи и у людей. Смерть наступает в период от двух часов до суток и сопровождается сильными болями (Савченко, 1886).

В наших водах наиболее ядовит морской дракончик, или змейка — *Trachinus draco* L. Ядовитые железы располагаются у основания 13-ти колючек его спинного плавника, а также шипа жаберной крышки.

При надавливании на шип оболочки железистых клеток лопаются, и яд вытекает по колючке в рану. В нашей фауне ядовитые железы у основания колючих лучей плавников имеются также у морских ершей — *Scorpaena*, морских окуней — *Sebastes* и др. У сомов-косаток ядовитые железы расположены у основания грудного плавника.

Ядовитые железы встречаются у представителей различных групп рыб, а именно: у вооруженнохвостых скатов *Masticura* — из тропической части Тихого океана — у основания хвостового шипа; у сомов — *Plotosus* и *Tachysurus* — близ колючек грудных и спинного плавников; у представителей семейства бородавчаток — *Synanceidae* (рис. 46), у многочисленных в тропических водах Тихого океана морских ершей родов — *Centropogon*, *Noteustes*, *Pterois* и др. — близ колючек спинного плавника; у морских хирургов — *Teuthidae* — на хвостовом стебле (рис. 47).

Колючки и шипы, снабженные или не снабженные ядовитыми железами, развиваются обычно у медленно плавающих донных и придонных рыб. У пелагических рыб шипы и колючки развиваются гораздо реже и обычно в хвостовой области. Это связано с различным способом защиты: донные рыбы обороняются на месте, а пелагические стремятся избежать встречи с хищником. В тропической фауне относительное количество вооруженных рыб гораздо больше, чем в высоких широтах, и защитные приспособления развиты более сильно.

Наколы шипами рыб, особенно морского окуня, приводят у рыбаков иногда к тяжелым заболеваниям рук и потере трудо-

способности, а иногда к частичной инвалидности. В связи с этим на рыболовных траулерах должны приниматься необходимые меры, предохраняющие от наколов, и обеспечиваться необходимое лечение. В тропических водах возможность наколов с тяжелыми последствиями значительно возрастает.

Пассивно ядовитые рыбы имеют ядовитое мясо, кровь, кожу или икру. Наибольшее число таких ядовитых представителей встречается в семействе фахов — *Tetrodontidae* и кузовков — *Ostracionidae*. У них ядовиты мясо и особенно кожа. Если ободрать кожу с этих рыб, то в некоторых случаях мясо их можно употреблять в пищу.

Ядовитым оказывается мясо многих тропических сельдей часто только в период размножения, когда эти рыбы, например *Harengula punctata* (Rüppell.), образуют значительные концентрации.

На человека эти яды действуют очень сильно и могут иногда приводить к смертельному исходу. Еще в 1774 г. капитан Кук, плывая в Тропических водах Тихого океана, долго болел, отравившись мясом ядовитой рыбы *Pleuranacanthus seleratus* (Whitley) из *Tetrodontidae*.

У некоторых видов рыб ядовита икра. В нашей фауне ядовита икра маринки, османов и некоторых усачей (семейство *Syngnathidae*). У балхашской маринки — *Schizothorax argentatus* Kessl. — икра становится ядови-

той, начиная с третьей стадии зрелости и сохраняет ядовитость и после выметывания (Костин, 1953). Видимо, ядовитость икры маринки — защитное приспособление от рыбацких птиц при размножении в мелких горных речках. Для человека икра маринки также сильно ядовита, однако после проваривания ее ядовитые свойства теряются. В консервах, прошедших через автоклав, икра также безвредна. По наблюдениям Костина (1953), икра маринки безвредна для некоторых видов рыб, в частности, для гольцов (*Nemachilus*).

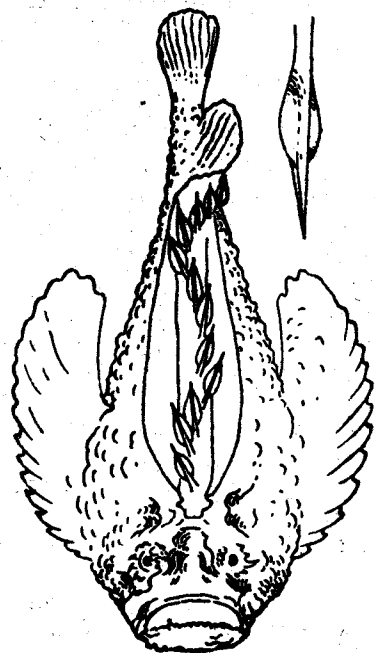


Рис. 46. Шипы и ядовитые железы у бородавчатки страшной *Synanceichthys verrucosus* (Schneider), сем. *Synanceidae*. На спине сделан надрез, видны ядовитые железы; наверху — луч с ядовитой железой (из Whitley, 1943)

Некоторые рыбы, нападая или защищаясь, производят электрические разряды. Электрический угорь — *Electrophorus electricus* (L.) — поражает свою жертву, разряжая в нее свою электрическую батарею (рис. 48). Электрический орган — *E. electricus* и многих других рыб (кроме электрического сома) есть измененная мускульная ткань. Образовавшиеся из мускулов столб-

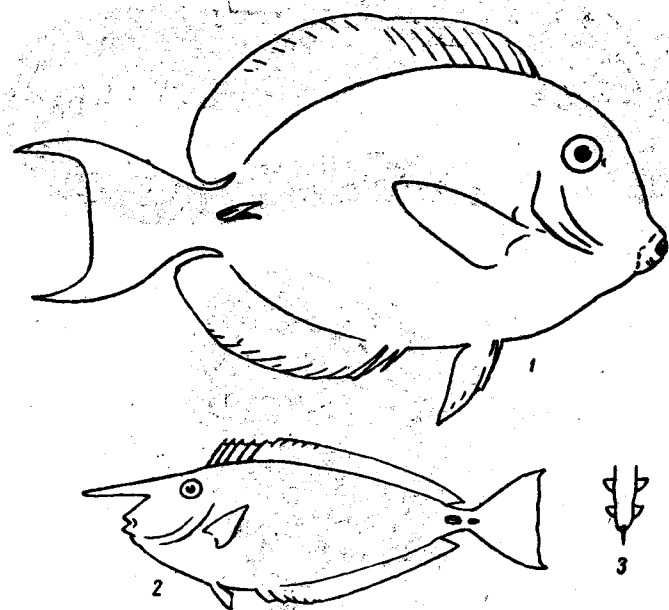


Рис. 47. Шипы на хвостовом стебле у представителей окунеобразных рыб:

1 — *Teuthis*; 2 — *Naso*; 3 — хвостовой стебель *Naso* с шипами, вид сверху (из Whitley, 1943)

чатые клетки обладают способностью действовать по принципу лейденской банки, накапливающей мускульное электричество и произвольно животным разряжающейся. Напряжение при разряде у электрического угря достигает до 300 в и может свалить с ног крупное животное. Питаются электрические угри небольшой рыбой, которую они сначала поражают своим электричеством, а потом заглатывают. Пораженную рыбу как бы сводит судорога, она выгибается и застывает, расправив плавники. Электрические органы расположены у электрического угря вдоль всего тела как на голове, так и по бокам туловища и являются одновременно органами и нападения и защиты. У скатов и электрического сома (у которого электрический орган — видоизмененная железа) электрический орган также несет, видимо, оборо-

нительно-наступательную функцию, служа как для поражения своей жертвы, так и для защиты от врагов. Сила разряда у электрического ската достигает до 70 в. Иннервация электрического органа осуществляется 8-ой, 9-ой и 10-ой парами висцеральных нервов.

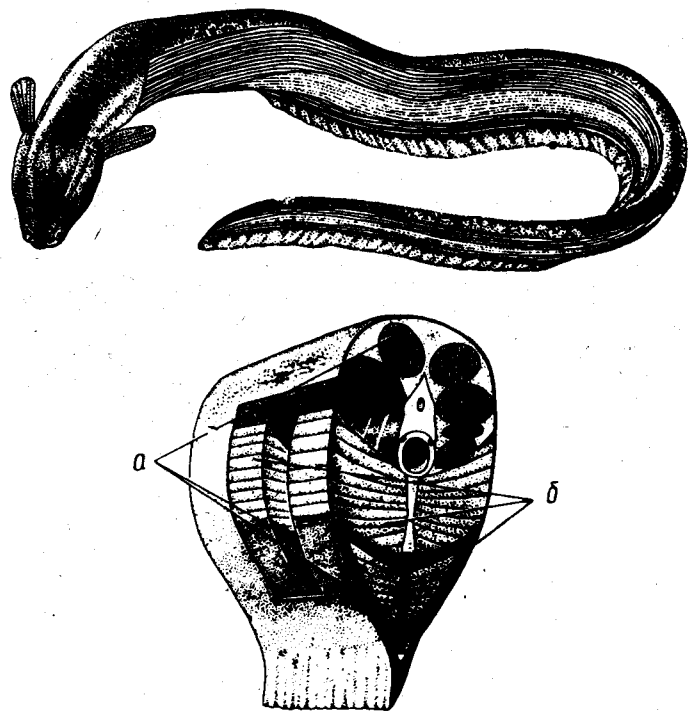


Рис. 48. Расположение электрических органов у электрического угря *Electrophorus electricus* (L.);
а — мышцы, б — электрические органы

ральных черепномозговых нервов. После нескольких разрядов рыба на некоторое время теряет способность продуцировать электричество.

Для защиты от хищников у многих рыб служит также иногда достигающий довольно мощного развития панцирь. У различных групп рыб панцирь развивается конвергентно (рис. 49). В одних случаях он образуется из разросшихся чешуй, в других — это костные пластинки. Но функция у всех подобных образований одна и та же — защитная.

Естественно, что рассмотренные защитные приспособления рассчитаны на оборону не только от хищных рыб, но и от других хищных организмов. Вместе с тем следует подчеркнуть, что мы остановились далеко не на всех способах защиты, вырабо-

тавшихся у рыб, а рассмотрели лишь наиболее широко распространенные.

Межвидовой паразитизм — довольно редкое явление у рыб. При этом наблюдаются явления паразитизма двоякого рода: 1) рыба-паразит более или менее быстро убивает своего хозяи-

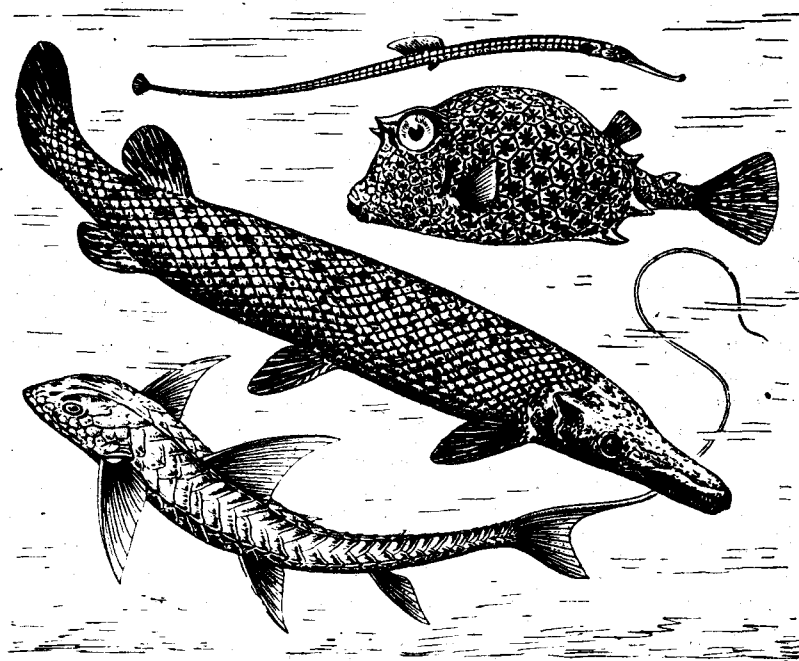


Рис. 49. Рыбы, покрытые панцирем (сверху вниз): морская игла (*Syngnathiformes*); кузовок (*Tetridontiformes*); каймановая щука (*Lepidosteiformes*); панцирный сом (*Cypriniformes*)

на; 2) рыба-паразит не убивает своего хозяина. В первом случае межвидовой паразитизм у круглоротых и рыб граничит с хищничеством. Такого рода явления мы наблюдаем у миксины. Обыкновенная миксина — *Myxine glutinosa* L. — вгрызается в тело живых рыб, постепенно поедая их внутренности и тем самым приводя к гибели своих жертв. Подобный же образ жизни ведут и глубоководные угри семейства *Simenchelidae*, вгрызающиеся в тело крупных рыб и питающиеся их внутренностями. Полупаразитический образ жизни накладывает как на миксину, так и на угря — *Simenchelys parasiticus* Gill. своеобразный отпечаток. Об изменении дыхательного аппарата миксины в связи с полупаразитическим образом жизни мы говорили выше (стр. 41). У *Simenchelys* жаберное отверстие очень мало и плотно закры-

вается. Как у миксины, так, правда в несколько меньшей степени, и у *Simenchelys*, кожа содержит большое количество слизоотделительных желез, очевидно понижающих своими выделениями силу трения паразита о стенки тела хозяина.

Примером паразитизма второго рода может служить взаимоотношение двух видов американских сомов. Так, сомик *Stegophilus* паразитирует в жаберной полости более крупного сома *Platystoma* и питается, высасывая кровь из жабр своего хозяина. По характеру действия он напоминает моногенетических сосальщиков.

У рыб наблюдается и коменсализм, т. е. форма взаимоотношений между животными, полезных для одной стороны и безразличных для другой. Наиболее характерным примером коменсализма являются взаимоотношения между акулой и рыбкой прилипало — *Echeneis naucrates* L. (рис. 50). У прилипало первый спинной плавник видоизменен в расположенную на верхней стороне головы и начале спины присоску, при помощи которой эта рыбка прикрепляется к акулам и путешествует вместе с ними, питаясь объедками с их стола. Прочность такого присасывания можно иллюстрировать хотя бы тем, что туземцы используют прилипало для ловли черепах. Они привязывают к хвосту прилипало тонкий шпагат и, увидев в воде черепаху, бросают рыбу рядом с ней. Прилипало тотчас же направляется к черепахе и присасывается к ее панцирю, а затем рыбак за бечевку осторожно подтягивает к себе свою добычу.

Некоторые рыбы объедают эктопаразитов, сидящих на коже других видов рыб. Так например, тихоокеанский губан *Labroides phthiophagus* Randall довольно часто объедает паразитов с кожи мурены *Gymnothorax meleagris* Shaw. Подобного рода отношения уже есть переход к симбиозу.

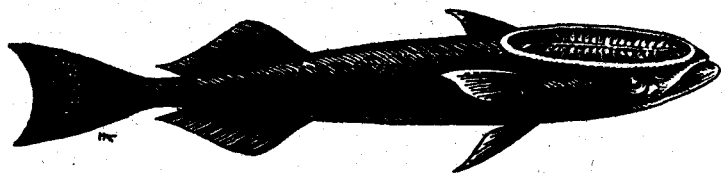


Рис. 50. Прилипало *Echeneis naucrates* L.

Примеров симбиоза между двумя видами рыб известно мало. Возможно, подобного рода отношения складываются между акулами и рыбой лоцманом — *Naucrates ductor* (L.). Эти небольшие рыбки следуют за акулами и бросаются на остатки пищи, выбрасываемые с кораблей, и другую упавшую в воду пищу, как бы указывая акуле на добычу. Акула никогда не ест держащихся около нее лоцманов. Возможно, что лоцман, дейст-

вительно, обладая более острым, чем акула, зрением, указывает ей добычу. Некоторые авторы отмечают, что лоцманы питаются паразитическими ракообразными, прикрепляющимися к коже акул. Однако более подробно этот вопрос еще не изучен.

Весьма сложные взаимосвязи имеют место между видами рыб на почве питания сходной пищей. Как указывалось выше,

взрослые особи видов, принадлежащие к одному фаунистическому комплексу, обычно питаются в основном разными кормами. Совпадение спектров питания имеет место у взрослых рыб в типичных условиях только за счет второстепенных для одного вида кормовых объектов. Так, например, как видно из приведенной схемы, у двух видов бычков: *Neogobius fluviatilis* (Pall.) и *Benthophilus macrocephalus* Pall, принадлежащих к одному и тому же морскому, понтическому комплексу, имеет место очень малое совпадение состава пищи (рис. 51). Сходная картина имеет место, например, в пищевых отношениях плотвы — *Rutilus rutilus* (L.) и окуня — *Perca fluviatilis* L., принадлежащих к одному бореальному равнинному комплексу. У этих видов в реках и озерах обычно имеет место расхождение спектров питания. Однако в измененных условиях водохранилищ может сложиться обстановка, обостряющая пищевые взаимоотношения видов. Например, из-за колебаний уровня часто исчезает подводная растительность со свойственной ей фауной. При этом виды одного и того же комплекса будут вынуждены перейти на питание одними и теми же кормами, что в условиях слабой обеспеченности пищей может вызвать обострение пищевых отношений.

Как отмечалось выше, наиболее острые противоречия из-за пищи возникают между видами рыб, занимающими в разных фаунистических комплексах сходные пищевые ниши. Например, в европейских равнинных озерах часто острые противоречия на почве питания личинками комаров толкунцов — Chironomidae — возникают между ершом — *Acerina cernua* (L.) (бореальный

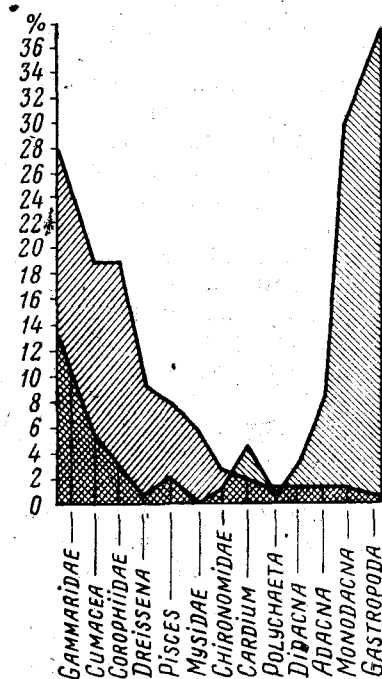


Рис. 51. Совпадение спектров питания *Neogobius fluviatilis* Pall. и *Benthophilus macrocephalus* Pall. (из Шорыгина, 1939)

равнинный комплекс) и лещем — *Abramis brama* (L.) (древний верхнетретишный комплекс). Сходный характер взаимоотношений наблюдается на почве питания зоопланктоном в Азовском море между тюлькой — *Clupeonella delicatula* (Nordm.) (пontiческий комплекс) и хамсой — *Engraulis encrasicolus* (L.) (средиземноморский комплекс).

Знание закономерностей межвидовых пищевых отношений имеет важное значение и при планировании акклиматизации новых видов рыб в те или иные водоемы.

Все сказанное выше относится, в первую очередь, к пищевым взаимосвязям взрослых рыб. У молоди, еще не перешедшей на питание кормом, свойственным взрослым рыбам, обычно наряду с большей стенофагией наблюдается и большее сходство в пище разных видов в пределах одного комплекса. Выход из противоречий на почве питания сходными кормами достигается у личинок разных видов или за счет высокой обеспеченности их пищей или путем расхождения в сроках нереста. У личинок рыб, принадлежащих к разным фаунистическим комплексам, обычно имеет место расхождение в сроках развития, а следовательно и питания сходными типами кормов.

У разных видов рыб могут иметь место и некоторые другие формы взаимоотношений. Например, использование сходных нерестовых станций и связанное с этим нарушение одним видом рыб условий нереста другого (например, иногда у дальневосточных лососей). Противоречивые взаимосвязи могут возникать между разными видами рыб и на местах зимовки. Но обычно эти формы связей не носят массового характера и не отражаются на динамике стада рыб.

МЕЖВИДОВЫЕ СВЯЗИ РЫБ И ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ

Весьма разнообразные связи имеют место в природе между рыбами и другими организмами (от вирусов и бактерий до человека). Естественно, что эти связи имеют весьма существенное значение в жизни рыб.

Бактерии и вирусы

Кроме того колоссального значения, какое бактерии имеют в жизни рыб, как и других организмов, участвуя в круговороте органического вещества в природе, бактерии имеют и специальное значение для рыб. Формы взаимосвязей рыб с бактериями весьма разнообразны.

Ряд серьезных заболеваний рыб — бактериального и вирусного происхождения. Так, например, злокачественная краснуха карпов — вирусное заболевание. Некоторую роль в ее ходе играет и бактерия *Pseudomonas plehniae*. Бактериального проис-

хождения также водянка, фурункулез и ряд других заболеваний (W. Schaperclaus, 1954), часто приводящих к массовой гибели рыб в прудовых хозяйствах.

У рыб вырабатывается ряд защитных приспособлений против бактерий. В частности, слизь, покрывающая тело рыбы, а также выделения из некоторых органов рыб (жабры, печень), обладают антибиотическими свойствами (Зотов, 1958).

С другой стороны, некоторые бактерии обладают лизирующими, разрушающими свойствами в отношении ряда грибных заболеваний рыб. Так бактерия № 29 подавляет развитие и лизирует гифы гриба сапролегнии, поражающего оболочку икринок (Мазилкин, 1957).

Бактерии иногда вызывают свечение рыб; у некоторых рыб в органах свечения живет специальная форма бактерий.

Некоторое значение бактерии, видимо, имеют и как пища рыб. Так, у амурского подуста — *Xenocypris macrolepis* Bl. — количество заглоченных вместе с грунтом бактерий в передней части кишечника больше, чем в задней, что указывает на их усвоение рыбой (Боруцкий, 1950). Пищей рыб могут служить не только бактерии, но и другие микроорганизмы. Так, кормление ряда видов рыб (осетры, живородящие карпозубые) дрожжами *Candida* показало, что рыбы их усваивают, хотя и растут хуже, чем при питании животной пищей (Асман, 1957). Очень существенно значение бактерий как пищи кормовых для рыб беспозвоночных (Жукова, 1957).

Растения

Из низших растений большое значение в жизни рыб имеют грибы. Некоторые грибы являются патогенными. Правда, они как, например, сапролегния, поражают икру и рыб обычно лишь при ослаблении организма рыбы или при нарушении условий обмена веществ, т. е. поражение сапролегнией чаще всего является вторичным. Нередко этот грибок поселяется на ранах у рыб и, постепенно разрушая ткани, при успешном развитии может привести к гибели особи.

Огромное значение в жизни рыб имеют хлорофиллоносные растения. Выделяя на свету кислород и поглощая углекислоту, растение способствует созданию более благоприятных условий для жизни рыб. При сильном же затемнении, когда фотосинтез не происходит, растения выделяют только углекислоту, и этот процесс может иногда достигнуть таких размеров, что приводит к гибели рыб в водоеме.

Растения имеют важное значение и как субстрат для икры многих рыб. Откладывая икру на растения, рыбы, с одной стороны, несколько защищают ее от хищников, а с другой, — помещают икру в более благоприятные для ее развития условия

гидрохимического режима. Так, например, сазан часто откладывает икру на заросли рдестов, где насыщение воды кислородом и днем и ночью значительно выше, чем в окружающих открытых участках водоема. Многие рыбы строят из растений специальные гнезда, в которых содержат икру. Подобного рода гнездо устраивают различные колюшки — *Gasterosteus*, *Pungitius*. Нечто вроде гнезда делает ильная рыба — *Amia calva* L. и др.

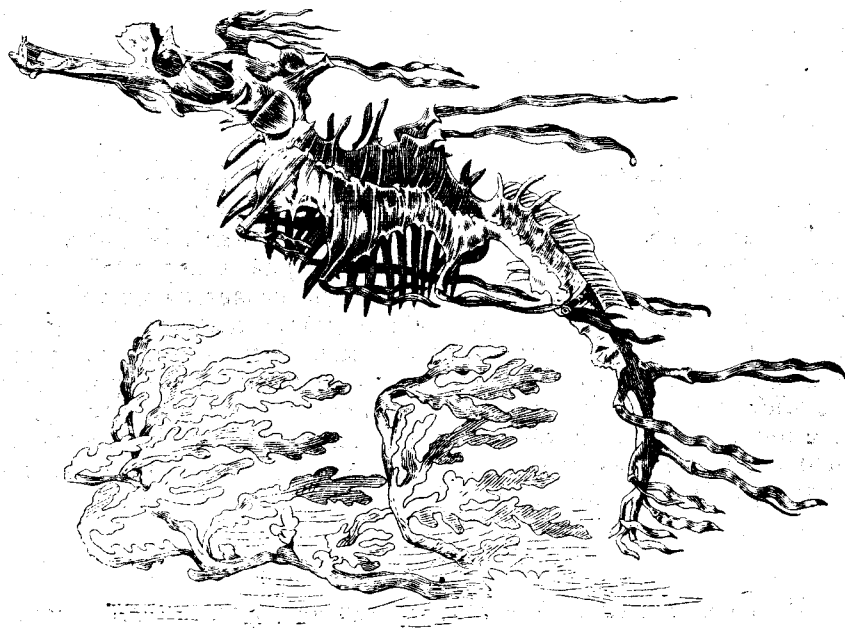


Рис. 52. Тряпичник *Phyllopteryx egues* Gunther

Растительность, как элемент ландшафта, имеет значение и для взрослых рыб. Многие рыбы специально приспособлены к жизни в зарослях. Они обладают соответствующей покровительственной окраской (см. выше о зарослевой окраске стр. 54) или особой формой тела, напоминающей те заросли, среди которых рыба обитает. Так, длинные выросты плавников у морского конька-тряпичника — *Phyllopteryx egues* Günther, — в сочетании с соответствующей окраской делают его совершенно незаметным среди подводных зарослей (рис. 52).

Молодь *Lobotes surinamensis* (Bloch.) из семейства Lobotidae, *Oligoplites saurus* (Bl. и Sn.) и некоторых других рыб по внешнему виду напоминает плавающие в воде листья мангровых деревьев. Рыбка *Chaetodipterus faber* (Broussonet) подражает плывущим в воде стручкам (Breder, 1942).

Большое значение хлорофиллоносные растения имеют и как пища рыб. Правда, в водоемах высоких широт с коротким вегетационным периодом растительноядные рыбы отсутствуют. Но по мере продвижения в более низкие широты сначала появляются факультативные фитофаги, такие как плотва и серебряный карась, у которых растительность имеет в пище подчиненное значение, ибо основу последней составляют животные организмы. В еще более низких широтах с большей продолжительностью периода вегетации роль растительности в пище рыб становится все больше и больше. При этом часть видов рыб полностью переходит на питание растительностью, в связи с чем у них вырабатывается ряд специальных приспособлений для захватывания, измельчения и усвоения растительной пищи (см. ниже в главе питание, стр. 252).

Пищей рыб служат как планктонные водоросли, которыми питаются, например, амурский толстолоб — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) из карповых, тихоокеанская сардина — *Sardinops sagax melanosticta* (Schl.) из сельдевых, *Tilapia esculenta* Graham. из семейства Cichlidae и многие другие. Обрастаниями из нитчатых водорослей (перифитон) питается, например, храмуля — *Varicorhinus heratensis* Key. и подуст — *Chondrostoma nasus* (L.) из карповых. Наконец, макрофитами питаются в нашей фауне белый амур — *Ctenopharyngodon idella* (Val.) и красноперка — *Scardinius erythrophthalmus* (L.).

Среди морских рыб растительноядных форм меньше, чем среди пресноводных. Многие рыбы употребляют в пищу растительный детрит (амурский подуст — *Xenocypris*, личинки миног, некоторые Cichlidae и др.).

Растения наряду с большой положительной ролью, которую они играют в жизни рыб, имеют и отрицательное значение. Некоторые растения, как, например, пузырчатка — *Utricularia*, специально приспособились к питанию водными животными и, в том числе, личинками рыб (Родионова, 1959). На тонких стеблях у этого растения сидят вильчатые листья, снабженные пузырьками. Каждый пузырек имеет входное отверстие, закрывающееся клапаном так, что может пропускать животных только внутрь, но не наружу (рис. 53). В эти пузырьки очень часто попадают различные животные и в том числе только что вышедшие из икры личинки рыб. Попавшее в пузырек животное, лишенное возможности выйти, погибает, разлагается, и продукты его распада усваиваются пузырчаткой. Личинок рыб иногда потребляют также *Aldrovandia*, но способ лова рыбок у этого растения — иной, чем у пузырчатки. Листья *Aldrovandia* складываются вместе и образуют раскрывающуюся камеру, внутренняя сторона которой покрыта волосками. Когда к этим волоскам прикасается какое-либо животное, листок захлопывается, и животное оказывается пойманным.

Кроме вреда, приносимого хищными растениями рыбам путем поедания их личинок, эти растения оказывают определенное влияние и на кормовую базу рыб, поедая планктонных ракообразных. Так, пузырчатка в Рыбинском водохранилище оказы-

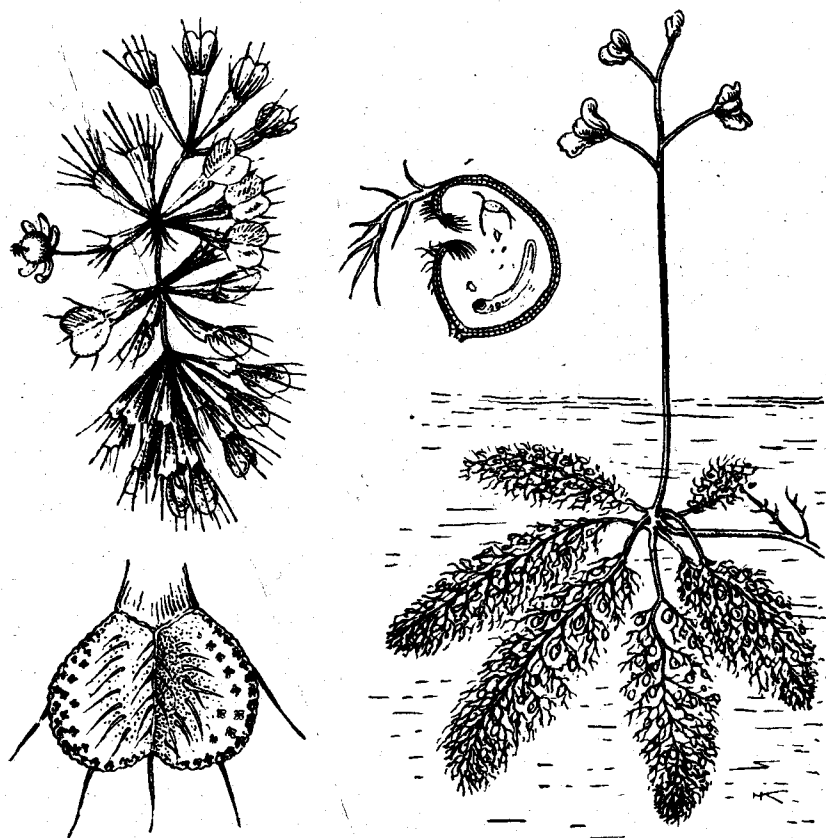


Рис. 53. Рыбоядные растения: слева *Aldrovandia*; справа — пузырчатка *Utricularia* (из Липина, 1950)

вает сильное влияние на количество планктона в зарослях. По наблюдениям за период с 26. VI по 19. VII 1957 года 71,8—78% пузырьков этого растения (в среднем на разных станциях) содержали планктонных ракообразных. Основную массу составляли ветвистоусые рачки, далее веслоногие и ракушковые. Биомасса планктона в зарослях, где пузырчатки много, была более, чем в десять раз, беднее по сравнению с близко расположенными участками, свободными от этого растения.

В среднем одновременно одно растение содержало от 1779 до

3570 захваченных организмов; средняя их биомасса составляла 0,108 г (Родионова, 1959).

Однако вред, наносимый насекомоядными растениями рыбам, все же сравнительно невелик.

Некоторое отрицательное влияние на рыб оказывает массовое зарастание водоемов жесткой растительностью. Кроме поглощения из воды минеральных веществ, жесткая растительность ухудшает и режим водоема. В связи с этим во многих водоемах ведется борьба с жесткой растительностью как выкашиванием, так и путем применения гербицидов.

Рыбы и другие животные

Почти все группы животных организмов связаны с рыбами той или иной формой взаимоотношений.

Простейшие

В жизни рыб одноклеточные организмы играют большую роль. Многие рыбы на ранних стадиях развития питаются различными простейшими, главным образом, инфузориями. Так, например, как в естественных условиях, так и в аквариуме молодь лабиринтовых первое время по выходе из икры питается исключительно простейшими. Молодь многих других рыб также питается простейшими, но они для взрослых рыб как объект питания не имеют существенного значения. Довольно существенную роль играют простейшие — Tintinoidea в пище личинок океанической сельди на первых этапах их активного питания (Lebour, 1918, 1919, 1920; Hardy, 1924). У личинок хамсы Tintinoidea встречаются в пище до достижения рыбками 10 мм длины; встречаемость этих простейших в их кишечниках составляет для рыбок 4—6 мм — 100%, 6—8 мм — 60% и 8—10 мм — 16,6% (Бокова, 1955).

Получение точных данных о роли простейших в пище рыб однако крайне затруднено тем, что при вскрытии кишечника обычно их не удается обнаружить, и как объект питания они недоучитываются.

Очень велико отрицательное значение простейших для рыб, поскольку многие простейшие являются возбудителями серьезных заболеваний рыб и часто приносят огромный ущерб прудовым хозяйствам.

Среди паразитов рыб встречаются представители всех классов типа простейших: жгутиковых (Flagellata), корненожек (Rizopoda), споровиков (Sporozoa) и инфузорий (Ciliata).

Жгутиковые паразитируют на коже, в кишечнике и в крови рыб. Такая болезнь, как костиазис, вызывается жгутиковым *Costia nacratrix* (Henneguy) и приносит огромный вред рыбно-

му хозяйству, уничтожая большое количество форелей, карпов и других рыб. Этот паразит поражает кожу, разрушая эпидермис. В кишечнике рыб паразитирует *Octomytus*, найденный у форели, и *Gryptobia*, обнаруженный у пинагора. Среди жгутиконосцев, паразитирующих в крови рыб, следует отметить некоторые виды *Trypanosoma*, найденные в крови скатов, акул, лещей, окуней, камбал и других (рис. 54).

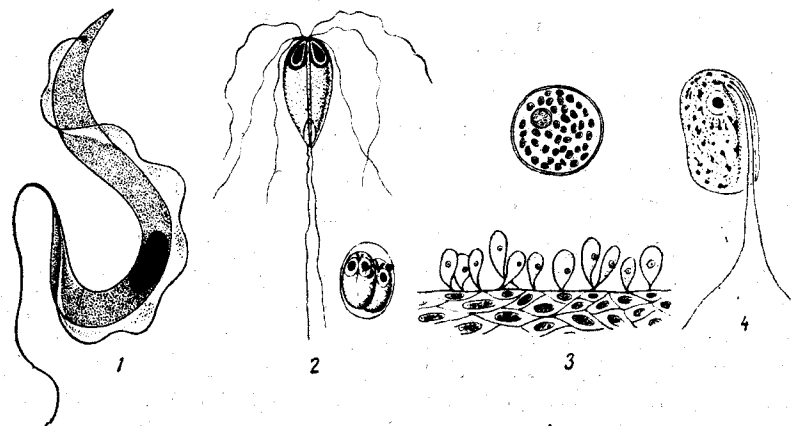


Рис. 54. Жгутиковые (*Flagellata*) — паразиты рыб:
1 — *Trypanosoma*; 2 — *Octomytus* и его циста; 3 — *Costia* на коже рыбы; 4 — циста *Costia* (из Догеля, 1939)

В крови горбуши — *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. — в большом количестве встречаются *Trypanoplasma*, которая иногда

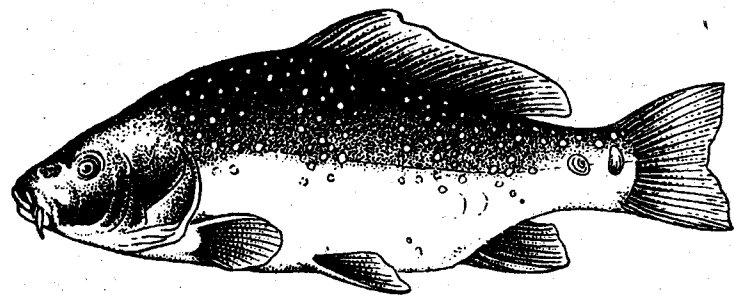


Рис. 55. Карп, зараженный споровиком *Muxobolus* (из Ляймана, 1959)

вызывает массовую преднерестовую гибель этих рыб (Макеева, 1957). Эти паразиты были найдены в крови у линя, гольяна, стерляди и других пресноводных рыб, а также у некоторых морских рыб у берегов Австралии. Промежуточным хозяином *Trypanoplasma* в пресных водах служат рыбы пиявки.

Корненожки поражают у рыб, главным образом, органы пищеварения и выделения.

Из простейших наиболее серьезное патогенное значение имеют различные споровики (рис. 55). Так, на коже рыб паразитируют *Muxobolus*, вызывающие образование вздутий и язв различной величины. Хрящевые части скелета и мозг поражает споровик *Lentospora*, часто приводящий к массовой гибели рыб в форелевых прудовых хозяйствах.

На рыбах паразитируют также инфузории. Так, на жабрах и коже живут *Chilodonella* и *Ichthyophthirius*, а в кишечнике встречается *Balantidium*.

Кишечнополостные

Как объекты питания рыб кишечнополостные не имеют большого значения. Они встречаются в пище ряда тропических морских рыб, например, из семейства *Leiognathidae* (Tham Ah Kow, 1950), но в небольшом количестве.

Среди кишечнополостных имеется ряд эндо- и эктопаразитов рыб. *Polypodium hydriforme* Uss. поражает половые продукты волжской стерляди. Из колониальных форм *Hydrichthys* паразитирует на рыбах Южной Африки.

Но основной вред рыбам причиняют хищные кишечнополостные как сидячие, так и свободно плавающие. Гидра и многие морские колониальные формы захватывают щупальцами молодь рыб и питаются ею. Гидра часто наносит заметный ущерб рыбному хозяйству, уничтожая личинок рыб. Большое значение как пожиратели рыб имеют медузы и некоторые гребневики. Из семисот с лишком известных видов морских медуз для двадцати семи установлено, что они питаются рыбами. Но несомненно, что и многие другие виды медуз также потребляют в пищу рыб. Так, Бибб (Beebe, 1936) наблюдал у берегов Гаити тысячи медуз — *Linuche unguiculata*, многие из которых захватили молодь рыб (рис. 56). Добыча сначала поражается стрекательными клетками, затем захватывается щупальцами и препровождается в рот. Объектами пищи медуз чаще становятся мальки и личинки камбал, песчанок, трески. Медузы нападают также на взрослых морских игл и многих других рыб. При этом очень часто маленькие медузы нападают на рыб, значительно превосходящих их по размерам. С другой стороны, среди кишечнополостных и рыб мы находим примеры симбиоза. Так, некоторые рыбы из семейства *Pomacentridae* живут среди щупалец гигантских морских анемонов *Stoichactis* и *Discosoma*, широко распространенных в Индопацифике. Живущие среди щупалец морских анемонов рыбки *Amphiprion percula* (Lac.), *A. frenatus* (Brev.), *A. perederaion* (Bl.), *Premnas biaculeatus* (Bloch) и др. имеют маленькие размеры и весьма ярко окрашены. Совершенно несомненно, что мы имеем здесь

дело с симбиозом, ибо в то время как всякое животное, попадающее в район расположения щупалец анемоны, немедленно поражается, *Amphiprion*, например, плавает среди них совершенно безнаказанно, питается обьедками «со стола» анемоны и даже иногда собирает остатки пищи со щупалец. Анемона



Рис. 56. Медуза, поймавшая рыб

в свою очередь пользуется остатками пищи, добытой рыбой. Интересно, что *Amphiprion*, схватив свою добычу, приносит ее в свой «дом», где и съедает, а обьедки остаются анемоне. Голландские исследователи указывают также, что *Amphiprion* содействует движению воды перед щупальцами анемоны. Каждый вид *Amphiprion* связан с определенным видом анемон и, будучи посажен в аквариум, где находятся особи другого вида, к ним не приближается (Nerge, 1936). Около одной морской анемоны держится иногда до десятка рыбок.

Другой пример симбиоза кишечнорастных и рыб мы

можем наблюдать и в наших водах. Под колоколом крупной арктической медузы — *Cyanaea capillata* (L.) — очень часто держится большое количество молоди пикши, трески и других рыб. При этом иногда мальки, так же как и *Amphiprion* у актиний, обьедают остатки пищи, налипшие на щупальцах медуз. Медузы мальков не трогают. Здесь, так же как и в первом случае, мы имеем пример симбиоза. Подобное сожительство медуз и молоди рыб известно и в тропических водах. Так, Бииб и Ти Ван (Veebe and Tee Van, 1928) указывают, что близ Гаити под колпаком одной медузы держится иногда свыше 300 мальков рыб одновременно, и медузы им никакого вреда не причиняют.

Некоторые кишечнорастные, питаясь теми же кормами, что и рыбы, влияют на их кормовую базу. Так, например, гребневик *Balinopsis*, поедая в Северной Атлантике планктонных ракообразных, оказывает существенное влияние на кормовую базу океанической сельди.

Интересно, что другой гребневик *Beroe cucumis* Fabr, поедая *Balinopsis*, оказывает таким путем положительное влияние на кормовую базу сельди, уничтожая массового потребителя ее кормов (Камшилов, 1955).

Коловратки

Существенное значение в жизни пресноводных рыб имеют коловратки. У очень многих рыб на одном из первых этапов внешнего питания коловратки составляют основу пищи. В Волге у личинок проходных сельдей размером от 6 до 10 мм основу пищи составляют коловратки — *Diurella*, *Brachionus*, *Asplanchna* и их яйца (Сушкина, 1940). То же самое наблюдается и в пище личинок дунайской сельди — *Caspialosa kessleri pontica* Eichv. (Зайцева, 1953).

Для молоди многих карповых, как и для большинства пресноводных рыб, коловратки также являются основными кормовыми организмами. Так например, у востробрюшки — *Hemiculter leuciscus* Bas. в Амуре у рыбок до 22 мм коловратки составляют более 50% по числу штук от всех пищевых организмов в кишечнике. У личинок (5,5—7 мм длины) серебряного карася в Амуре основу пищи тоже составляют коловратки (Никольский, 1956).

Коловратки могут оказывать на рыб и некоторое вредное влияние. Так, коловратки — *Proales daphnicola* Thomson, живущие на дафниях, прикрепляются к ним при помощи специальных ловчих нитей, в которых легко запутываются и личинки карпа. В экспериментальных условиях при наличии не менее одной коловратки *Proales* в 1 см³ воды личинки карпа от 5 до 8 мм длины быстро запутывались в таких ловчих нитях и погибали (Богословский, 1955).

Черви

Черви имеют существенное значение в жизни рыб как морских, так и пресноводных. Очень многие представители различных групп червей служат пищей рыбам.

В пище пресноводных рыб существенную роль играют свободноживущие круглые черви. Так, в Волге, по данным Л. А. Алявдиной (1929), лещ и синец потребляют в пищу в довольно большом количестве круглых червей. Эти черви были зарегистрированы в пище 17% всех исследованных синцов

и 8% лещей. В пище волжских рыб преобладают *Dorylaimus stagnalis* Dujardin.

Еще более важными кормовыми для рыб организмами являются малощетинковые черви. Они встречаются в пище большинства пресноводных бентосоядных рыб, питающихся инфузой — т. е. беспозвоночными, живущими в грунте. Так, например, у обыкновенного пескаря в водоемах окрестностей Москвы они иногда составляют более 50% от всей пищи. У шиповки во многих районах Амура 100% кишечников содержит в пище малощетинковых червей. Надо, однако, отметить, что поскольку круглые и, особенно малощетинковые, черви очень быстро перевариваются, то их роль в пище рыб (по данным вскрытия кишечников) обычно оказывается несколько приуменьшенной.

Малощетинковые черви являются важным кормом молоди рыб на наших рыбоводных заводах, где устраиваются специальные цеха для разведения живых кормов. Из малощетинковых червей разводится обычно *Enchytraeus albidus*, причем на некоторых рыбоводных заводах уже достигнута продуктивность до 3—5 кг червей на 1 м² площади грунта, где выращиваются черви (Константинов и Константинова, 1957). Для того, чтобы сделать энхитреид более полноценным кормом для рыб, им в пищу добавляются необходимые соли и витамины.

В морских водоемах существенную роль в пище рыб играют многощетинковые черви. Так, по данным Зацепина (1939), в пище пикши — *Melanogrammus aeglefinus* L. — сидячие многощетинковые черви составляют в различных районах Баренцева моря от 10 до 20%. Важнейшими потребителями многощетинковых кольцецов Азовского моря являются осетр и лещ. В целях повышения кормности Каспия в него из Азовского моря в 1934 году был перевезен многощетинковый червь *Nereis succinea* Leuckart, который стал важным кормовым объектом для осетровых рыб Каспия, нередко попадает в пищу и некоторых других рыб (лещ, вобла). Однако в то же время *Nereis* в Каспии оказывает, видимо, путем выедания и некоторое отрицательное влияние на численность личинок комаров толкунцов и на малощетинковых червей.

Наряду с большой положительной ролью, которую играют черви как пища рыб, весьма велико и отрицательное влияние червей на рыб, в первую очередь, как их паразитов.

У большинства промысловых рыб почти не встречаются особи, не зараженные тем или иным видом паразитических червей. Среди сосальщиков имеется огромное количество паразитов рыб, поражающих как наружные, так и внутренние органы. Моногенетические сосальщики паразитируют обычно на жабрах у рыб. Так, например, на жабрах осетровых паразитирует *Nitzschia sturionis* (Abildg), приводящая иногда к массовой гибели этих рыб от истощения, вызванного большой потерей крови.

У некоторых рыб на жабрах скопляется более 500 экземпляров этого паразита, потребляющих огромное количество крови и нарушающих нормальный ход кровообращения. В 1936 году на Аральском море имела место массовая эпизоотия у шипа — *Acipenser nudiventris* Lov., когда погибло большое количество особей. На жабрах у карпа паразитирует сосальщик — *Dactylogyrus vastator* (Nybelin). Заражение происходит через свободноплавающих личинок, которые первое время передвигаются в воде при помощи ресничек. После периода свободной жизни личинка прикрепляется к рыбе, сбрасывает ресничный покров и держится на теле рыбы при помощи своих крючков. Этот сосальщик поражает, главным образом, молодых особей карпа и у рыб старших возрастов встречается реже. Возможно, это объясняется возрастными изменениями в строении жабр рыбы, очевидно затрудняющими условия прикрепления паразита.

В последние годы на карпе в Европейской части СССР был обнаружен близкий вид моногенетического сосальщика — *Dactylogyrus solidus* Achmerow, видимо занесенный вместе с акклиматизированным здесь дальневосточным сазаном. При акклиматизации новых видов рыб необходим очень строгий контроль, чтобы избежать заноса паразитов. Новые паразиты, к которым местная фауна не приспособлена, часто могут вызывать очень сильные эпизоотии.

Большинство других сосальщиков из Monogenea также локализуется на жабрах или на коже рыб. В отличие от них дигенетические сосальщики — Digenea, развитие которых происходит с одним или двумя промежуточными хозяевами, поражают главным образом внутренние органы рыб. Дигенетические сосальщики, как, например, *Vucephalus polymorphus* Baer, локализуются в кишечнике, откуда их яйца попадают в воду и заражают различных моллюсков, где и проходит их дальнейшее развитие до стадии церкарий. Вышедшие в воду церкарии попадают под кожу мирным рыбам, где инкапсулируются. Хищные рыбы, поедая мирных получают этого сосальщика в виде кишечного паразита. Для некоторых форм паразита окончательным хозяином являются водоплавающие птицы, заражающиеся при поедании рыб.

Некоторые дигенетические сосальщики локализуются в почках и мочевом пузыре. В качестве примера рассмотрим *Catopteroideus macrocotyle* Lüke. Заражение этим червем происходит следующим путем: яйца паразита попадают с водой в промежуточного хозяина — моллюска *Dreissena*. Из моллюска церкарии выходят уже в виде цисты с редуцированным хвостом и всплывают в поверхностные слои воды, где случайно вместе с водой заглатываются рыбами; попадая в кишечник, добываются до мочеточников, а затем и до почек. Поражают диге-

нетические сосальщики и нервную систему рыб. Так, в мозговой жидкости локализуются многие черви из рода *Tolyclcephus*. Встречаются дигенетические сосальщики также в желчном пузыре, кровеносной системе и других органах рыб.

Весьма большое значение как паразиты рыб имеют и ленточные черви — Cestodes. Наибольший вред рыбному хозяйству приносит ремнец — *Ligula intestinalis* (L.) (рис. 57). Окончательным хозяином ремнеца являются рыбоядные птицы, у которых паразит локализуется в кишечнике.

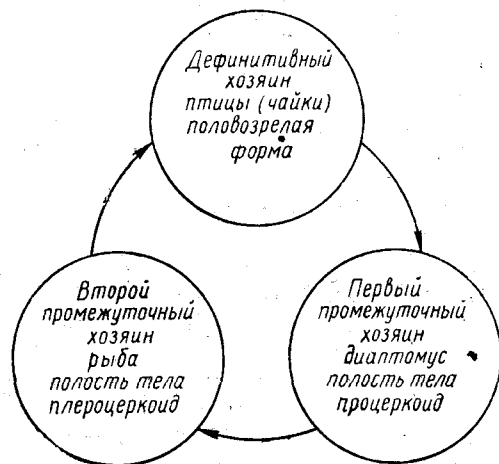


Рис. 57. Цикл развития ремнеца *Ligula* (из Ляймана, 1939)

В птицу ремнец попадает из полости тела рыбы. Первым хозяином этого паразита являются веслоногие рачки. Ремнец наносит значительный ущерб рыбному хозяйству, часто вызывая массовую гибель рыб. Лигулез вызывает у рыбы замедление роста, нарушение обмена веществ и, при сильном развитии паразита, смерть рыбы.

Когда полостные паразиты, часто во множестве поражающие организм рыбы, достигают больших размеров, рыба теряет способность плавать (рис. 58) и, поднимаясь в поверхностные слои воды, становится легко доступной для рыбоядных птиц.

При строительстве на реках большого числа водохранилищ создаются благоприятные условия для развития ремнеца, так как в водохранилищах планктонные ракообразные оказываются более обильными, чем в реках. Одновременно создаются благоприятные условия и для жизни рыбоядных птиц. Ремнец поражает в водохранилищах различные виды рыб, в частности, уклейку *Alburnus alburnus* (L.) и плотву *Rutilus rutilus* (L.). Часто поражаются ремнем также лещ, караси и другие, обычно мирные, рыбы.

Многие другие ленточные черви локализуются в кишечнике рыбы. При этом иногда взрослые особи находятся в кишечнике, а личинки паразитируют в каком-нибудь другом органе. Так, у *Triaenophorus nodulosus* взрослые особи живут в кишечнике рыбы, а личинки поражают ее печень. *Triaenophorus crassus* Ford в виде цист живет в мясе ряда сигов Канады. Для одних

видов, как, например, для *Coregonus tullibee* (Rich.), он является обычным паразитом; для других *C. clupeiformis* Mitch. — случайным. У *C. tullibee* (Rich.), адаптированного к паразитизму *Triaenophorus crassus* Ford, увеличение числа цист в мясе вызывает меньшее снижение веса рыбы, чем у неадаптированного к этому паразиту *C. clupeiformis* Mitch. (Miller, 1945).

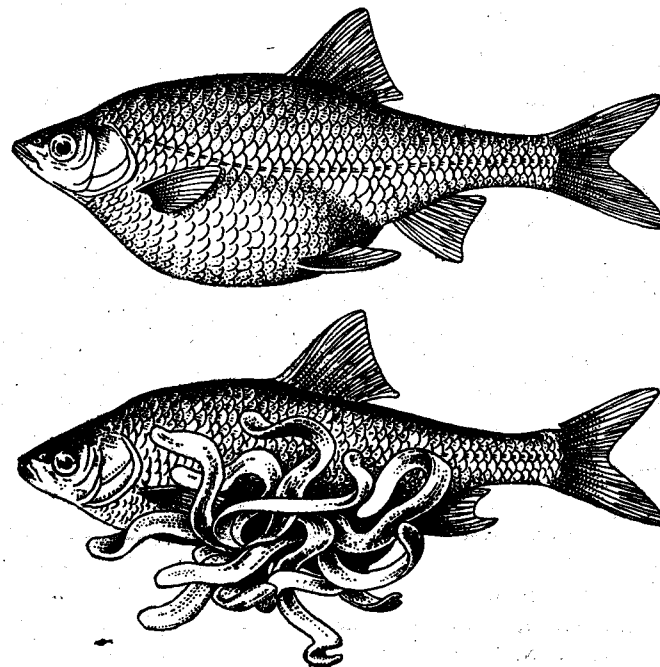


Рис. 58. Плотва, пораженная ремнем *Ligula*; внизу вскрытый экземпляр

Многие рыбы являются промежуточными хозяевами ленточных червей, половозрелая стадия которых паразитирует в кишечнике человека (рис. 59). Так, *Diphyllobotrium latum* (L.) во взрослом состоянии живет в кишечнике человека, а финны его находятся в мускульных тканях рыбы. Заражение человека происходит при питании недостаточно проваренной или прожаренной рыбой.

Широкое распространение в Китае имеет другой вид — *Botriocephalus gowkongensis* Uch. У зараженных этим паразитом молодых особей белого амура — *Ctenopharyngodon idella* (Val.) — снижается упитанность, а иногда вдвое падает количество эритроцитов в крови (Liao и Shih, 1956).

Большое значение как паразиты рыб имеют и круглые чер-

ви — Nematodes. Локализуются круглые черви в самых разнообразных органах рыб. Они поражают кишечник, плавательный пузырь, печень, брюшину, мускулы, кожу и т. д. Некоторые из них развиваются с промежуточным хозяином. Так, например, *Camallanus lacustris* (Loega), локализирующийся во взрослом состоянии в кишечнике рыбы, имеет промежуточным хозяином

водяного ослика — *Asellus aquaticus* L. У некоторых круглых червей, как, например, у *Raphidascaris acus*, развитие протекает без промежуточного хозяина, однако хищные рыбы заражаются, поедая мирных рыб, в печени и брюшине которых находятся личинки этого червя (рис. 60). Подобный «полупромежуточный хозяин» называется резервуарным хозяином.

Паразитами многих рыб являются также

скребни Acanthocephala. Эти черви локализуются, главным образом, в кишечнике. Они обычно имеют одного, а иногда и двух промежуточных хозяев.

Вред, наносимый многощетинковыми кольчецами рыбам, сравнительно очень невелик. Лишь немногие из этих червей являются наружными паразитами рыб. Так, например, на плавниках рыб паразитируют представители семейства Ichthyotomidae и, в частности, *Ichthyotomus sanguinarius*, который при помощи рта прикрепляется к плавникам рыб (главным образом, угрей) и питается их кровью (рис. 61).

В заключение обзора роли червей как паразитов рыб необходимо упомянуть о пиявках. Пиявки могут воздействовать на рыб различным образом: раздражая рыбу путем укусов, высасывая кровь, как переносчики инвазий и, наконец, создавая благоприятные условия для заражения рыбы бактериями и грибами. На рыб могут нападать различные пиявки. Наиболее обычна в наших водах пиявка землемер — *Piscicola geometra* L., прикрепляющаяся в различных местах тела рыбы. При одновременном нападении большого количества пиявок на одну рыбу она гибнет. Так, например, известны случаи массовой ги-

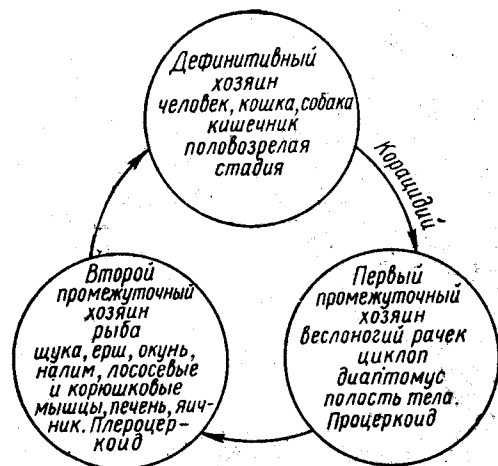


Рис. 59. Цикл развития широкого лентеца — *Diphyllobotrium latus* (L.) (из Ляймана, 1939)

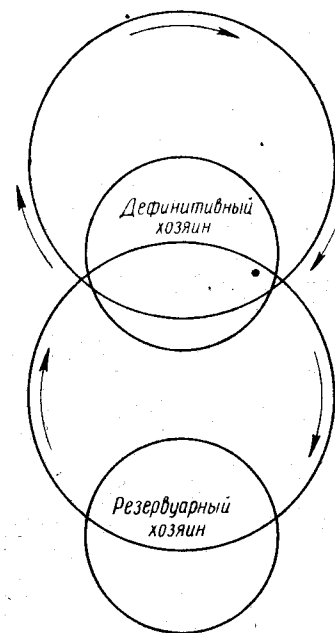


Рис. 60. Цикл развития *Raphidascaris* (с наличием резервуарного хозяина) (из Ляймана, 1939)

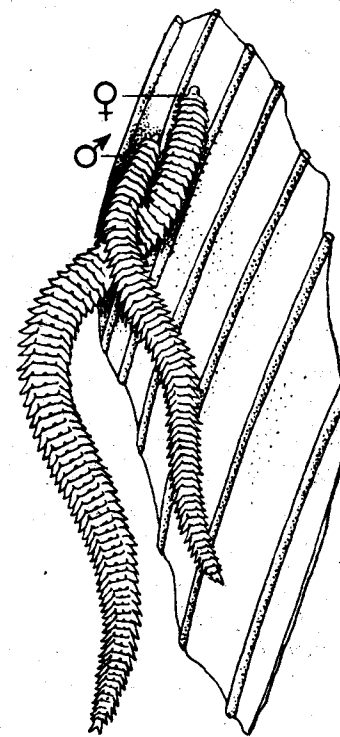


Рис. 61. Паразитический многощетинковый червь *Ichthyotomus sanguinarius* на плавнике рыбы (из Fauvel, 1923)

бели лососевых, жабры которых были поражены пиявкой *Cystobranhus*. О роли рыбных пиявок как переносчиков паразитических простейших говорилось выше (см. стр. 120).

Моллюски

Формы связей рыб с моллюсками весьма разнообразны. Это и отношения «пища — потребитель» (причем, как рыбы питаются моллюсками, так и моллюски — рыбами), это и явления паразитизма и комменсализма.

Как в пресных, так и в морских водах моллюски служат важнейшим объектом питания рыб. Основное значение как пищи имеют для рыб донные моллюски, но некоторую роль играют и пелагические (Pteropoda), например, *Clione limacina* Phipps в пище трески и пикши.

В Северном Каспии у основных промысловых видов рыб,

питающихся бентосом, различные моллюски составляют в пище по весу весьма значительный процент (табл. 5). Многие виды, как, например, каспийская вобла, почти целиком питаются за счет этой группы животных.

Таблица 5
Потребление моллюсков рыбами в Северном Каспии

Рыба Кормовой организм	Вобла	Лещ	Русский осетр	<i>Neogobius caspius</i>	<i>Neogobius fluviatilis pallasi</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Bentophilus macrocephalus</i>
<i>Monodactyla</i>	16,0	1,0	—	—	0,6	3,4	29,6
<i>Adacna vitrea minima</i>	14,0	8,0	1,3	4,0	1,0	—	6,5
<i>A. plicata</i> , <i>A. laeviscula</i>	1,5	—	—	—	—	—	—
<i>Didacna trigonoides</i>	5,5	0,7	—	4,0	1,0	3,7	3,0
<i>Cardium edule</i>	1,3	0,003	—	10,0	2,0	20,5	5,0
Все Cardidae	38,3	9,7	1,3	18,0	4,6	27,6	44,1
<i>Dreissena polymorpha</i>	42,1	2,1	0,2	—	9,0	13,6	0,2
<i>Mutillaster lineatus</i>	—	—	—	—	—	5,0	—
Gastropoda	2,0	0,1	—	—	0,7	8,0	35,0
Все моллюски	82,4	11,8	1,5	18,0	14,3	54,2	79,3

В других внутренних морях роль моллюсков как кормовых для рыб организмов также очень велика. *Acipenser nudiiventris* Lov. в Аральском море в период нагула в открытой его части питается почти исключительно двустворчатым моллюском — *Adacna minima*.

Существенную роль играют моллюски в пище рыб и в пресных водах. Так, одним из важных объектов питания бентосоядных рыб в Великих озерах Северной Америки являются Sphaeriidae.

Из рыб, населяющих реки Дальнего Востока, моллюски являются основной пищей у черного амура — *Mylopharyngodon piceus* Rich. и коня-губаря — *Hemibarbus labeo* Pall. В связи с питанием моллюсками у рыб вырабатываются соответствующие приспособления, связанные, главным образом, с раздвиганием их раковины.

Ряд видов рыб использует двустворчатых моллюсков как нерестовый субстрат. Икру в мантийную полость моллюсков откладывают горчаки — *Rhodeus*, *Acanthorhodeus* и др. и некоторые пескари — *Chilogobio*. Это обеспечивает защиту икры от врагов,

а также защиту от обсыхания в случае колебаний уровня водоема, так как большая часть моллюсков при падении уровня успевает уползти в глубь водоема. В связи с откладкой икры внутрь моллюска у рыб, их икры и эмбрионов вырабатывается ряд приспособлений (см. ниже стр. 164). Эта форма связи рыб и моллюсков подходит под понятие «комменсализма». Для моллюска, видимо, эта связь не имеет положительного значения.

✓ В свою очередь, некоторые моллюски поедают рыб, причем иногда в довольно значительном количестве. Так, водящаяся в Северной Атлантике каракатица — *Illex illecebrosus* (Le Sueur), как видно из приведенных в табл. 6 данных, в районе Ньюфаундленда уничтожает большое количество промысловой рыбы (Squires, 1957).

Таблица 6
Состав пищи каракатицы *Illex* в районе Ньюфаундленда
(в % по частоте встреч)

Длина мантии каракатицы (см)	10—12	13—15	16—18	19—21	22—24	25—27	28—30
Виды пищи							
Мойва	—	9,9	9,3	16,5	4,7	1,4	—
Морской окунь	5,9	15,9	5,4	6,9	2,7	2,8	12,5
Тресковые (треска и пикша)	—	1,5	9,3	—	4,1	2,8	—
Неопределенная рыба	5,9	13,9	18,2	27,4	46,6	55,6	50,0
Всего с рыбной пищей	11,8	37,3	42,2	50,7	58,2	62,5	62,5
Всего с беспозвоночными	88,2	74,3	84,3	43,8	37,8	26,4	25,0

В значительной степени рыбной пищей питается каракатица — *Sepioteuthis arctipinnis* Gould., в массах встречающаяся у побережья Индии. Из 485 исследованных, содержавших пищу кишечника этой каракатицы, 73% содержали остатки рыб (Virabandra Rao, 1954). Питаются рыбой и многие другие головоногие моллюски. Некоторые из них питаются тем же кормом, что и рыбы (например, пелагическими ракообразными — Euphausiidae) могут оказывать отрицательное влияние на кормовую базу пелагических рыб.

Значение моллюсков как паразитов рыб очень невелико. На рыбах паразитируют только некоторые личинки — глохидии двустворчатых (*Unio* и *Anodonta*). Глохидии, оказавшись вне материнского организма, при прикосновении к телу рыбы захлопывают створки и таким способом прикрепляются к своему хозяину, локализуясь главным образом на жабрах

и плавниках. В результате раздражения эпителий рыбы в месте прикрепления гложидия начинает довольно быстро разрастаться вокруг него. Обросшие эпителием глохидии имеют вид белых крупинок или бугорков. Питаются они за счет тканей и соков хозяина. Продолжительность пребывания в таком состоянии у различных видов моллюсков варьирует от 10 до 75 дней. Даже у одного и того же вида сроки пребывания изменяются в зависимости от температуры и ряда других факторов. По окончании периода развития ткань рыбы, окружающая моллюска, лопается, и он выходит на свободу. Гложидии оказывают на рыбу истощающее влияние лишь в том случае, если они поражают ее в большом количестве. Случаи гибели рыб от поражения гложидиями в естественных условиях неизвестны. Интересно, что многие виды рыб являются иммунными по отношению к гложидиям, и последние, будучи окружены тканями хозяина, постепенно уничтожаются его лейкоцитами.

Ракообразные

По своему значению ракообразные в жизни рыб занимают несомненно одно из первых мест среди других животных, главным образом, как кормовые для рыб организмы.

Большинство видов рыб как хищных, так и мирных (и бентосоядных, и планктоноядных, и растительноядных) в своем развитии проходят этапы, когда они употребляют в пищу планктонных ракообразных и, в первую очередь, веслоногих рачков. Ракообразные являются основной пищей для молоди хищников, например, щуки от 13-ти до 60—70 мм длиной (Шамардина, 1957) и судака 5,5—25 мм; а также молоди растительноядных рыб, например, белого амура — *Ctenopharyngodon idella* (Val.) 11—27 мм длиной; молоди подуста-чернобрюшки — *Xenocypris macrolepis* Bl. размерами 6—15 мм, питающегося во взрослом состоянии детритом, и многих других рыб.

Но не только в личиночной стадии рыбы питаются ракообразными. Планктонные рачки составляют основу питания таких планктоноядных рыб, как океаническая сельдь — *Clupea harengus* L. или хамса — *Engraulis encrasicolus* (L.) и многие другие. Океаническая сельдь как в северной Атлантике, так и в Северной части Тихого океана питается главным образом калянусом (*Calanus finmarchicus* Gunner и др.) и черноглазками — *Euphausiacea*.

Планктонными ракообразными питаются и пресноводные рыбы, например, некоторые озерные сиги. Интересно, что зрелые яйца многих веслоногих рачков при прохождении через кишечник рыбы не перевариваются и не теряют жизнеспособности. Таким образом, при выедании рыбами самок с яйцевыми мешками яйца рачков не гибнут, а продолжают развиваться.

В той или иной степени ракообразные встречаются в пище большинства бентосоядных рыб Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. Так, в Каспии (Желтенкова, 1939) у воблы ракообразные составляют 6,8% пищи, у леща — 54,0%, у севрюги — 45,9%, у осетра — 19,8%, у *Neogobius fluviatilis pallasi* Berg — 70,5% и т. д. В Баренцевом море главными потребителями ракообразных из донных и придонных рыб являются треска, пикша, морской окунь, малая зубатка. В пресных водах у взрослых бентосоядных рыб ракообразные в пище встречаются реже, что объясняется их меньшим количеством здесь. Большую роль играют ракообразные в пище рыб (главным образом, форели), обитающих в горных реках и озерах. Так, например, в озере Севан основную пищу местных представителей рода *Salmo* составляют бокоплавы.

Следуя за своей пищей-ракообразными, рыбы совершают иногда значительные перемещения. Некоторые перемещения имеют суточный ритм, другие повторяются в одни и те же сезоны года. Так, например, в Аральском море бокоплавы ночью поднимаются к поверхности воды, а днем опускаются на дно. Следуя за бокоплавами, перемещаются чехонь и шема. Днем они кормятся в придонных слоях, а ночью поднимаются в поверхностные. Примером сезонных миграций рыб, связанных с перемещениями ракообразных, могут служить перемещения рыбки люме — *Harpodon nehereus* Ham. из семейства Scopelidae (Hora, 1943a). В период дождей в Индии, приходящийся на время с июня по октябрь, огромные массы воды устремляются в реки, снося туда большое количество биогенных веществ. Эти биогенные вещества, будучи вынесены в море, позволяют в непосредственной близости от устьев рек, и в частности Ганга, развиваться громадным массам планктонных водорослей, которые привлекают ракообразных из отдаленных от устьев рек районов моря. В местах массового развития планктонных водорослей образуются огромные скопления ракообразных, вслед за которыми прикочевывает и люме. Местные жители прекрасно знают время появления этой рыбы, и как только наступает период дождей, тотчас же начинают готовиться к промыслу.

Ракообразные используются как корм молоди и в рыболовных хозяйствах. Иногда для этих целей планктонных ракообразных (дафнии, циклопы и др.) разводят специально.

Некоторые ракообразные могут оказывать влияние на кормовую базу рыб, поедая те же кормовые организмы, что и рыбы. Так, например, китайский краб — *Ereiocheir sinensis*, питаясь моллюсками и червями, может ухудшать условия питания некоторых бентосоядных рыб.

Некоторый вред ракообразные, как хищники, наносят, главным образом, личинкам рыб. Так, например, в Дунае циклопы *Mesocyclops leucarti* (Claus.) и *Acanthocyclops vernalis* нападают

на личинок сельди (рис. 62). Нападают на личинок рыб и некоторые другие циклопы (Дзюбан, 1939). Это может иметь место в водоемах, когда развитие молоди рыб несколько смещается и отстает от соответствующих фаз развития планктона. Обычно же фазы массового развития циклопов совпадают с такими этапами развития рыб, на которых рыбы питаются циклопами.



Рис. 62. Циклопы, напавшие на личинок сельди в Дунае (по фот. В. И. Владимирова)

На рыбоводных заводах, где выращиваются мальки осетровых, известны случаи, когда циклопы, помещаемые в бассейны как пища осетрят, объедали у них мягкую часть плавников. Науплиусы баянусов нападают на пелагических личинок рыб и питаются ими, частично их объедая (Долгопольская, 1946).

В меньшей степени ракообразные наносят вред рыбам, нападая на взрослых особей. Так, некоторые крабы нападают на больных и умирающих рыб и поедают их. Обычно же ракообразные питаются уже уснувшей и начинающей разлагаться рыбой, а на живую, сильную рыбу не нападают. Исключение составляют лишь некоторые представители семейства крабов-плавунцов Portunidae, которые могут свободно плавать и иногда ловят даже столь быстрых рыб, как, например, макрели.

Между рыбами и ракообразными могут быть и отношения типа комменсализма. Так, например, рыбка *Careproctus sinensis* Gilb. et Burke из семейства Liparidae откладывает свою икру под панцирь краба. В связи с этим у самок этой рыбки развивается яйцеклад (Расс, 1950).

Весьма существенное значение имеет такая форма связей между рыбами и ракообразными, как паразитизм. Среди рыб нет видов, которые паразитировали бы на ракообразных. Ракообразные же часто паразитируют на рыбах.

На рыбах паразитируют представители трех отрядов ракообразных, а именно: веслоногие рачки, жаброхвостые и равноногие. Все ракообразные, паразитирующие на рыбах, являются наружными паразитами, поражающими кожу или жабры рыб. Паразитируют ракообразные на рыбах морских и пресноводных. Пожалуй, наибольшее значение как паразиты рыб имеют веслоногие ракообразные. В фауне СССР насчитывается около 180 видов паразитических веслоногих (Маркевич, 1951, 1956). Из пресноводных веслоногих следует указать *Ergasilus sieboldi* Nord., выдерживающего и небольшое осолонение воды. В Невской губе,

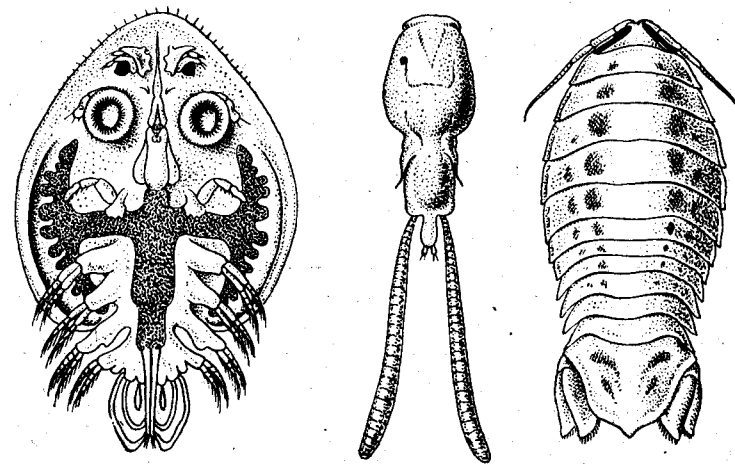


Рис. 63. Ракообразные — паразиты рыб (слева направо): *Argulus* (Branchiura); *Caligus* (Copepoda); *Aega* (Isopoda)

по данным В. А. Догеля, этим рачком заражено около 13% щук и 6,5% плотвы. На одной рыбе зарегистрировано от 1 до 213 паразитов. Прикрепляется *Ergasilus* к жабрам рыб при помощи второй пары антенн, которые изменены у него в крючки. Паразит этот может наносить серьезный вред, вызывая иногда массовую гибель рыб в прудовых хозяйствах. Главным образом, на морских рыбах паразитируют веслоногие раки рода *Caligus* (рис. 63). Прикрепляются эти рачки к рыбам при помощи присо-

сок и видоизмененных в крючочки вторых антенн. Представители этого рода распространены преимущественно в северных морях. Они встречаются на треске, пикше и других рыбах Баренцева моря. Повышение температуры выше — 18—20° действует на этих паразитов губительно.

Некоторые веслоногие в результате паразитического образа жизни столь сильно изменяются, что совершенно теряют облик ракообразного. Так, например, чрезвычайно сильные изменения претерпели рачки — *Lernaea branchialis*, паразитирующие на жабрах трески. Цикл развития этого ракообразного довольно сложен. Личиночная стадия развивается на жабрах камбал. Достигнув половозрелости, эти рачки некоторое время живут в толще воды, где самцы оплодотворяют самок и сами погибают. Самки же прикрепляются к жабрам тресковых, принимая мешкообразную форму тела и сильно увеличиваясь в размерах по сравнению с размерами во время свободной жизни. Увеличение идет, главным образом, за счет первого полового члена брюшка. Паразит глубоко внедряется в ткань жабр и питается кровью хозяина, вызывая замедление роста рыбы и ее истощение.

Одним из наиболее серьезных вредителей прудового рыбного хозяйства является представитель жаброхвостых — карпоед *Argulus foliaceus* L. (рис. 63). Особенно сильный вред этот паразит наносит в карповых хозяйствах, иногда приводя к гибели значительной части поголовья молоди. Карпоед присасывается к коже хозяина, питается соками его тела, вызывая обычно сильное изъязвление кожи и истощение рыбы, в конечном итоге приводящее к ее гибели.

Паразитируют на рыбах также некоторые равноногие ракообразные. Равноногие встречаются на рыбах как в морских, так и в пресных водах. Так же как и представители выше рассмотренных групп, равноногие раки питаются, главным образом, высасывая кровь из своих хозяев. Крупные *Aega* (рис. 63) очень часто попадают на жабрах, в ротовой полости и на теле, обычно у основания плавников трески и пикши. Некоторые представители этой группы паразитируют на жабрах сельдевых и некоторых других рыб. Это — более или менее крупные ракообразные (*Aega*), достигающие в длину до 4-х и более см. Они иногда выедают на теле рыбы глубокие раны, часто приводящие к ее гибели.

На карповых рыбах в пресных водах Дальнего Востока паразитирует равноногий рак — *Livoneca amurensis* Gerstf. (Крыхтин, 1951). Прикрепляясь около грудного плавника рыбы (в Амуре, главным образом, чебака — *Leuciscus waleckii*; Dyb.), он внедряется внутрь полости тела. Основная масса рыб заражается, будучи около 6—8 см длины. Постепенно зараженная рыба погибает. Наибольший процент зараженных рыб падает

на размеры 8—10 см. У более крупных особей паразит, как правило, отсутствует, ибо зараженные рыбы до таких размеров не доживают. На одной рыбе обычно паразитируют самец и самка *Livoneca*.

Ракообразные имеют значение в жизни рыб и как переносчики глистных инвазий, являясь промежуточными хозяевами некоторых паразитических червей: ремнеца, широкого лентеца и других.

Насекомые

Следует указать, что в отличие от ракообразных насекомые играют значительно большую роль в жизни рыб в пресных водах, чем в морских. Очень важное значение в пресных и солоноватых водах имеют насекомые как пища рыб.

Кормовыми для рыб организмами являются водные личинки насекомых, в первую очередь, личинки комаров-толкунцов — *Chironomidae*, а также личинки ручейников, поденок, стрекоз, веснянок и др.

Личинки хирономид служат пищей рыб, главным образом, в пресных водоемах с мягкими грунтами, стоячих или медленно текущих. Эти личинки имеют важнейшее значение как пища рыб пресных водоемов и тропиков, и умеренных широт, и Арктики. Очень существенную роль личинки комаров-толкунцов играют в пище рыб также и в солоноватых водах наших южных морей-озер Каспийского и Аральского.

Процент личинок комаров-толкунцов
в пище леща
(по Шорыгину, 1952 и Никольскому, 1940)

	Весна	Лето	Осень
Каспий	2	4	7
Арал	9,1	8,7	5,8

Поскольку эти личинки весьма калорийный корм для рыб, их специально разводят на рыбоводных заводах.

Личинки ручейников и поденок используются в пищу рыбами, главным образом, в реках с каменистым грунтом, быстрым течением и прозрачной водой. Так, в пище ленка в Амуре личинки поденок составляют около 80%, а ручейников 8—15%, а в пище хариуса в Амуре — около 80—90% личинок поденок и 8—10% ручейников.

В реках с быстрым течением и подвижным песчаным грунтом, где биомасса бентоса очень мала и не может удовлетворить полностью потребность рыб в корме, основным кормовым объектом становятся личинки ручейников, массами скопляющиеся на упавших в воду корягах. В реке Урал за счет личинок,

сидящих на корягах, питаются, главным образом, осетровые. Та же картина наблюдается в реках Средней Азии.

Большую роль в пище рыб играют также насекомые, падающие в воду с берега. В летние месяцы живущая в мелких горных речках форель преимущественно питается за счет воздушных насекомых. Так, у форели в Англии (Allen, 1938) воздушные насекомые составляют следующий процент в пище по месяцам:

Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
0	0,7	1,7	21,5	52,5	32,2	25,0	93,0	73,4	1,7	1,5	0

Во время массового вылета насекомых, как, например, веснянок или комаров-толкунцов, на питание воздушными формами переходят даже те рыбы, которым это обычно несвойственно. Естественно, что в умеренных и высоких широтах значение в пище воздушных насекомых носит резко выраженный сезонный характер. В водах тропиков сезонность в питании рыб воздушными насекомыми выражена значительно слабее.

Некоторые рыбы специально охотятся за воздушными насекомыми. Так, водящийся в водоемах юго-восточной Азии брызгун — *Toxotes jaculator* — сбрызгивает выпускаемой из рта струей воды насекомых, сидящих на свешивающихся над водой растениях. Активно преследует по суше наземных насекомых живущий в мангровых зарослях прыгун — *Periophthalmus*.

Насекомые (жуки, клопы, личинки комаров), питаясь тем же кормом, что и рыбы, наносят известный ущерб их кормовой базе. Так, например, хищная личинка комара *Procladius choreus* Meig. уничтожает личинок других комаров-толкунцов в количестве, составляющем 72—188% ее собственного веса; а так как численность личинок *Procladius* весьма высока, то они могут довольно сильно влиять на кормовую базу рыб. Интенсивность выедания *Procladius choreus* Meig. личинок других комаров меняется в зависимости от характера грунта (Белявская и Константинов, 1956).

Многие насекомые и их личинки являются хищниками, уничтожающими иногда большое количество икры, молоди, а реже и взрослых рыб. Из жуков многие представители семейства *Dytiscidae* нападают на мальков рыб и поедают их. Вред, причиняемый этими жуками, в частности, особенно широко распространенным окаймленным плавунцом — *Dytiscus marginalis* L., может быть весьма ощутителен. Так, известны случаи, когда плавунцы уничтожали все потомство сигов и карпов в выростных прудах.

По данным П. Петрович (1939), разные водные насекомые поедают различное количество мальков рыб (табл. 7).

Таблица 7
Количество мальков рыб, поедаемое водными насекомыми в экспериментальных условиях

Вид насекомого	В опыте		Сколько съедено в день
	число съеденных мальков	за сколько дней	
Окаймленный плавунец взрослый . . .	102	22	4,5
Окаймленный плавунец личинка . . .	91	12	7,6
Плавунчик взрослый	18	8	2,2
Плавунчик-личинка	131	24	5,5
Гладыш взрослый	45	9	5
Гладыш-личинка	103	15	7
Водяной скорпион	17	8	2,1
<i>Corisa</i>	36	17	2,1

Как видно из таблицы, кроме жуков весьма серьезный вред наносят рыбам водяные клопы, особенно водяной скорпион и гладыш. Водяной скорпион *Nepa* нападает обычно на молодь рыб и взрослым рыбам вреда не приносит, но, попадая в большом количестве в нерестовые пруды, он оказывается весьма вредным, в массах уничтожая молодь. В противоположность водяному скорпиону гладыш *Notonecta* уничтожает и небольших взрослых рыб, убивая их ядом, вводимым в ранку при помощи хоботка. Некоторый вред наносят рыбам и клопы *Corisa*, нападающие на личинок рыб. Мальками рыб питаются также личинки крупных стрекоз, как, например, коромысла.

Для борьбы с вредными насекомыми в рыбоводных хозяйствах применяются различные инсектициды, в частности ДДТ. Однако применение ДДТ отражается несколько и на рыбах.

В последнее время для отлова вредных водных насекомых начали использовать «черный цвет», т. е. ультрафиолетовую часть спектра (с длиной волны менее 400 м ф), видимую для насекомых и привлекающую их (жуков-плавунцов, плавунчиков, гладышей и др.). Интенсивность привлечения насекомых весьма велика. Так, за один час работы в районе Азова было привлечено более тысячи вредных для рыб водных жуков и клопов (Мазохин-Поршняков, 1957).

В прудовом рыбоводстве одним из широко распространенных способов борьбы с вредными насекомыми является также регулирование сроков заполнения водой прудов разных категорий. Сроки заполнения выбираются с учетом циклов развития насекомых-вредителей.

В морских водоемах довольно существенную роль в жизни рыб играют иглокожие. Многие иглокожие служат пищей рыб. В наших северных водах, например, иглокожие составляют основную пищу пестрой зубатки — *Anarchichas minor* Ol. Довольно существенную роль иглокожие как кормовые объекты рыб играют также в тропических водах. В довольно большом количестве их поедают некоторые скаты. В связи с питанием иглокожими у рыб вырабатывается ряд приспособлений, в частности, мощные конические зубы зубаток и мостовидные зубы скатов приспособлены для размельчения панциря иглокожих.

С другой стороны, многие иглокожие питаются рыбой. Морские звезды, в частности, *Asterias rubens* L., нападают на рыб, схватывая их своими лучами (рис. 64). При этом, как показали

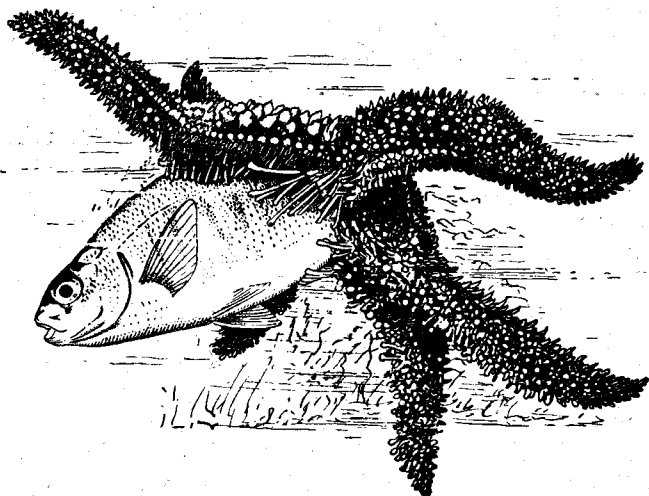


Рис. 64. Морская звезда, поедающая рыбу (из Gorce, 1939)

наблюдения Иенингса (Jenings, 1907), морские звезды нападают на рыб, обычно не превышающих по размерам самой морской звезды (расстояния от конца одного луча до противоположного). Исключение составляют морские иглы, которые становятся жертвами морских звезд, даже будучи много больше их по размерам. Иногда одну рыбу одновременно захватывают две звезды и начинают ее пожирать с разных концов. Захватывание рыбы происходит следующим образом: рыба, проплывая, задевает морскую звезду, в тот же момент морская звезда схватывает свою жертву педициллярными и постепенно перемещает

ее хвостом вперед к ротовому отверстию. Захваченная рыба переваривается по частям, и в то время, как задняя часть рыбы уже переварилась, передняя находится еще снаружи. Основными жертвами морских звезд являются те рыбы, которые плавают в придонных слоях воды. Интересно, что рыбы, живущие в непосредственной близости от морских звезд, даже при прикосновении к последним не вызывают у них хватательной реакции. Известны случаи поедания морскими звездами различных *Scarus*, *Nerophis*, *Syngnathus*, *Syphonostoma*, *Fundulus* и некоторых других рыб. К сожалению, до настоящего времени не выяснено, какой процент в пище морских звезд составляют рыбы.

Морские ежи также потребляют в пищу рыб, захватывая их при помощи своих педициллярных. Как объект пищи ежей зарегистрированы следующие рыбы: *Gobius paganellus* L., *Labrus mixtus* Gröy., *Blennius*, *Pleuronectes* и многие другие. Так же как это имеет место в отношении морских звезд, и у морских ежей наблюдаются случаи нападения двух животных на одну и ту же рыбу. В то время как один еж переваривает переднюю часть рыбы, другой переваривает заднюю.

Очень существенно значение иглокожих, особенно морских звезд и офиур, как потребителей тех же кормов, что и рыбы. По данным Thorson (1956), у берегов Дании от всех съедаемых хищниками кормовых для рыб донных беспозвоночных лишь около 2—5% съедают сами рыбы. Остальная же часть поедается морскими беспозвоночными, в первую очередь, морскими звездами и офиурами. Насколько велико воздействие морских звезд и офиур на кормовую базу рыб, показывает хотя бы то, что плотность таких хищных крупных иглокожих, как питающиеся главным образом моллюсками морские звезды, достигает часто 15 и более штук на 1 м². Офиуры же встречаются по 400—500 штук на 1 м², а количество корма, потребляемого на единицу веса в день этими хищными беспозвоночными, в 3—4 раза больше, чем рыбами. В некоторых местах плотность населения хищных офиур бывает столь велика, что они обследуют своими лучами каждый сантиметр поверхности дна в среднем один раз в сутки (Thorson, 1956).

Нечто вроде комменсализма между иглокожими и рыбами мы встречаем на примере взаимоотношений между рыбкой *Fierasfer* и голотуриями. Эта рыбка живет в клоакальной полости голотурии. По-видимому, это странное жилище служит ей убежищем от врагов. Питается *Fierasfer*, главным образом, теми мелкими животными, которые попадают вместе с водой внутрь голотурии. При отсутствии голотурий *Fierasfer* поселяется иногда внутри морских звезд или в мантийной полости крупных двустворчатых моллюсков. Один из близких к *Fierasfer* родов описан Семмнером уже как паразит голотурии. Проникая внутрь своей жертвы, эта рыба постепенно поедает ее внутренности. *Fierasfer* откладывает

донную икру, из которой выходят личинки; ведущие первое время пелагический образ жизни, а затем оседающие на дно и поселяющиеся внутри иглокожих.

* * *

Позвоночные других классов также играют в жизни рыб иногда весьма значительную роль.

Амфибии

Как объекты питания рыб амфибии имеют некоторое значение только в пресноводных водоемах. Некоторые рыбы, как, например, змееголов — *Ophiocephalus argus* Cant., потребляют в пищу головастики. Так, в небольших заболоченных водоемах змееголов в большом количестве поедает головастики. В прудовых условиях головастики охотно поедает форелекунь — *Huro floridana* (Le Sueur).

Лягушки играют некоторую роль в питании щуки. Так, в разных районах Печоры количество лягушек в пище щуки составляет 0,3—3,3% (Теплова и Теплов, 1953). В очень большом числе потребляет лягушек сом, который в Волге, Днепре и многих других реках специально подходит к берегу для охоты за ними. Лягушка считается одной из наиболее хороших наживок на сомовые крючки. Существует даже особый способ лова сома — так называемое «кложение»: в том месте, где выставлены крючки, наживленные лягушками, производят путем ударов опрокинутой деревянной чашкой по воде своеобразное бульканье, имитируя издаваемые лягушкой звуки, на которые сом приближается и хватается наживку.

Отрицательная роль амфибий может быть иногда весьма велика. Очень многие лягушки питаются молодью рыб, уничтожая ее иногда в массах. М. С. Идельсон и И. К. Воноков (1938) показали, что в дельте Волги зеленые лягушки — *Rana ridibunda* Pall. — уничтожают очень большое количество мальков промысловых рыб. Так, на ильмене «Лощина» лягушки уничтожили за покойный период (2—3 месяца) в среднем 110 тысяч штук молоди с 1 га, из них 75,4% воблы, 6,3% сазана, 13,3% уклей, 1,3% леща и 3,7% густеры. Процент съеденных лягушками мальков из числа скатившихся из Ильменя выражается солидной цифрой 58,7%. Подобная же картина наблюдается и в других водоемах. Так, в Северной Америке много рыбы уничтожает лягушка-бык — *R. catesbiana* Schaw. Рыбою питается также японская саламандра — *Megalobatrachus maximus* Schl. — и ряд других крупных земноводных. Имеются указания, что не только лягушки, но и тритоны поедает икру и личинок рыб.

Рептилии

Взаимосвязи между рыбами и рептилиями осуществляются, главным образом, в форме отношений хищника и жертвы, причем в роли хищника выступает пресмыкающееся. Только у некоторых пресноводных рыб изредка попадают в пищу (например, у сома) упавшие в воду при обвалах берега ящерицы, но это носит совершенно случайный характер.

В умеренных широтах почти исключительно рыбой питается водяной уж — *Natrix tessellata hydrus* Pall. — и некоторые другие ужи. В отдельных местах, особенно там, где рыбу разводят на рисовых полях, ужи наносят рыбному хозяйству заметный ущерб. В пресных водах тропических широт серьезный вред рыбному населению также приносят некоторые змеи. Так, в озерах Восточной Африки, питается рыбой водяной уж *N. olivaceus*. В морских водах нападают на рыб представители семейства Hydrophidae, распространенные в тропиках. В отличие от пресноводных, морские рыбацкие змеи ядовиты.

Рыбы составляют значительную часть пищи крокодилов, в частности, нильского крокодила из оз. Виктория — Ньянца, хотя у некоторых особей в пище, наряду с рыбой, в большом количестве попадают и беспозвоночные. По наблюдениям Грэхэм (Graham, 1929) нильские крокодилы легко ловят плывущих рыб и часто наносят довольно значительный вред рыбному промыслу, вырывая рыб, попавшихся в сети.

Питаются рыбой черепахи как морские, так и пресноводные. Из морских необходимо указать каретку — *Chelone imbricata* L., — и зеленую морскую черепаху — *Ch. mydas* L., а из пресноводных палеарктических черепах — представителей подсемейства Emydinae [в СССР — *Emys orbicularis* L. и *Clemmys caspica* (Gmel.)] и тропических и субтропических Trionix, которые даже ловятся местными жителями в Китае и Африке на удочки, наживленные рыбой.

Однако количественно охарактеризовать истребительную в отношении рыб деятельность рептилий пока невозможно. Все проводившиеся до последнего времени исследования по питанию водных рептилий носят чисто качественный характер.

Птицы

Весьма сложны и разнообразны взаимоотношения рыб с птицами. Птицы как объект питания рыб хотя попадают довольно часто, но в небольшом количестве. Крохальями на реках Сибири и Дальнего Востока довольно регулярно питается таймень — *Hucho taimen* Pall. Довольно много водоплавающих птиц на реках и озерах Сибири и Севера Европейской части СССР поедает крупные щуки. Питаются птицами и некоторые морские хищные

рыбы, которые иногда с этой целью держатся у птичьих базаров и поедают летающих на воду птенцов.

Иногда птицы способствуют расселению рыб, перенося их икру из водоема в водоем на лапах и перьях. По-видимому, таким образом была, например, занесена южная колюшка — *Pungitius platygaster aralensis* (Kessl.) — из бассейна Аральского моря в замкнутые водоемы Западной Сибири.

Серьезное значение для рыб имеют птицы как удобрители водоемов. В местах гнездовий водных птиц в воду падает ежедневно огромное количество птичьего помета, за счет которого развиваются фитопланктон и водные беспозвоночные, служащие кормом рыб. Поэтому вблизи птичьих базаров часто наблюдаются скопления рыбы, питающейся за счет развившегося здесь богатого планктона. В настоящее время роль птиц как удобрителей водоемов используется и человеком. Так, например, в СССР сейчас уже входят в практику комбинированные рыбо-птичные прудовые хозяйства, где наряду с разведением карпов на тех же прудах содержатся утки, которые своим пометом удобряют карповые пруды, значительно повышая их продуктивность. При этом утки отчасти и мелиорируют пруды, уничтожая излишнюю растительность.

С другой стороны, среди птиц очень много рыбадных видов. Рыбы служат основной, а часто и единственной пищей многих птиц. Среди ястребиных — Accipitridae — некоторые представители почти целиком перешли на питание рыбой. Таковы, например, скопа — *Pandion haliaetus* (L.), орланы — белохвост *Haliaetus albicilla* L. и долгохвост — *H. leucoryphus* Pall., камчатский орлан — *Thalassaeetus pelagicus* (Pall.) и некоторые другие. Все эти крупные хищники уничтожают множество взрослых и часто довольно большой по размерам рыбы. Питается рыбой и большинство крупных представителей отрядов Gaviiformes и Columbiformes, как, например, гагары, поганки и некоторые другие. Потребляют рыбу и некоторые ракообразные, главным образом, различные зимородки, особенно широко распространенные в тропических широтах. Но особенно важное значение имеют такие рыбадные птицы, как цапли, бакланы, пеликаны, чайки и утки. При этом в зависимости от способа лова, у птиц, держащихся даже вблизи одного и того же водоема, состав уничтожаемых рыб бывает весьма различен. Так, например, у цапель пелагические рыбы в пище, как правило, отсутствуют, у чаек же они составляют довольно солидный процент содержимого их желудка.

Количество рыбы, уничтожаемое рыбадными птицами, весьма велико, и поэтому в тех местах, где рыбадные птицы встречаются в большом числе, они могут наносить серьезный ущерб рыбному хозяйству. Известно, что в состав пищи баклана в дельте Волги входят судак — 24,3%, сельди — 22,5%, окунь —

11,5%, бычки — 10,3%, густера — 9,1%, красноперка — 6,6%, лещ — 6,6%, щука — 6,1%, вобла — 3%, т. е. основную пищу баклана составляют главнейшие промысловые рыбы. По данным Скоковой (1955), в пище баклана в дельте Волги вобла в 1952 г. составляла 37,6%, а в 1953 — 27,8%. В течение одного дня взрослый баклан поедает около 700 г рыбы, молодой — около 500 г (Сушкина, 1932). Кроме того, во время охоты бакланы ранят огромное количество рыб, которые впоследствии погибают. Для района дельты Волги подсчитано, что бакланы ежегодно уничтожают около 50 тысяч центнеров рыбы, т. е. около 1,5% от всего улова по Северному Каспию. На птичьих базарах в Перу птицы ежегодно потребляют до 5,5 млн. кг рыбы. У большинства морских колониальных птиц Баренцева моря рыбы, главным образом пелагические, занимают в пище весьма важное место (табл. 8).

Таблица 8

Значение рыбы в пище колониальных морских птиц Баренцева моря (в %) (по Белопольскому, 1957 г.)

Вид птицы	% рыб в пище	Вид птицы	% рыб в пище
Длинноклювая кайра	95,0	Чайка-бургомистр	15,2
Короткоклювая кайра	95,6	Морская чайка	40,4
Гагарка	92,0	Серебристая чайка	29,9
Тупик	67,0	Сизая чайка	22,2
Чистик	58,6	Полярная крачка	55,6
Моевка	52,2	Обыкновенная гага	0,6
Короткохвостый поморник	41,6		

Состав рыбной пищи у одного и того же вида птицы, естественно, может сильно меняться в разных районах в зависимости от концентрации кормовых объектов. Так, например, у короткоклювой кайры на восточном Мурмане основу пищи составляют песчанка (23,1%), сельдь (38,5%) и треска (20,5%), а у того же вида в районе Новой Земли основу пищи составляют сайка (51,3%) и треска (44,3%). Однако биологический тип поедаемых рыб в разных районах остается обычно сходным. Сильно меняется состав рыбной пищи у птиц и по сезонам. Как видно из приведенных графиков (рис. 65), у длинноклювой кайры весной основу пищи составляет мойва, а к осени ее количество в пище сходит к нулю, что связано с ее отходом из района, где держится эта птица. Наоборот, значение сельди в пище длинноклювой кайры к осени возрастает.

Многие рыбацкие птицы в своей биологии настолько тесно связаны с определенными видами рыб, что по появлению этих птиц можно судить о подходе рыбы, которой они питаются. Например, зимовки буревестников в Черном море приурочены к местам зимовки хамсы. Буревестники, охотясь за рыбой, могут нырять на очень большую глубину. Так, в Черном море малый буревестник — *Puffinus puffinus* Brünnich — может нырять до

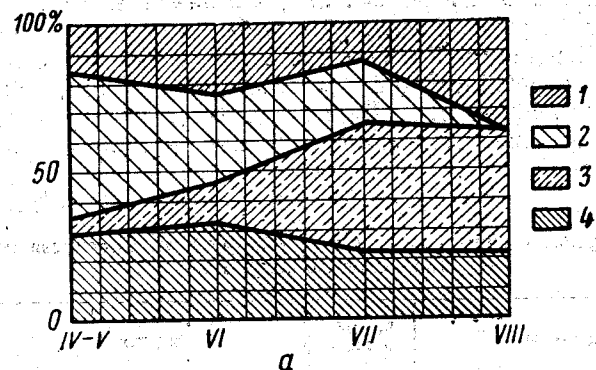


Рис. 65. Сезонные изменения соотношения видов рыб, потребляемых на восточном Мурмане длинноклювой кайрой (из Белопольского, 1957):

1 — песчанка; 2 — мойва; 3 — сельдь; 4 — мальки трески

глубины 70 м. Днем хамса — *Engraulis encrasicolus* (L.) — держится зимой обычно на глубине 20—40 м, и в это время буревестник ею усиленно питается, вечером же рыба поднимается ближе к поверхности, и буревестник, ведущий дневной образ жизни, ее не трогает (Сальников, 1957).

Некоторый вред рыбацкие птицы могут наносить рыболовным хозяйствам, выедавая молодь (цапли, крачки). Однако при этом надо иметь в виду, что крачки одновременно поедают и хищных насекомых, питающихся рыбами (Бородулина, 1953). Чайки могут вылавливать из прудовых хозяйств и относительно крупную рыбу. В Дании для защиты от чаек форелевых прудов, над ними протягиваются параллельно одна другой на некотором расстоянии капроновые лески, что делает пруды недоступными для чаек.

Кроме непосредственного вреда, приносимого птицами путем уничтожения рыб, они оказывают иногда прямое влияние на рыбный промысел. В частности, на некоторых озерах Западной Сибири лов ставными сетями временами делается почти совершенно невозможным, так как гнездящиеся в изобилии на этих

озерах чайки тотчас же спутывают сетку, пытаются выдрать попавшуюся в нее рыбу.

Отрицательное влияние птиц на рыб сказывается также и в переносе птицами некоторых глистных инвазий и, в первую очередь, лигулеза, причем заражение рыб лигулезом через птиц в том или ином водоеме бывает иногда настолько сильно, что приводит к массовой гибели рыбы. Имеют значение птицы в переносе «чернильной болезни» и многих других (см. выше).

Млекопитающие

Как и птицы, млекопитающие играют в жизни рыб немало важную роль.

В качестве пищи рыб млекопитающие имеют сравнительно небольшое значение. Некоторые акулы нападают на молодых тюленей, белки каспийского тюленя изредка попадают в желудке белуги. Мыши, землеройки и другие мелкие млекопитающие, попадая в воду, часто становятся добычей щуки, сома и многих других хищных рыб как умеренных широт, так и тропиков. Из пресноводных рыб в некоторых водоемах регулярно питаются млекопитающими таймень — *Hucho taimen* (Pall.), ленок — *Brachymystax lenok* Pall., хариусы — *Thymallus* и щука — *Esox lucius* L.

В Печоре, реках Сибири и Амуре в пищу тайменя попадают мыши, землеройки, иногда даже белки. У крупных ленков мелкие млекопитающие (мыши, землеройки) регулярно попадают в пищу, правда, в небольшом количестве. Так, у ленка в Амуре наземные млекопитающие встречены лишь в 10% кишечника (Леванидов, 1951).

Регулярно употребляют в пищу млекопитающих в некоторых водоемах и хариусы. Так, в Печоре хариус — *Thymallus thymillus* (L.) — поедает, главным образом, землероек — *Sorex*, преимущественно в период их миграции, когда они в большом количестве переплывают реки.

На питании ленков, тайменей и хариусов мелкими млекопитающими основан их специальный способ лова — на искусственную мышь (изготавливаемое из войлока подобие мыши с крючком).

В некоторых водоемах много млекопитающих употребляет в пищу и щука. Интересно, что такие водные млекопитающие, как кутора, водяная крыса и др. очень редко становятся добычей хищных рыб. Обычно рыбы поедают лишь случайно попавших в воду мелких наземных млекопитающих.

Активно нападает на довольно крупных млекопитающих сом — *Silurus glanis* L., который иногда топит даже собак, переплывающих реки. На крупных млекопитающих нападают некоторые представители подотряда харациновидных — *Chara-*

cinoidei (рис. 66). Так, амазонская пиранья — *Rooseveltiella piraya* Cuv. — держится стаями и стаями же нападает на переплывающих реку крупных млекопитающих. Несмотря на маленькие размеры (до 30 см), эти рыбки сильно ранят своими острыми зубами попавшее в воду животное, выхватывая из его тела куски мяса. Если зверь, даже такой крупный как бык или тапир, бывает застигнут этими хищниками на середине реки, то очень часто он, не успевая достигнуть берега, тонет,

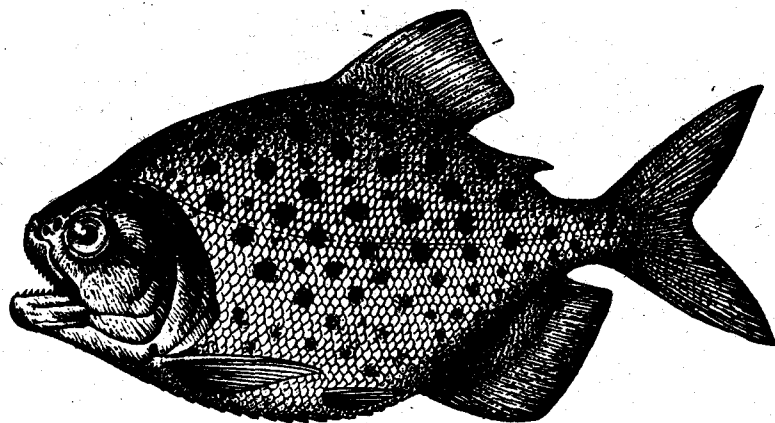


Рис. 66. Пиранья *Rooseveltiella piraya* Cuv.

ослабленный большой потерей крови, и окончательно становится добычей маленьких разбойников.

Некоторое положительное значение в жизни рыб имеют млекопитающие как потребители организмов (главным образом, головоногих моллюсков), влияющих на кормовую базу рыб и поедающих их самих. В нашей фауне головоногих моллюсков потребляют в пищу около 40% видов зубатых китов.

Однако гораздо большее значение в жизни рыб имеют млекопитающие как потребители рыб. Так, рыба имеет существенное значение в питании китообразных Cetacea, ластоногих Pinnipedia, некоторых хищных Carnivora, насекомоядных Insectivora и даже рукокрылых Chiroptera.

Многие киты поедают огромное количество стайных рыб: анчоусов, сельдей, сардин и других рыб, стаи которых они обычно сопровождают. Среди видов усатых китов нашей фауны 50% питается рыбой. Большое количество рыбы, главным образом мойвы и сельдей, поедает сельдяной кит — *Balaenoptera physalus* L. Рыбоядными являются также *B. acutirostrata* Lac. и *Megaptera nodosa* Bonnaterre. Последний поедает, в

частности, дальневосточных лососей во время их морского периода жизни (Томилин, 1957). Среди зубатых китов нашей фауны около 45% видов потребляют рыбу в пищу в большом



Рис. 67. Бобровая плотина и измененный ею водоем

количестве. Рыбой питаются кашалоты — *Physeter* (Sebastodes, скаты) (Томилин, 1957).

Пищей белухи — *Delphinapterus leucas* Pall. служат лососевые (кета, горбуша и др.) и тресковые (главным образом, сайка, треска и навага), а также представители других семейств рыб. Нарвал — *Monodon monoceros* L. — поедает камбал, тресковых и скатов. Значительную долю пищи составляет рыба и у дельфинов (подсемейство Delphininae). Представители рода *Phocaena* — морские свиньи — обычно нападают на мелких рыб, держащихся стаями. В Баренцевом море их пищей служат мойва и сельдь, в южных водоемах — анчоусы, бычки и др. Пищей обыкновенного дельфина — *Delphinus delphis* L. в Черном море



Рис. 68. Основные формы биотических связей у рыб в морях:

1 — кит-полосатик и сельдь питаются сходной пищей; 2 — чайки, питающиеся рыбой; 3 — дельфин охотится за рыбой; 4 — ныряющий за рыбой буреестник; 5 — рыбы, живущие под куполом медузы; 6 — медуза с пойманной рыбой; 7 — кальмар, схвативший рыбу; 8 — кит-горбач охотится за сельдью; 9 — карпюк, откладывающий икру под панцирь краба; 10 — пикша и треска поедают дождевых и придонных беспозвоночных; 11 — флерасер, живущий в клоаке голотурки



Рис. 69. Основные формы биотических связей во внутренних водоемах:

1 — орлан, поймавший рыбу; 2 — скопа и 3 — медведь с пойманной рыбой; 4 — собиратель, построивший плотину, которая изменила режим водоема; 5 — выдра с пойманной рыбой; 6 — икра, отложенная на подводные растения; 7 — лягушка, поймавшая рыбу; 8 — лягушка, поедающая зараженных циклопов; 9 — судак, охотящийся за мирными рыбами; 10 — крохаль, ловящий рыбу; 11 — ух, схвативший рыбу; 12 — цапля и 13 — лягушка с пойманной рыбой; 14 — пузырчатка с мальком в пузырьке; 15 — колюшка у своего гнезда из растений; 16 — ерш и лещ, потребляющие сходную пищу; 17 — самка горчак откладывает икру в моллюска; 18 — личинка стрекозы и 19 — личинка жука-плавунца с пойманными мальками

служат хамса, шпрот, южная пикша, ставрида, барабулька, луфарь и др. Наиболее интенсивно рыбой (хамсой) дельфин питается в летнее время (Клейненберг, 1956). В значительной части рыбой питается также и офалина — *Tursiops tursio* Fabr. В Черном море в ее пище преобладают хамса, скаты, камбалы и южная пикша. Касатка — *Orca orca* Fabr. — наиболее хищный дельфин, кормящийся самой разнообразной рыбой от сельди до акул включительно.

Тюлени также в значительном количестве употребляют в пищу рыбу. Так, хохляк питается, главным образом, рыбой глубинных слоев воды (морской окунь и треска). Рыба служит основной пищей для тевяка — *Halichoerus gryphus* Fabr, *Histiophoca fasciata* Zim., *Phoca caspica* Gmel. других тюленей.

Много рыбы потребляют и млекопитающие, менее связанные с водой, чем ластоногие и китообразные: выдра, медведи (белый и бурый), лисы, шакалы, куторы, выхухоли и ондатры. Правда, бурый медведь питается рыбой лишь в отдельных районах обитания. Большое значение рыба в пище бурого медведя имеет на Камчатке и по побережью Охотского моря, где во время хода лососевых в реки этот зверь почти целиком переходит на рыбную пищу.

Довольно часто питаются рыбой лисы и шакалы, причем первые иногда совершают набеги за рыбой даже в прудовые хозяйства, где разводят карпов. Из насекомоядных в большом количестве поедает рыбу кутора — *Neomys fodiens* Schr. Этот маленький зверек часто нападает на рыбу, значительно превышающую его по размерам. В некоторых районах кутора может принести довольно серьезный вред рыбному хозяйству. Известное место занимают рыбы в пище выхухоли и ондатры — *Ondatra zibethica* L. Проникая в питомники, где зимуют карпы, ондатра может нанести весьма серьезный вред, вылавливая сеголеток, а также разрушая плотины и другие земляные сооружения.

Существенное значение как потребители тех же кормов, которыми питаются рыбы, имеют некоторые млекопитающие, в первую очередь, усатые киты — *Mystacoceti*. Усатые киты питаются, главным образом, раковым планктоном. Так, гренландский кит — *Balaena mysticetes* L. — и южный кит — *Eubalaena glacialis* (Bonnaterre) — поедают, главным образом, рачков *Calanus*, а синий кит — *Balaenoptera musculus* L. — преимущественно черноглазок — *Euphasiacea*. Бентическими беспозвоночными питается в наших дальневосточных водах серый кит — *Eschrichtius gibbosus* Erxleben., который в большом количестве поедает донных бокоплавов *Amphipoda*.

В нашей фауне почти все виды усатых китов являются в большей или меньшей степени потребителями беспозвоночных, служащих пищей рыбам.

Совершенно несомненно, например, что именно резкое сокра-

щение численности усатых китов в результате интенсивного промысла в Северной Атлантике значительно увеличило кормовые ресурсы для сельди.

Развитие китобойного промысла в Антарктике ставит на повестку дня вопрос об акклиматизации в этой области пелагических промысловых рыб из арктических вод, в частности, сельди, так как среди рыб в Антарктике массовых потребителей планктонных ракообразных (например, черноглазок) нет.

Млекопитающие связаны с рыбами и как окончательные хозяева некоторых паразитов, преимущественно ленточных червей, промежуточными хозяевами которых являются рыбы (см. выше).

Некоторые звери, как например бобры, производят сильные изменения в режиме рек, строя плотины и создавая новые водоемы, и этим несомненно оказывают некоторое влияние на ихтиофауну (рис. 67). Поселяясь на заморных водоемах, как показали наблюдения С. Е. Клейненберга в Хоперском заповеднике, бобры, проделывая во льду проходы, часто приводят к улучшению кислородного режима, так что водоем становится незамерзлым.

Для некоторых водоемов Северной Америки отмечены случаи, когда бобровые плотины перегораживали нерестовые речки и отрезали нерестилища от мест нагула рыб (Brown, 1938). С другой стороны, в водоемах, созданных выше бобровой плотины, увеличивается численность мелких непромысловых рыб, служащих пищей форелей и гольцов — *Salvelinus*. Хотя кормность бобровых водоемов обычно лишь немного выше, чем реки вне зоны подпора, но увеличение зеркала воды увеличивает площадь, пригодную для нагула рыб (Rupp, 1955).

Как видно из изложенного, взаимоотношения между рыбами и другими организмами весьма сложны и многосторонни (рис. 68, 69). При организации рационального рыбного хозяйства эти взаимоотношения надо учитывать, усиливая те связи, какие имеют для промысловых рыб положительное значение, тем самым способствуя увеличению продуктивности стада промысловой рыбы и ослабляя те связи, которые приводят к падению продуктивности стада промысловой рыбы.

ОСНОВНЫЕ ЗВЕНЬЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РЫБ

У каждого организма (индивидуума) вся жизнь — от рождения до смерти — разделяется на ряд периодов. Жизненный цикл рыбы складывается из следующих периодов:

I. Эмбриональный — период развития от момента оплодотворения до перехода на внешнее питание. Эмбрион питается за счет желтка — запаса пищи, полученного от материнского организма.

Этот период подразделяется на два подпериода:

а) подпериод икринки, когда развитие происходит в оболочке;

б) подпериод свободного эмбриона (предличинки), когда развитие идет вне оболочки.

II. Личиночный период — питание происходит за счет внешнего корма; внешний облик и внутреннее строение еще не приняли характера взрослого организма.

III. Период неполовозрелого организма — внешний облик близок к взрослому организму; половые органы недоразвиты; вторичнополовые признаки развиты слабо или совсем неразвиты.

Этот период подразделяется на два подпериода:

а) подпериод малька. Половые железы почти не развиты, энергетические ресурсы расходуются на рост. Вторичнополовые признаки обычно отсутствуют;

б) подпериод половозрелого организма. Начинается более или менее быстрое развитие половых желез и вторичнополовых признаков, но организм еще не способен к размножению.

IV. Период взрослого организма, достигшего состояния, при котором в определенный период года организм способен воспроизводить себе подобных; вторичнополовые признаки, если они свойственны данному виду, имеются.

V. Период старости — половая функция затухает; рост в длину прекращается или крайне замедляется.

Каждый период развития имеет свое приспособительное значение и свою видовую специфику, обладая, однако, и общими для всех рыб чертами. Каждый период развития характеризуется своей системой связей со средой, своими ведущими отношениями, а соответственно этим взаимосвязям и своими морфофизиологическими особенностями.

У яйца и эмбриона ведущие отношения возникают обычно на почве дыхания и защиты от хищников (Крыжановский, 1949). В этих направлениях и наблюдается наибольшее разнообразие приспособлений. Пищевые взаимосвязи не имеют значения, так как питание идет за счет желтка, накопленного материнским организмом. В следующие периоды развития у рыбы в связи с переходом на внешнее питание ведущими становятся пищевые отношения. У взрослой рыбы, помимо пищевых, существенное значение приобретают взаимосвязи, возникающие на почве размножения.

Каждый период развития характеризуется своей приспособительной спецификой соотношения белкового роста и жирового накопления. В первые периоды развития до достижения половозрелости основные пищевые ресурсы, поступающие в организм, расходуются на белковый рост. Это часто является приспособлением к защите от хищников, ибо чем крупнее организм (начиная с определенных размеров), тем труднее он поедается хищниками (Васнецов, 1947).

В следующем периоде жизни линейный рост имеет уже подчиненное значение. Основные энергетические ресурсы расходуются на развитие половых желез и накопление резервных веществ для поддержания обмена в период голодания во время миграции, зимовки и размножения. Наконец, в период старости соотношение поддерживающего и продуцирующего кормов (см. ниже стр. 289) оказывается таковым, что продуцирующий корм может обеспечить лишь накопление жиров для обеспечения обмена во время вынужденного голодания.

Каждый период индивидуального развития распадается на более мелкие этапы. Этап — это такой отрезок развития рыбы, когда не происходит крупных качественных изменений, организм растет, происходят качественные и количественные изменения, но не меняется основное качество, не меняется характер ведущих отношений со средой. В пределах этапа сохраняется определенная специфичная для данного этапа система связей со средой (Васнецов, 1953).

Все основные предпосылки для перехода на новый этап создаются на предыдущем этапе, также это относится и к более крупным периодам развития. Окончание предыдущего этапа есть одновременно и начало нового этапа. Переход с этапа на этап происходит скачкообразно (Васнецов, 1953; Крыжановский, Дислер и Смирнова, 1953).

Неразрывно связаны с процессом развития характерные для рыб, как и для других животных, сезонные циклические изменения в образе жизни, физиологии и строении. Эта сезонная циклическость не совпадает в разные периоды жизни рыбы. Иногда цикл захватывает несколько этапов развития, реже — один этап включает несколько сезонных циклов. У взрослой рыбы обычно этот цикл состоит из ряда звеньев: зимовка → миграция к местам размножения → размножение → миграция к местам откорма → откорм (нагул) → миграция к местам зимовки → зимовка. Естественно, это — схема, в которую у различных видов и в разных условиях вносятся те или иные изменения, иногда выпадают отдельные звенья годового цикла (например, зимовка и зимовальная миграция у некоторых сигов) и вклиниваются новые звенья, например послезимовочный нагул перед размножением у воблы в наших южных водоемах. Каждое последующее звено годового цикла подготавливается предыдущим. Например, переход на зимовку происходит у рыбы только после завершения периода нагула, т. е. накопления в организме рыбы достаточного количества и необходимого качества резервных веществ, которые смогут обеспечить поддержание обмена во время зимовки.

Если же рыба из-за неблагоприятных условий нагула не успевает накопить необходимых для зимовки веществ, то при изменении внешних условий она может и не начать зимовальной миграции. В ряде случаев прогрессирующее ухудшение условий может привести к массовой гибели рыбы, остающейся на местах нагула. Подобное явление наблюдалось, например, в Азовском море в малокормные годы, когда хамса — *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusafov. — в массе гибла в результате осеннего похолодания.

Иногда эта циклическая периодика, как, например, у некоторых проходных рыб, захватывает не один, а два и более года. Выяснение закономерностей развития и циклических изменений в строении и жизни рыб позволяет нам подойти к управлению этими процессами для наших нужд.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РЫБ

Размножение — это звено жизненного цикла рыбы, обеспечивающее во взаимосвязи с другими звеньями воспроизводство популяции и сохранение вида. Специфические особенности размножения каждого вида — приспособление к определенным условиям размножения и развития его молоди, дающей пополнение, необходимое для сохранения вида и поддержания его численности. Величина и качество пополнения определяются качественным и количественным составом нерестовой популяции, а также

и теми условиями, в которых происходит развитие икры и молоди. Приспособления рыб к условиям размножения и развития отражают в себе не только основные экологические моменты эмбрионального периода, но также существенные черты всех остальных периодов жизни. Они связаны с образом жизни взрослых рыб, с характером их миграций и другими звеньями жизненного цикла (Крыжановский, 1949).

Размножение рыб естественно, имеет ряд черт, специфичных для водных животных, обусловленных жизнью в воде. У большинства рыб оплодотворение икры происходит вне материнского организма. В отличие от наземных животных спермии и икра рыб до оплодотворения некоторое время находятся в воде вне тела родительского организма.

Количество икры, откладываемой различными видами рыб, варьирует очень сильно от нескольких штук крупных яиц у многих акул до трехсот миллионов икринок у луны-рыбы — *Mola mola* L. В целом плодовитость рыб много выше, чем у наземных позвоночных. Наиболее плодовиты рыбы, откладывающие плавающую пелагическую икру, на втором месте стоят рыбы, откладывающие икру на растительность. Рыбы, охраняющие или прячущие свою икру, обычно обладают малой плодовитостью. Плодовитость морских рыб обычно несколько выше, чем у пресноводных и проходных.

В экологии принято различать индивидуальную, видовую и популяционную плодовитость.

Количество икры, находящейся в яичниках рыбы, называется индивидуальной, абсолютной или общей плодовитостью.

Определение индивидуальной плодовитости производится обычно следующим образом: после того как рыба измерена и взвешена, у нее вынимаются ястыки (яичники), взвешиваются, и от них берется навеска в 1, 5 или 10 г (в зависимости от размеров икринок). Подсчет числа икринок в навеске ведется под лупой или при помощи специальных приборов. Полученное число пересчитывается на массу ястыков. Если икра в различных частях ястыков не одинакова по размерам, то надо брать несколько навесок из различных участков ястыка и выводить из них среднее. Если у рыбы икра различных размеров, то просчет надо вести отдельно крупной и отдельно мелкой икры (см. инструкцию ВНИРО).

В качестве показателя, характеризующего индивидуальную плодовитость, используется также относительная плодовитость, т. е. число икринок, приходящееся на единицу массы или длины рыбы.

Однако индивидуальная и относительная плодовитость еще не характеризуют воспроизводящей способности популяции, ибо плодовитость стада, или популяционная плодовитость, зависит не только от индивидуальной плодовитости, но также от времени

полового созревания, периодичности нереста и числа икрометаний в течение жизни особи.

Для характеристики видовой плодовитости С. А. Северцовым (1941) предложена формула:

$$(1+r)^{\frac{1}{pi s}},$$

где r — число выметываемых за один нерест икринок, p — период между двумя икрометаниями, j — возраст наступления половой зрелости, s — соотношение полов.

Однако в формуле Северцова не учитывается ряд моментов, в частности, продолжительность жизни особи, или, точнее, число нерестов в течение жизни. Б. Г. Иоганзен (1955), изменив формулу Северцова, придал ей такой вид:

$$\sqrt[p]{r \cdot x},$$

где x — число икрометаний в течение жизни. Иоганзен считает, что так как у большинства рыб соотношение полов (s) в среднем близко один к одному, то этот показатель можно опустить.

Естественно, что обе эти формулы лишь в самом первом приближении указывают на воспроизводительную способность вида. Однако выделяемые на основе величины коэффициента видовой плодовитости три группы, различающиеся по величине этого показателя, схематически отражают приспособленность разных видов к разной интенсивности воздействия хищников. В первую группу (видовая плодовитость от 1 до 10) входят такие виды, как белуга, севрюга, нельма, муксун и др., приспособленные к относительно слабому прессу хищников.

Вторая группа (видовая плодовитость 10—50) включает таких рыб, как щука, язь, судак и др., и третья группа (видовая плодовитость 50—210) — рыб, приспособленных к значительной смертности, как, например, тугун — *Coregonus tugun* (Pall). Для более точной оценки плодовитости конкретных популяций рыб В. С. Ивлевым (1953) предложен показатель популяционной плодовитости. В этом показателе учитывается относительная численность рыб разного возраста в нерестовой популяции (P), возраст наступления половозрелости (t'), возраст, когда рыбы перестают нереститься (t''), абсолютная плодовитость самок данного возраста (n), количество самок в пробе (f), количество самцов (m), количество нерестов в течение года (K). В результате показатель популяционной плодовитости (R) выражается следующей формулой:

$$R = \frac{k \sum_{t'}^{t''} p n \cdot \sum_{t'}^{t''} \frac{p f}{f + m}}{100 \sum_{t'}^{t''} p t}$$

Таким образом, по Ивлеву, популяционная плодовитость — это плодовитость рыбы среднего возраста при средней частоте икрометаний. Г. В. Никольский и Т. Н. Беянина (1959) для плодовитости одного и того же стада рыбы по годам упростили формулу Ивлева (1953), определяя плодовитость популяции рыбы в 1000 шт. самок при данном возрастном составе и данной средней плодовитости рыб каждой возрастной группы. Этот показатель позволяет правильно оценивать плодовитость стада и его динамику по годам для рыб с единовременным икрометанием. У одного и того же вида рыбы индивидуальная, относительная и популяционная плодовитость подвержены весьма значительным изменениям. Изменения плодовитости есть приспособительная реакция популяции на изменение условий жизни.

Естественно, что как абсолютная, так и относительная плодовитость меняются и в процессе онтогенеза. У большинства рыб количество икринок с возрастом сначала постепенно увеличивается, а затем, с началом старения особи, начинает обычно снова уменьшаться.

Изменение плодовитости различных рыб по мере их роста Севрюга — *Acipenser stellatus* Pall. (по Державину, 1922)

Длина (в см)	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
Число икринок (в тыс.)	40	56	78	107	126	157	179	220	254	258	

Семга — *Salmo salar* (L.) (по Бергу, 1935)

Длина (в см)	50	60	70	80	90	100
Число икринок (в тыс.)	5,9	9,4	12,2	14,0	19,4	

Сазан — *Cyprinus carpio* (L.) (по Никольскому, 1934)

Длина (в см)	35	40	45	50	55	60	65	70
Число икринок (в тыс.)	181	229	375	428,5	550	525	525	

Судак — *Lucioperca lucioperca* (L.) (по Чугуновой, 1931)

Длина (в см)	30	40	50	60	70	80
Число икринок (в тыс.)	203	331	487	685	851	

Из приведенных примеров видно, что у всех рыб по мере роста наблюдается увеличение числа икринок. При этом момент начала старения особи можно отметить лишь у сазана, у которого, начиная с размеров 60 см, число икринок становится меньше.

Сильные изменения претерпевает плодовитость у одной

и той же популяции при изменении обеспеченности пищей. Популяция менее многочисленная и, следовательно, лучше обеспеченная пищей, обладает, как правило, и большей плодовитостью. Так, например, у горбуши — *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) в низовье Амура в годы мощных заходов (четные) плодовитость одноразмерных особей бывает ниже, чем в годы слабых заходов (нечетные).

Средняя плодовитость амурской горбуши
(длина рыб 44—46 см)

Год	1928	1929	1930	1941	1948	1949	1950	1951
Число икринок . . .	1373	1446	1262	1447	1436	1556	1400	1505

У северокаспийской воблы в более кормные годы плодовитость одноразмерных особей возрастает. Так, в 1946 г. средняя плодовитость воблы длиной 17,5—18,5 см составляла 38 500 икринок, а в период 1911—1931 гг. — только 25 400. Аналогичные изменения плодовитости наблюдаются при разреживании популяции под влиянием интенсивного вылова. Так, под влиянием интенсивного вылова и тем самым увеличения обеспеченности пищей, плодовитость сахалинской сельди (25—26 см длины) изменилась с 37 936 икринок в 1940 г. до 46 158 — в 1946 г.

Различной оказывается плодовитость одноразмерных рыб и в популяциях одного и того же вида, живущих в разных условиях. Так, например, плодовитость щуки размером 30—35 см в Аральском море составляет 8 287 икринок, а в Северном Каспии — 17 581; у серебряного караса размером 22—24 см в Амуре плодовитость 68 000 икринок, а в озерах Урала — 26 000.

Существенные различия наблюдаются в плодовитости близких видов и даже близких форм одного и того же вида. Так, например, плодовитость атлантической мойвы — *Mallotus villosus* тур. колеблется от 6,2 до 13,4 тыс. икринок, а тихоокеанского подвида *Mallotus villosus socialis* (Pall.) — от 15,3 до 39,3 тыс.

Увеличение плодовитости рыб может обеспечиваться различными способами. Это достигается или путем уменьшения запаса желтка в икринке и тем самым сокращения периода пассивного питания эмбриона, или за счет уплотнения желтка, или, наконец, путем увеличения объема гонад. Так, например, у амурской калуги *Huso dauricus* (Georgi) большая по сравнению с белугой *Huso huso* (L.) плодовитость обеспечивается за счет более мелкой икры. У калуги в 1 г икры содержится от 38 до 90 зрелых икринок, а у белуги — от 27 до 53. У горчача — *Rhodeus sericeus* (Pall.) малый размер икринок, видимо, достигается за счет значительного уплотнения желтка (Крыжановский, 1949).

Повышение индивидуальной плодовитости достигается иногда и за счет порционности икрометания, когда одновременно в яичнике созревает лишь часть икры. Для характеристики порцион-

ности обычно используется так называемый коэффициент порционности, представляющий собою отношение числа икринок в первой порции ко всему количеству зрелых икринок. Однако этот коэффициент отражает только относительную величину первой порции и не позволяет составить себе представления о явлении в целом.

Как известно, порционность икрометания и растянутость периода размножения характерны, главным образом, для рыб тропиков и субтропиков. В умеренных широтах количество порционно нерестующих видов становится очень незначительным, а в Арктике они почти полностью отсутствуют. При этом часто один и тот же вид, например, лещ — *Abramis brama* (L.), в южной части своей области распространения нерестует порционно, а в северной — однократно. Большое количество тропических видов рыб, нерестующих порционно, объясняется тем, что в тропиках нет резко выраженной сезонности в развитии необходимого для питания молоди планктона. Это дает возможность только что перешедшей на внешнее питание молоди находить подходящий для себя корм в течение значительной части года.

Величина отдельных порций икры и промежутки между их выметыванием также есть приспособления, связанные, в первую очередь, с обеспеченностью молоди пищей. Обычно наибольшая порция икры выметывается в такое время года, когда молодь, выходящая из нее, оказывается наиболее хорошо обеспеченной пищей и защищенной от врагов. Переход к выметыванию всей икры за один прием обычно связан с сокращением пригодного для нагула молоди времени и с невозможностью выживания молоди нескольких порций нереста. Промежутки между выметыванием отдельных порций икры, видимо, часто связаны с продолжительностью первого этапа внешнего питания личинки. Когда личинка первой порции икрометания достигает второго этапа внешнего питания и переходит на иной вид корма, личинки следующей порции нереста только начинают внешнее питание. Благодаря этому устраняется возможность обострения противоречий из-за питания сходной пищей.

Обычно у большинства порционно нерестующих рыб наших широт икра выметывается в три порции, однако, для некоторых рыб, например, для султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov установлено ежесуточное выметывание икры в течение длительного времени — до трех месяцев. При этом созревание яиц идет очень быстро. Наличие такого многопорционного нереста делает невозможным у рыб с подобным типом икрометания определение плодовитости методом непосредственного подсчета (Овен, 1960). Плодовитость у порционно нерестующих рыб путем подсчета можно определить лишь в том случае, если число порций не более трех (Дрягин, 1952).

Порционность икротетания может быть приспособлением не только к повышению обеспеченности пищей. Порционность икротетания обеспечивает также сохранение популяции при неблагоприятных абиотических условиях нереста — при гибели икры фитофильных рыб во время обсыхания нерестилищ из-за падения уровня воды в реках (например, в Амуре у сазана и карася) или гибели пелагической икры рыб во время штормов (например, у хамсы в Азовском море). Если бы эти рыбы имели однократное икротетание, то при этом погибло бы все поколение данного года, при порционном же нересте погибает только часть его.

В процессе исторического развития в зависимости от изменения условий жизни может иметь место переход как от однократного нереста к порционному, так и наоборот.

Не всегда более мелкие икринки, находимые наряду с крупными в яичнике рыбы, указывают на порционность икротетания. У многих рыб мелкая икра остается после икротетания в яичниках и постепенно рассасывается. Интересно, что процент мелких, рассасывающихся после нереста икринок подвержен у некоторых рыб довольно сильным возрастным изменениям. Так, например, для сазана, как видно из приводимой ниже таблицы, у более молодых и у более старых особей процент «остаточной» рассасывающейся после нереста икры больше, чем у рыб среднего возраста.

Изменение процента мелкой икры (от общего числа икринок) в зависимости от размеров у аральского сазана

Длина рыбы	35	—	40	—	45	—	50	—	55	—	60	—	65
Процент мелкой икры . .	24,2		21,5		16,1		15,8		12,9		34,7		

Плодовитость рыб, как и других животных, есть приспособление, обеспечивающее сохранение вида в тех условиях, в которых он возник и существует. Большая плодовитость вырабатывается в условиях более интенсивной смертности, в частности, при более интенсивном выедании хищниками. Изменения индивидуальной плодовитости регулируются через изменение обеспеченности пищей. Одноразмерные особи более быстро растущие по сравнению с медленно растущими, как правило, обладают большей плодовитостью. На изменение условий жизни вид отвечает изменением плодовитости.

Представление о том, что плодовитость есть видовое свойство, обеспечивающее большую интенсивность внутривидовой борьбы, а тем самым более быстрый темп эволюции, т. е. представление о том, что более плодовитые виды обладают большим биотическим потенциалом, в корне неверно. Введенные Чепманом понятия «биотического потенциала» и «сопротивления среды» не отражают действительных биологических закономерностей. Плодовитость и ее приспособительные изменения обеспечивают сохра-

нение вида, а не его уничтожение путем выживания наиболее приспособленных и дивергенции. Как мы уже говорили, представление о том, что увеличение плодовитости обостряет «внутривидовую борьбу» не может быть признано правильным, соответствующим наблюдающимся в природе закономерностям. Это не приводит ни к массовой гибели многочисленных особей, обладающих наиболее типичными для данного вида признаками, не способствует преимущественному выживанию отдельных индивидуумов, у которых случайно возникли небольшие полезные отклонения от типичных для вида свойств. По этому ошибочному представлению подобное явление, повторяясь из поколения в поколение, приводит в конечном счете к полному исчезновению особей с типичными для исходного вида свойствами, т. е. к уничтожению старого вида, но способствует размножению особей, обладающих все более и более отклоняющимися признаками, т. е. появлению новых форм и, наконец, новых видов. Следовательно, по этому представлению, чем выше плодовитость, тем острее «внутривидовая борьба», тем быстрее уничтожается старый и возникают новые виды. Следовательно, увеличение плодовитости особей вида способствует его уничтожению.

В действительности увеличение, как и всякое другое изменение плодовитости особей в популяции (конечно, исключая патологические случаи), представляет собою приспособительный ответ популяции на изменение условий жизни. Увеличение плодовитости способствует сохранению, а не уничтожению вида, обеспечивает его относительную стабильность как в пространстве, так и во времени, при наличии достаточно широких колебаний условий жизни.

Рыбы приспособлены размножаться в самых разнообразных условиях. С особенностями размножения связаны строение и образ жизни как взрослых рыб, так и их икры, эмбрионов и личинок.

В фауне СССР выделяются следующие экологические группы рыб (Крыжановский, 1949), исходя из особенностей их размножения и развития и, в первую очередь, того местообитания, где происходит откладка икры:

Л и т о ф и л ы размножаются на каменистом грунте обычно в реках, на течении или на дне олиготрофных озер и прибрежных участков морей, обычно, но не всегда, в благоприятных условиях дыхания. К этой группе относятся осетровые, лососи, обыкновенный усац, подусты и др. (рис. 70).

Ф и т о ф и л ы размножаются среди растительности, откладывая свою икру в стоячей или слабо текущей воде на вегетирующие или на отмершие растения (рис. 71). При этом условия дыхания очень сильно варьируют. К этой группе принадлежат сазан, лещ, окунь, щука, многие губаны — Labridae и др.

П с а м м о ф и л ы откладывают икру на песок, иногда при-

крепляя ее к корешкам растений. Часто оболочки икринок псаммофильных форм инкрустируются песком. Развиваются обычно в благоприятных условиях дыхания. К этой группе принадлежат пескари, некоторые гольцы и др. (рис. 72).

Пелагофилы выметывают икру в толщу воды. Икра и свободные эмбрионы развиваются, свободно плавая в толще

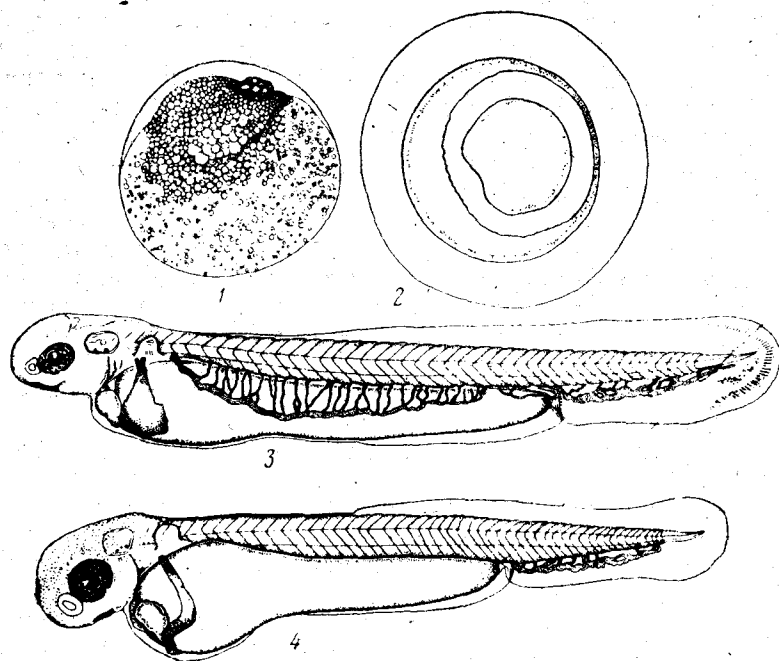


Рис. 70. Икра и эмбрионы литофильных рыб (масштаб не соблюден): 1 — икринка кеты *Oncorhynchus keta* Walb.; 2 и 3 — икринка и эмбрион гокинско-го усака *Barbus gokschai* Kessl.; 4 — эмбрион подуста *Chondrostoma nasus* (L.)

воды, обычно в благоприятных для дыхания условиях. В эту группу входят почти все виды сельдей (кроме *Clupea* и *Pomolobus*), тресковых, камбал, чехонь и многих других.

Остракофилы откладывают икру внутрь мантийной полости моллюсков и иногда под панцири крабов и других животных. Икра обычно развивается в не особенно благоприятных условиях дыхания. К этой группе относятся горчаки — *Rhodeinae*, некоторые пескари, например, *Chilogobio*, *Careproctus sinensis* Gilb et Burke из *Liparidae* и др. (рис. 73).

Естественно, что выделенные группы не охватывают всех рыб. Кроме стоящих особняком живородящих, у которых инкубационный период полностью или частично (как, например, у некоторых

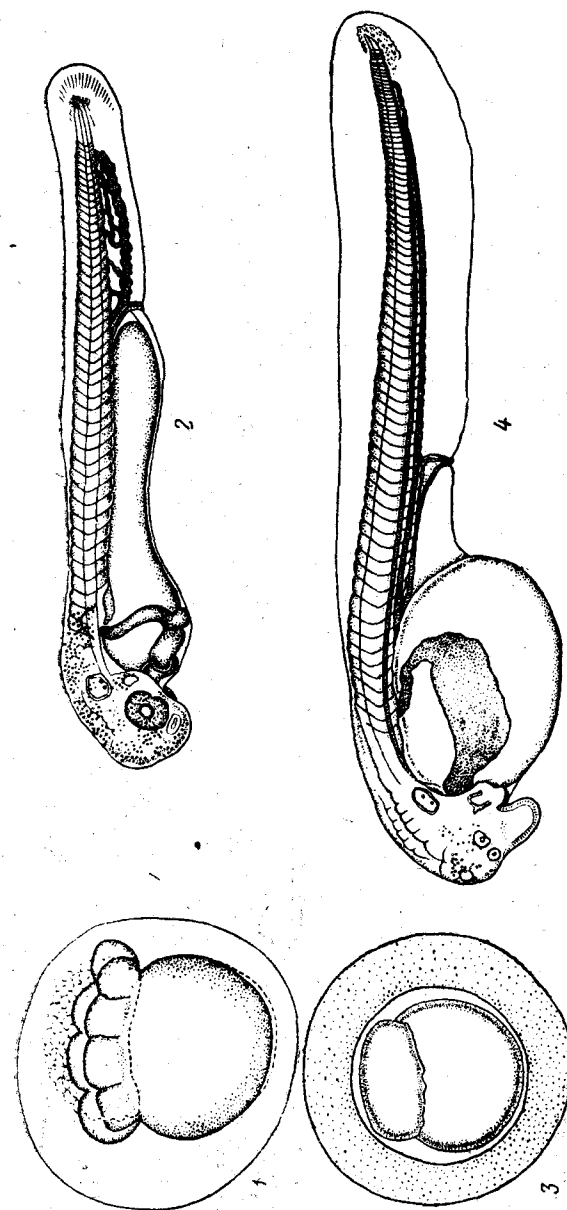


Рис. 71. Икра и эмбрионы аборисильных рыб (масштаб не соблюден): 1 — икринка леща *Abramis brama* L.; 2 — эмбрион леща; 3 — икринка сома *Silurus glanis* L.; 4 — эмбрион сома

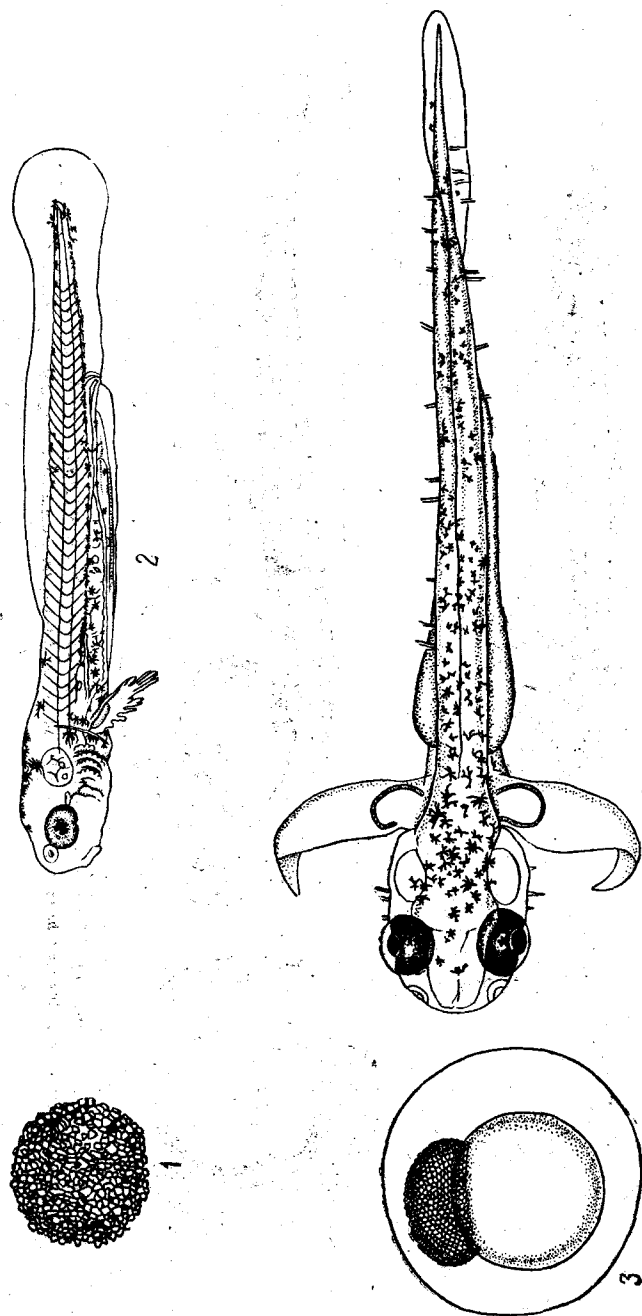


Рис. 72. Икра и эмбрионы псаммофильных рыб (масштаб не соблюден): 1 — икринка лжепескаря *Pseudogobio ritularis* (Bas.); 2 — личинка лжепескаря; 3 — икринка *Deuterophusa*; 4 — личинка *Deuterophusa*

подкаменщиков — Cottidae) проходит внутри материнского организма, среди рыб имеется много видов, занимающих по характеру размножения промежуточное положение. Например, рыбец — *Vimba vimba* (L.) — нерестует как на растительности, так и на камнях. Подобных примеров можно привести очень много. Однако по характеру развития эти промежуточные формы всегда

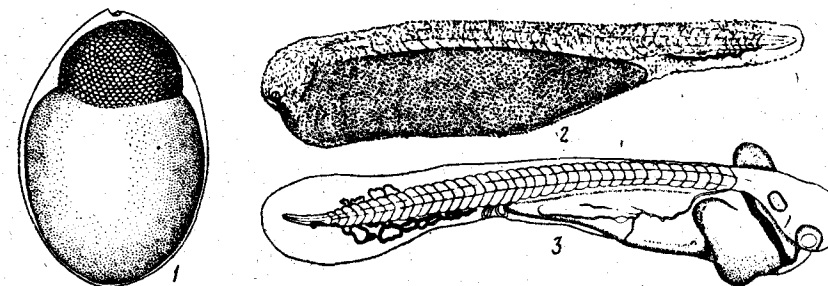


Рис. 73. Икра и эмбрионы остракофильных рыб (по Крыжановскому, 1949) (масштаб не соблюден): 1 — икринка колючего горчача *Acanthorhodeus asmussi* (Дуб.); 2 — эмбрион колючего горчача; 3 — эмбрион обыкновенного горчача *Rhodeus sericeus* (Pall.)

оказываются ближе к какой-либо из намеченных выше экологических групп.

Размеры икринок у разных рыб очень сильно варьируют. Как видно из приведенных данных, размеры (диаметр) зрелого яйца могут колебаться от долей миллиметра у некоторых сельдей и камбал до 80 мм и более у акул и химер.

Размеры зрелых яиц у некоторых рыб

<i>Myxine glutinosa</i> (L.)	17—30 мм
<i>Pristiurus melanostomus</i> (Raf.)	65 мм (без рогов)
<i>Scyllium canicula</i> (L.)	65 мм
<i>Somniosus microcephalus</i> (Bloch.)	80 мм
<i>Acipenser ruthenus</i> L.	1,3—2 мм
<i>Huso dauricus</i> (Georgi)	3,2—4 мм
<i>Clupea harengus</i> L.	0,9—1,5 мм
<i>Oncorhynchus gorbusha</i> (Walb.)	4,5—6,5 мм
<i>Cyprinus carpio</i> L.	0,9—1,2 мм
<i>Ammodytes hexapterus</i> (Pall.)	0,7—1,0 мм
<i>Perca fluviatilis</i> L.	2,0—2,5 мм

У акул и химер большой размер яиц обеспечивает то, что из оболочки выходит эмбрион очень крупных размеров. В связи с этим немногочисленное потомство акул оказывается в весьма

выгодном положении по отношению к мелкой молодежи костистых рыб, для которых крупные эмбрионы и личинки акул оказываются неуязвимыми. Мальки же костистых рыб служат для молодежи акул обильной пищей. Крупные размеры икринок наряду с наличием защитной роговидной оболочки обеспечивают молодежи хрящевых рыб высокую выживаемость. При малой плодовитости лишь такого рода приспособления могут сохранить этих рыб от вымирания.

Многим литофильным рыбам обычно свойственна довольно крупная икра. Таковы, в первую очередь, лососи. Относительно большие размеры их икринок связаны с наличием большого запаса желтка, медленно расходуемого эмбрионами этих рыб в условиях малокормных быстрых рек с галечниковым грунтом и олиготрофных озер, где мелкие планктонные организмы, служащие обычной пищей личинок рыб на первых этапах их активного питания, отсутствуют или редки. Переход на внешнее питание у этих личинок происходит, когда они достигнут более крупных размеров и смогут потреблять более крупных кормовых животных, а для достижения более значительных размеров за счет внутренних пищевых ресурсов требуется, естественно, и большой запас желтка.

Развитие в условиях более или менее благоприятного кислородного режима связано с большим или меньшим развитием у икры «дыхательных пигментов», обычно каротиноидов — пигментов желтоватых и красноватых тонов. Чем в менее благоприятных условиях дыхания развивается икра, тем она более ярко окрашена.

Наиболее богато обычно развита пигментация у икры фитофильных и литофильных рыб. Слабо развитая пигментация обычно бывает у пелагической икры камбал, трески, многих сельдей и др., развивающейся в воде, богато насыщенной кислородом. Малое развитие пигментов в икре и ее большая прозрачность делают ее в толще воды мало заметной для врагов. Интенсивность пигментации находится в прямой связи с кислородным режимом, при котором проходит развитие. Так, из дальневосточных лососей при наиболее благоприятном кислородном режиме развивается икра горбуши — *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.), имеющая весьма слабо развитую пигментацию. Среди дальневосточных лососей наиболее ярко, в малиново-красный цвет, окрашена икра нерки — *O. nerka* (Walb.), закапывающей икру обычно в грунт озер в местах выхода ключей, где вода бывает бедна кислородом.

У неоплодотворенной икры костистых рыб во всем поверхностном слое плазмы имеется множество мелких капелек, которые помещаются в вакуолях значительно большего размера. После оплодотворения икринки эти капельки выстреливаются под ее оболочку. В результате оболочка отделяется от желтка,

и дальнейшее проникновение спермиев под оболочку икринки становится невозможным.

У попавшей в воду неоплодотворенной икринки также через некоторое время происходит выделение капелек под оболочку. Пока этого выделения капелек под оболочку не произошло, икра сохраняет способность оплодотворения (см. ниже стр. 174).

Различен и удельный вес икринок. Обычно удельный вес пелагической икры близок к удельному весу воды. Плавучесть икринок достигается разными способами: икринки трески, многих камбал и других рыб содержат жировые капли, снижающие их удельный вес; в икре каспийской сельди, например, развивается большое кругожелтковое-перивителлиновое пространство; у восьмиусого пескаря — *Gobiobotia pappenheimi* Kroy. — ослизняется оболочка икринки. Кроме того, плавучесть икры обеспечивается путем обводнения желтка. Наконец, у некоторых океанических летучих рыб погружение икринки в глубину тормозится небольшими выростами, увеличивающими трение, так что икра успевает развиваться до того, как погрузиться в пучину.

У многих икринок после оплодотворения развивается клейкость оболочки, и они прикрепляются к донным предметам. Иногда такая клейкость сохраняется на протяжении части инкубационного периода, а затем икринки отклеиваются от субстрата и либо заканчивают свое развитие в толще воды (например, у некоторых пелагофильных амурских карповых), либо закатываются между камнями, как у некоторых нерестующих в русле рек литофильных рыб.

Время наступления половозрелости у разных видов рыб весьма различно. Оно подвержено значительным изменениям у разных популяций одного и того же вида, а также варьирует в пределах одной популяции. Обычно время наступления половозрелости связано с достижением особью определенных размеров. Так, лещ обычно созревает, достигнув около 27 см длины, язь — около 18 см и т. д. (Васнецов, 1934). Следовательно, чем медленнее рыба растет, тем позднее наступает ее половое созревание и наоборот. Таким образом, время полового созревания связано с обеспеченностью пищей, т. е. обилием корма, продолжительностью нагульного периода и т. п.

У большинства широко распространенных видов половозрелость наступает обычно в высоких широтах позднее, чем в низких. Так, например, плотва в Финляндии становится половозрелой по достижении 5—6 лет, в средней части Европы — 4—5 лет, а в южной части Европы — по достижении 3 лет. Оказывает влияние на срок наступления половозрелости и непосредственно обилие корма. Например, аквариумная рыбка *Barbus conchoni* Ham. — Buch. при интенсивном кормлении уже на следующий год по выходе из икры становится половозрелой. При недоста-

точном же кормлении рыбы этого вида созревают к двум, а иногда и к трем годам.

При разреживании популяции в естественных условиях, что приводит к повышению обеспеченности пищей, также часто наблюдается ускорение полового созревания особей.

Примером видов рыб с наиболее ранней половозрелостью могут служить некоторые бычки — *Aphya*, *Crystalllogobius*; зубастые карпы — *Cyprinodontiformes*; некоторые *Scopelidae* и др. Они становятся половозрелыми, еще не достигнув годовалого возраста. С другой стороны, некоторые осетровые — белуга *Huso huso* (L.), калуга — *Huso dauricus* (Georgi) — созревают лишь в возрасте 15—20 лет. По-видимому также поздно созревают и некоторые акулы.

Созревание половых продуктов и развитие половых желез у разных рыб, таким образом, занимает различное время. Разнится не только срок первого нереста, но и время, протекающее между отдельными икрометаниями. Так, например, у гамбузии промежутки между размножением составляют несколько месяцев, у большинства рыб периодичность размножения близка к году, но у некоторых проходных рыб, например, осетровых, периодичность нереста — два и более года. При этом темп и периодика развития половых желез у разных рыб оказываются весьма различными. Для удобства полевого анализа массового материала по ходу созревания половых желез и разграничения отдельных стадий полового цикла разработана целая серия шкал зрелости применительно к различным группам рыб (для тресковых — по Паульсену, для камбал — по Гейнке-Майеру, для каспийских сельдей — по Киселевичу, для осетровых — по Недошивину, для карповых и окуневых — по Кулаеву и Мейену и многие другие) (см. инструкцию ВНИРО, 1938). Во всех этих шкалах подчеркиваются специфические особенности хода созревания половых продуктов у данной группы рыб. Однако основу их составляет универсальная шкала — самая простейшая из всех применяемых, дающая лишь в общих чертах представление о ходе созревания у рыбы половых продуктов. Эта шкала имеет следующий вид:

I стадия — молодые особи, еще ни разу не размножавшиеся.

II стадия — покой; половые продукты или еще не начали развиваться или уже выметаны; воспалительный процесс у полового отверстия окончился; половые железы очень малого размера; икра простым глазом не заметна.

III стадия — созревание; икра заметна простым глазом, наблюдается чрезвычайно быстрое увеличение веса половых желез; семенники (молоки) из прозрачных становятся бледно-розовыми.

IV стадия — зрелость; половые продукты созрели; половые железы достигли максимального веса, но при легком надавливании половые продукты еще не вытекают.

V стадия — размножение; половые продукты вытекают уже при самом легком поглаживании брюшка; вес гонад от начала икрометания до его конца быстро уменьшается.

VI стадия — выбор; половые продукты выметаны, и половое отверстие воспалено; половые железы в виде спавшихся мешков, обычно, у самок с единичными оставшимися икринками, а у самцов с остатками спермы.

Такова общая схема, в которую для рыб с различным характером нереста отдельными исследователями внесены соответствующие изменения и дополнения.

Приведенная выше шкала зрелости пригодна, естественно, лишь для рыб с единовременным нерестом. Для рыб с порционным нерестом эта универсальная шкала принимает следующий вид:

I — молодые рыбы;

II₁ — период малого роста овоцитов (стадия покоя);

III₁ — период созревания, большого роста овоцитов;

III_{2...n} — период роста овоцитов, резорбция опустевших фолликулов и невыметанных икринок предыдущих порций;

IV₁ — период зрелости, гонады достигли максимального веса, овоциты готовы к овуляции;

IV_{2...n} — период зрелости, в гонадах есть наряду с зрелыми икринками рассасывающиеся икринки предыдущей порции нереста и резорбирующиеся опустевшие фолликулы;

V_{1...n} — половые продукты вытекают, есть овоциты в разных стадиях;

VI_{1...n} — выбор, в гонадах имеются одна или несколько генераций овоцитов последующих порций нереста.

Одним из важных показателей состояния половых продуктов служит их вес. Поскольку вес гонад, естественно, находится в теснейшей зависимости от размеров рыбы, то при анализе для устранения влияния веса тела рыбы обычно принято пользоваться так называемым коэффициентом зрелости, выражая вес гонад в процентах от веса всего тела или от веса порки, т. е. веса тела без внутренностей. Из приведенных на рис. 74 трех кривых хода изменения коэффициента зрелости у окуня, воблы и сазана, видно, что у каждой из этих рыб имеются специфические черты в ходе нарастания веса гонад, не говоря уже о сроках наступления соответствующих стадий. У воблы, имеющей так же, как и окунь, короткий нерестовый период, стадия покоя, однако, более продолжительная, а, кроме того, зимний подъем идет не столь круто. Сазан резко отличается как от окуня, так и от воблы пологостью нисходящей части кривой. Это явление всецело объясняется растянутостью периода икрометания у сазана. Иной характер носит динамика коэффициента зрелости у тропических рыб, размножающихся почти круглый год. Икрометание у них обычно порционное и колебание размеров гонад

(например, у *Tilapia esculenta* Graham. из озера Виктория) в течение года сравнительно невелико.

У большинства рыб северного полушария максимум веса гонад приходится на весенние месяцы. Летом коэффициент зрелости имеет наименьшую величину, но с осени начинает возрастать. Иная картина наблюдается у рыб с осенним и зимним

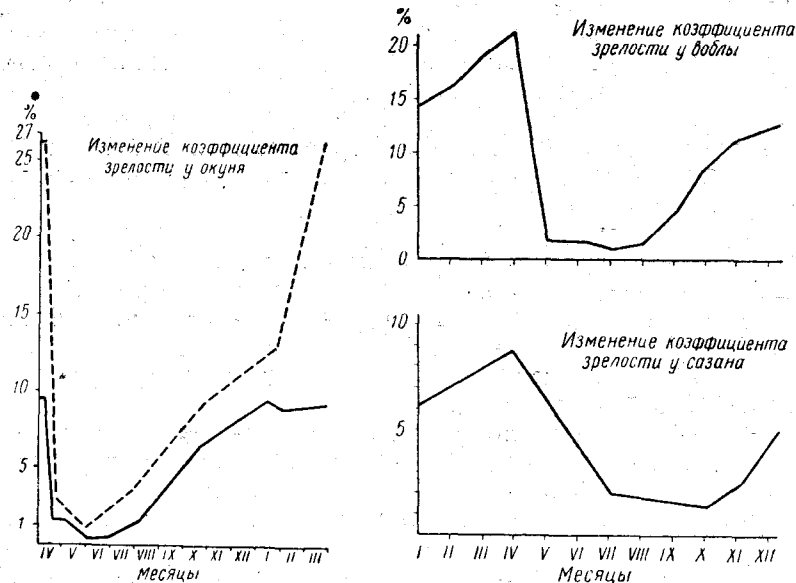


Рис. 74. Ход изменения в течение года коэффициента зрелости: слева — у окуня (яичники — пунктир, семенники — сплошная линия) справа — яичников у аральской воблы и сазана;

икрометанием (большинство лососей и налим). У них максимальная величина коэффициента зрелости приходится на осенние месяцы.

Процесс созревания половых продуктов у разных рыб идет также весьма различно. У некоторых карповых, как мы указывали, вторая стадия продолжается довольно долго (у воблы — май — июль). С начала августа у воблы наступает быстрое развитие гонад и появление сперматозоидов первого и второго порядка. На этой стадии, обычно плотва и зимует. Эта стадия на кривых динамики коэффициента зрелости соответствует участку медленного подъема. Окончательное созревание у них происходит в очень короткий срок за две-три пятидневки до начала нереста.

Иная картина наблюдается у других карповых, например, сазана и у окуневых. У обыкновенного окуня сперматогонии

очень скоро переходят в сперматозоиды. Начало появления сперматозоидов обычно приходится на июль. В отличие от карповых, сперматогенез у окуня, заканчивается в основном еще осенью, и зимовка происходит уже при наличии в семенниках сперматид, а иногда даже и значительного количества сперматозоидов. Женские половые продукты несколько запаздывают в развитии.

Динамика коэффициента зрелости, естественно, несколько отличается у рыб с порционным и у рыб с разовым икрометанием.

Ход развития половых желез зависит не только от количества и качества потребляемого корма. Развитие яичников и семенников регулируется также освещенностью, термическим режимом и рядом других факторов.

Стимулирующее действие света, видимо, сказывается через активацию эндокринной деятельности мозга, в первую очередь, гипоталамуса. Термический режим влияет на изменение темпа развития гонад несомненно через изменение интенсивности хода общего обмена веществ.

Развитие половых желез связано у большинства рыб со становлением вторичнополовых признаков. Наиболее часто вторичнополовым различием является разница в размерах между самцами и самками. Обычно самка бывает крупнее самца, что имеет существенное приспособительное значение, ибо тем самым обеспечивается большая плодовитость стада. Разница в размерах самцов и самок варьирует очень сильно. У одних видов, таких как лещ — *Abramis brama* (L.), плотва — *Rutilus rutilus* (L.), осетровые и многие другие, самки в среднем лишь немного (на несколько см) крупнее самцов. Эта разница в размерах обычно достигается за счет более раннего созревания самцов и меньшей продолжительности их жизни. У других видов разница в размерах между самцами и самками оказывается уже весьма значительной. Появляются так называемые карликовые самцы. Карликовые пресноводные самцы имеются у ряда лососей (*Salmo salar* L., *S. trutta* L. и др.), причем у них карликовые самцы существуют, наряду с проходными крупными самцами (Берг, 1937; Барач, 1952; Г. Никольский, 1953а) и наравне с ними участвуют в нересте.

Приспособительное значение карликовых, постоянно живущих в реках, самцов у проходных рыб заключается в обеспечении популяции большей численности и большей воспроизводительной способности при меньшей кормовой базе, чем если бы и самцы были крупными, проходными.

Карликовые самцы имеются у многих глубоководных рыб из подотряда Stomiatoidei (отряд сельдеобразных) и подотряда удильщиков — Ceratioidei (отряд ногоперых). Карликовые самцы удильщиков паразитируют на самках (см. стр. 104), при-

растая к ним ротовым отверстием и питаясь за счет соков их тела. Подобное приспособление делает ненужным поиск особями одного пола особей другого пола для осеменения икры при разреженной на значительных глубинах популяции.

Лишь у сравнительно немногих видов рыб (некоторые сомы, карповые и др.) самцы крупнее самок. Обычно это имеет место в том случае, когда самец охраняет свое потомство и, следовательно, большие размеры его являются защитным свойством. Например, у обыкновенного сома — *Silurus glanis* L. — в Аральском море средний размер самцов — 107,2 см, а самок — 98,2 см; у косатки-скрипуна — *Pseudobagrus fulvidraco* (Rich.), откладывающей икру в норки, охраняемые самцами, средний размер самца — 21,4 см, а самки — 17,7 см (Болонь, май 1946); у амурского лжепескаря — *Pseudogobio rivularis* (Bas.) — средний размер самца — 6,1 см, а самки — 5,3 см.

Различия между самцами и самками проявляются и в других признаках. Очень часто самцы от самок отличаются по длине и форме плавников (рис. 75). Так у самцов многих карповых плавники как парные, так и непарные несколько больших размеров, чем у самок; у самцов некоторых байкальских бычков, например, у *Cottocomephorus*, значительно увеличены лишь грудные плавники; у самцов многих вьюновых — *Cobitidae* — между лучами грудных плавников и на щеках образуются вздутия, отсутствующие у самок; у самцов меченосца — *Xiphophorus* из *Roesilidae* имеется длинный вырост на хвостовом плавнике; у самцов многих камбал семейства *Bothidae* — удлинненные лучи спинного плавника и т. д.

Различия в строении плавников у самцов и самок в большинстве случаев связаны с особенностями размножения. Так, например, больший чем у самок спинной плавник самца хариуса — *Thymallus*, который ко времени нереста еще увеличивается, при процессе икрометания создает завихрения около нерестующих особей, задерживая разнос спермы быстрым течением (Brown, 1936). Большие брюшные плавники у самца линия (см. рис. 75) способствуют также более успешному осеменению икры и прикреплению ее к стеблям растений. Усамки морского сома — *Galeichthys felis* (L.) брюшные плавники изменены в виде ложки, куда во время нереста выпадает икра, где она осеменяется и откуда ее забирает в рот самец, который вынашивает икру во время инкубации в своей ротовой полости.

Наряду с вторичнополовыми признаками у многих рыб ко времени размножения появляется «брачный наряд», особенно резко выраженный у лососевых (среди рыб нашей фауны). В период размножения изменения у лососевых выражаются прежде всего в окраске, которая становится значительно ярче, причем в ней появляются отсутствовавшие ранее цвета. При этом одновременно изменяется даже скелет челюстей, которые осо-

бенно у самцов выгибаются и на них вырастают большие зубы (рис. 76). У карповых брачный наряд обычно выражается в появлении более яркой окраски и своеобразных бугорков из рогового эпителия на голове и чешуе тела (рис. 77). Весьма сильные изменения в окраске наблюдаются у самцов некоторых бычков — *Gobiidae*. Так, самцы *Neogobius melanostomus* (Pall.) в период размножения становятся почти черными.

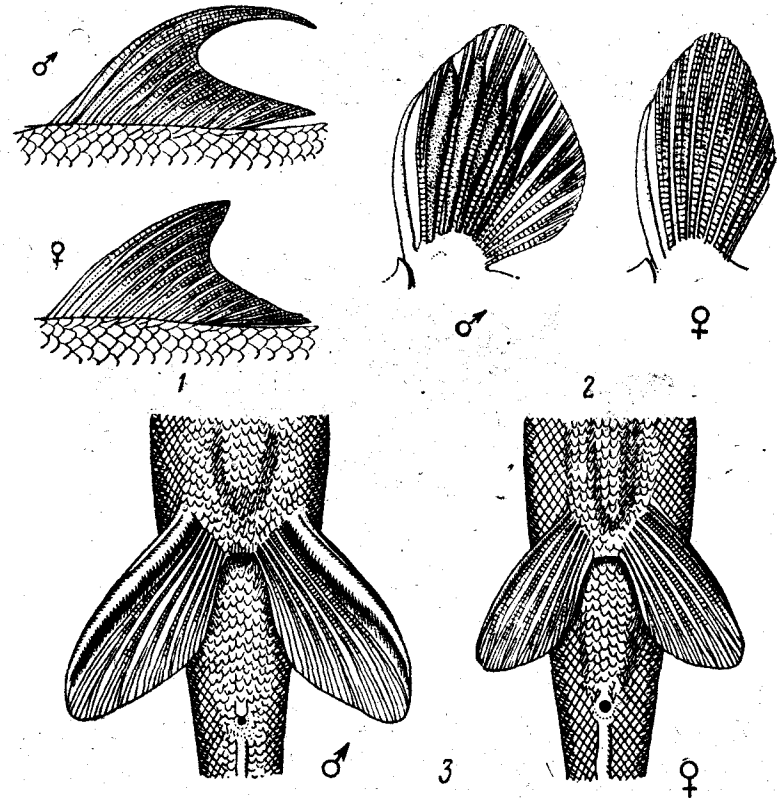


Рис. 75. Вторичнополовые признаки у рыб:

1 — спинные плавники самца и самки *Labeo dero* Hamilton; 2 — грудные плавники самца и самки тибетского гольца *Nemachilus stoliczkae* Day. (из Hoga and Misra, 1936 и Берга, 1948); 3 — брюшные плавники линия *Tinca tinca* (L.)

Относительно происхождения брачного наряда существует ряд гипотез. Несомненно, что в ряде случаев брачная окраска носит защитный характер. Так, брачная окраска ряда представителей семейства лососевых по характеру рисунка напоминает окраску живущей в реках молоди этих рыб и несомненно является маскирующим приспособлением в мелких речках с прозрачной водой и галечниковым грунтом, где пелагическая

морская окраска лососей, естественно, делала бы их более заметными. Однако в ряде случаев брачный наряд, по-видимому, имеет сигнальное значение. Так черная полоса на боках тела у самок кеты — *Oncorhynchus keta* (Walb.), появляющаяся во время нереста, возможно, облегчает ориентировку самцов на самку.

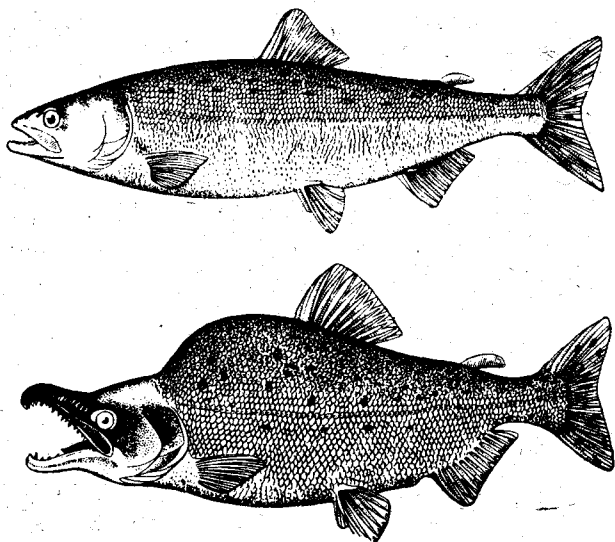


Рис. 76. Брачные изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.); сверху — рыба без брачных изменений — серебрянка; внизу — лошальный самец

Появление же красных тонов в окраске у лососей в брачный период и погружение чешуи в кожу, видимо, связано с увеличением дыхательной функции кожи в период нереста (Смирнов, 1959). Несомненно, что во многих случаях брачный наряд является естественным стимулятором (например, бугорки у карповых), вызывая отдачу половых продуктов.

Календарные сроки нереста вырабатываются как приспособление, в первую очередь, к обеспечению молоди пищей. Они связаны с сезонными и другими изменениями абиотических и биотических условий среды.

Обычно к моменту перехода молоди на внешнее питание уже развиваются необходимый для нее кормовой планктон или другие кормовые организмы. Задержка размножения часто может привести к ухудшению питания. Определенное совпадение хода развития молоди рыбы и фаз развития кормового планктона часто является важнейшим моментом, определяющим уро-

жайность поколения (сельдь — *Clupea harengus* L., хамса — *Engraulis encrasicolus* (L.) и др.).

В условиях высоких широт с коротким вегетационным периодом часто для обеспечения более полного использования короткого кормового сезона нерест у рыб перемещается на осень, а инкубационный период и период питания желтком продолжают до весны (многие лососи, сиги). Таким образом, переход молоди на внешнее питание приходится на начало периода вегетации, и за короткий вегетационный период наиболее полно используются корма. Как правило, чем более длительное время молодь на первых этапах активного питания обеспечена пищей, тем более растянутыми оказываются сроки икрометания. Наиболее отчетливо это выражено у тропических, порционно нерестующих рыб.

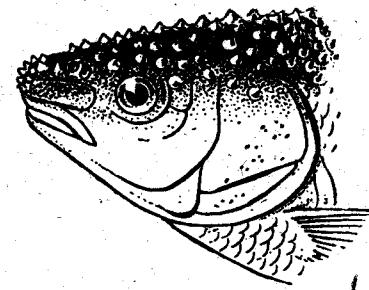


Рис. 77. Голова кутума *Rutilus frisii kutum* Kam. (карповые) в брачном наряде

Сроки икрометания, несомненно, имеют также и защитное значение для обеспечения развития икры и молоди в такой период, когда хищники еще не появились или малоактивны. Так, например, в дельте Волги щука, вобла, окунь и другие ранненерестующие рыбы выметывают икру в период, когда на разливах еще почти отсутствуют икроядные рыбы. Более ранний нерест щуки также обеспечивает ее молоди кормовую базу в виде молоди других, более поздно нерестующих рыб, по сравнению с которой молодь щуки оказывается более крупной.

У некоторых речных пелагофильных рыб, таких как белый амур — *Ctenopharyngodon idella* (Val.) и толстолобики *Aristichthys nobilis* (Rich.) и *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), икрометание происходит при подъеме вод, когда они становятся более мутными, и пелагическая икра, несомая в толще воды, делается менее заметной для врагов. Американская атеринка — *Leuresthes tenuis* (Ayres) — мечет икру в сизигийные приливы, откладывая ее у кромки воды. Развитие происходит во влажном песке вне воды и длится до следующего сизигия, когда место откладки икры вновь затопляется, и выведшиеся из икры личинки выходят в воду. Таким образом, достигается хорошая защищенность икры от живущих в воде врагов. Так же в сизигийные приливы откладывает икру и *Galaxias attenuatus* Temm. Икра этой рыбы остается среди выбросов растительности и тоже проходит свое развитие вне воды до следующего сизигия.

По сезону, когда происходит нерест, рыб нашей фауны мож-

но разбить на: 1) весенненерестующих — сельди, щука, окунь, плотва, корюшка и многие другие; 2) летненерестующих — хамса, барабуля, красноперка, сазан, линь, многие бычки и др.; 3) осенне-зимненерестующих — многие лососи, сиги, налим, навага и др.

Это деление в известной степени условно. Часто один и тот же вид в зависимости от условий в разных районах нерестует в разное время года. Так, например, мойва — *Mallotus villosus* (Müller) у Финмаркена и западного Мурмана мечет икру с марта по май, по побережью восточного Мурмана — в июне и июле, а в восточной части Баренцева моря — в августе — сентябре.

Время нереста у разных видов рыб варьирует очень сильно и в течение суток. Многие рыбы нерестуют в ночное время (лососи, налим, хамса и ряд других) обычно на небольшой глубине. Это обеспечивает производителям лучшую защищенность от врагов, ориентирующихся при помощи органов зрения. У некоторых рыб (многие анчоусы), имеющих короткий инкубационный период, икрометание происходит вечером, а к утру из икры уже выводятся личинки, которые значительно менее уязвимы для врагов, чем икра. Суточная периодика нереста несомненно имеет и некоторые другие приспособительные особенности, еще недостаточно хорошо изученные.

Продолжительность периода икрометания у различных рыб также далеко не одинакова. Короткий срок (одно утро) нерестуют в наших водах, например, вобла и окунь. Многие тропические рыбы, как, например, характерные своей «ротовой беременностью» *Arogonidae* (рис. 78), выметывают икру в течение одного часа. С другой стороны, даже у рыб, не имеющих резко выраженного порционного икрометания, как лещ, нерест одной и той же особи может происходить несколькими приемами на протяжении ряда суток. Так, даже у тех популяций леща, у которых икрометание не порционное, самки держатся на нерестилищах в значительном количестве до 10 дней каждая, в массе же — до 5 дней. Сходная картина наблюдается и у сазана, но у него икрометание еще более растянуто, и пребывание отдельных самок на нерестилищах длится дольше, чем у леща. У рыб же с хорошо выраженным порционным икрометанием (у которых икра созревает отдельными порциями) общая продолжительность нереста, естественно, значительно больше.

Самцы держатся на нерестилищах обычно дольше, чем самки, и участвуют в нересте поочередно с несколькими самками. Это наблюдается у лососей, многих карповых, окуневых и других рыб.

Если ход развития половых желез в значительной степени определяется обеспеченностью пищей и зависит от хода обмена веществ, то момент начала икрометания обычно является ре-

акцией на тот или иной «натуральный раздражитель», на тот или иной сигнал, часто имеющий комплексный характер. Так, у многих рыб стимулом начала икрометания служит определенная температура воды (для весеннемечущих — подъем температуры, а для осенненерестующих — ее падение). Однако температура стимулирует откладку икры только в присутствии особой другого пола.

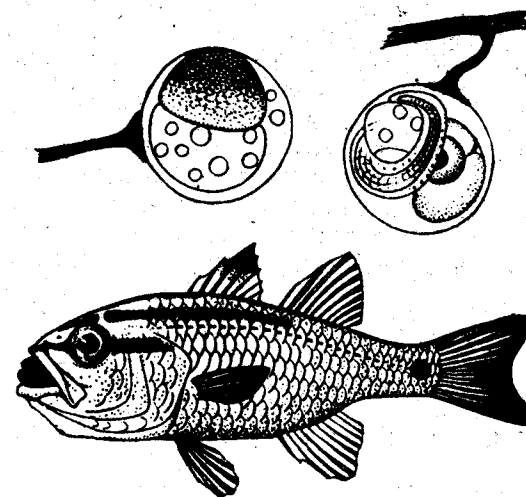


Рис. 78. Самец *Apogon semilineatus* Schlegel (окунеобразные) с икрой в ротовой полости; сверху — отдельные икринки на разных стадиях развития

Обычным стимулятором нереста литофильных, фитофильных и остракофильных рыб служит наличие нерестового субстрата — гальки, растительности, моллюсков. Часто сигналом к началу нереста служит подъем уровня воды. По наблюдениям индийских ихтиологов (Нога, 1945 и др.) у некоторых индийских карповых стимулом начала нереста наряду с подъемом уровня воды служит и определенная фаза луны. Механизм действия «натурального раздражителя», стимулирующего нерест, еще недостаточно хорошо изучен, однако несомненно, что здесь имеет место нервногуморальная реакция.

Существенную роль играют и так называемые стерогормоны, т. е. вещества, выделяемые в воду зрелым самцом и вызывающие появление у самок икрометных рыб состояния готовности к нересту, а у самок живородящих рыб — готовности к осеменению. Основным из этих стероидных гормонов является копулин. Этот гормон, будучи введен в воду, стимулирует появление брачной окраски у самок ряда видов рыб, а у самок гор-

чака — рост яйцеклада. Каков механизм действия копулина, точно не известно. Одни считают, что он всасывается в кровь через жабры и стимулирует гормональную деятельность организма самки, другие — что реакция на копулин осуществляется непосредственно через хеморецепторы (Пучков, 1954; Киршенблат, 1952).

Соотношение полов у отдельных видов рыб довольно сильно изменчиво, но у большинства видов близко один к одному. Оно отлично у разных популяций одного и того же вида, а может меняться и в пределах одной и той же популяции по годам. Например, у обыкновенного окуня — *Perca fluviatilis* L. — в разных озерах соотношение полов варьирует от 1 : 1 до 1 : 9, с преобладанием самок. По-видимому, у обыкновенного окуня в условиях плохого питания появляется больший процент тугорослых самок, служащих пищей более быстрорастущим особям этого же вида. У большинства других видов рыб при ухудшении условий питания в нерестовой популяции возрастает процент самцов.

Распределение соотношения полов среди разных размерных групп рыб нерестовой популяции также различно у разных видов. Среди крупных рыб, у которых самцы охраняют икру, обычно они преобладают, наоборот, среди мелких особей преобладают самки. Если заботы о потомстве нет, среди крупных рыб преобладают самки (Замахеев, 1959).

Как время, так и место нереста являются приспособлениями, обеспечивающими наиболее благоприятные условия для развития икры и молоди. У многих морских рыб икра развивается, плавая в толще воды. Литофильные рыбы откладывают икру или, приклеивая ее к камням, или закапывая в грунт. У осетровых, например, икра приклеивается к гальке, главным образом, среди россыпей, вынесенных из оврагов (Алявдина, 1951), а лососи закапывают свою икру в грунт, устраивая для этой цели специальные гнезда — нерестовые бугры. Фитофильные рыбы откладывают свою икру, приклеивая ее к растениям или устраивая специальные гнезда из растительности. Иногда, как указывалось, икра откладывается внутрь других животных — моллюсков, крабов. Нерестовым субстратом могут служить раковины, панцири и другие твердые остатки животных. Так, например, некоторые бычки — *Gobiidae* — и морские собачки — *Vleppiiidae* — откладывают свою икру в пустые раковины моллюсков. Наконец, ряд видов вынашивает свою икру на собственном теле (рис. 79).

Однако при всем разнообразии условий размножения рыб у каждого вида и даже формы они имеют свою весьма существенную специфику. Так, например, все лососи рода *Oncorhynchus* закапывают свою икру в гальку, но у каждого вида условия развития оказываются специфичными. Горбуша — *Oncor-*

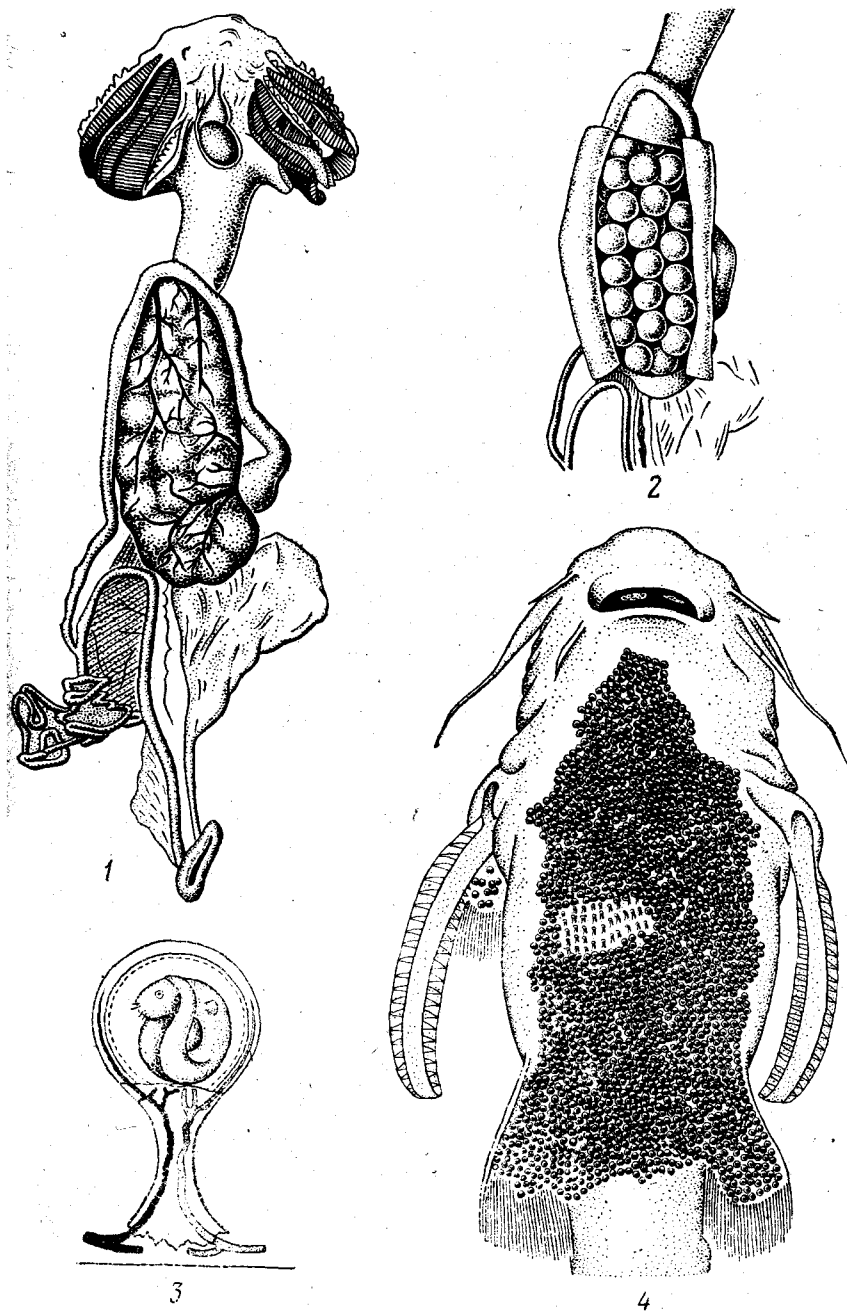


Рис. 79. Охрана икры у сомовых:

1 и 2 — вынашивание икры в желудке у *Tachysurus barbatus* Lacép.; 3 — 4 — вынашивание икры на брюхе у *Platystichus cotylephorus* Bloch.

hynchus gorbuscha (Walb.) — зарывает икру на стрежне реки в крупную гальку, в результате икра ее развивается на быстром течении, при наиболее благоприятном кислородном режиме, но подвергается большим механическим воздействиям. В связи с этим, как указывалось, икра горбуши наименее богато пигментирована каротиноидными дыхательными пигментами, но оболочка ее по сравнению с икрой других дальневосточных лососей обладает большей прочностью. Кета — *O. keta* (Walb.) устраивает свои гнезда обычно ближе к берегам на более тихом течении; икра закапывается в более мелкую гальку; она развивается при менее благоприятных условиях дыхания, но подвергается меньшим механическим воздействиям. Интересно, что осенняя форма кеты устраивает свои гнезда обычно в местах выхода грунтовых вод, отчего ее икра меньше подвергается промерзанию в суровые зимы, чем у летней формы кеты. Летняя форма кеты откладывает икру в местах, где выхода грунтовых вод нет. У кеты прочность оболочки икринки меньше, чем у горбуши, а каротиноидная пигментация развита сильнее. Сима — *O. masu* (Brev.) поднимается в верховья мелких речек, но откладывает икру у берегов, в затишных участках. Икра этого вида окрашена еще более ярко, чем икра кеты, а по прочности оболочки занимает промежуточное место между икрой кеты и горбуши, приближаясь несколько к последней. Такие же тонкие различия имеются и среди видов, принадлежащих к другим экологическим группам. Вобла — *Rutilus rutilus caspicus* (Жак) нерестует, примерно, в тех же участках дельты Волги, что и лещ — *Abramis brama* L., но раньше последнего. Икра воблы развивается при значительно более низких температурах (7,0—16° С), будучи прикрепленной обычно к прошлогодней мертвой растительности. Лещ мечет икру позднее и, естественно, при более высоких температурах (15—23° С), прикрепляя икринки к уже вегетирующей растительности.

Имеются существенные различия и в условиях нереста пелагофильных рыб, так, например, шпрот — *Sprattus sprattus* (L.) — мечет свои пелагические икринки в опресненных районах (в фиордах, куда стекает реки, или в эстуарных районах) при довольно большой амплитуде солености, а летучие рыбы откладывают свою икру при стабильной солености около 34—35‰ и температуре около 26—27° С (Вгипп, 1935). В связи с необходимостью обеспечить плавучесть икринки при различных плотностях воды у шпрота очень сильно варьируют в разных районах размеры икры. Так, в Северном море, где соленость выше, размер икринок шпрота колеблется от 0,82 до 1,23 мм, а в Балтийском море — от 1,23 до 1,68 мм, т. е. в менее плотной воде отношения поверхности икринки к ее объему оказывается большим (Расс, 1953).

Характер подхода рыб к нерестилищам и прохождение

процесса нереста имеет также приспособительное значение. Обычно у большинства рыб первыми к нерестилищам подходят самцы, которые участвуют в нересте поочередно с несколькими самками. Самки, отметав икру, или отходят с нерестилищ и начинают нагул (лещ, вобла и многие другие) или, как это имеет место у лососей, остаются охранять свое гнездо. У дальневосточных лососей, как видно из табл. 9, составленной по материалам А. И. Смирнова, один самец за нерестовый сезон может давать до 14 порций спермы.

Таблица 9
Количество порций и объем спермы у различных видов дальневосточных лососей

Вид рыбы	Горбуша	Осенняя кета	Нерка	Кижуч
Количество спермы и число ее порций				
Наибольший объем одной порции спермы (в см ³)	21,7	17,9	8,5	46,0
Наибольшее количество порций спермы, полученной от одного самца . .	6	11	8	14
Максимальное общее количество спермы, полученное от одного самца в (см ³)	68,8	133,6	41,8	192,8

У большинства видов рыб наиболее высококачественное потомство получается от рыб среднего возраста. Молодые и очень старые особи дают менее жизнестойкое потомство. Так, у карпа — *Cyprinus carpio* L., — по данным Ф. Г. Мартышева, наиболее высококачественное потомство дают рыбы в возрасте 8+, молодые же и старые особи дают менее жизнестойкую молодь (табл. 10).

Таблица 10
Показатели качества потомства карпа разного возраста

Возраст рыбы	17+	8+	4+	3+
Характеристика потомства				
Средний диаметр икринки (в мм) . .	1,64	1,71	1,39	1,26
Длина личинки в момент выклева (в мм)	6,18	6,41	5,05	4,80
Вес сеголетков к осени (в г)	25,04	34,5	32,08	нет данных

Различным оказывается и количество жира, содержащегося в икре рыб разного возраста. Так, у северокаспийской воблы наибольшее количество жира содержится в икре рыб в возрасте 4+ 5+. В икре более молодых и старых рыб содержится меньший запас жира (данные Ю. И. Чепраковой).

На нерестилища первыми подходят обычно более крупные самки, имеющие наиболее высококачественную икру. Их икра осеменяется первыми порциями спермы самцов, которая, как известно, более высококачественна. Если крупных самок много, то на оплодотворение их икры самцы расходуют основную часть спермы. Для оплодотворения подходящих позднее более молодых и более мелких самок спермы остается недостаточно, качество ее пониженное, и осеменение дает большой процент отхода. При малом количестве старых самок успешность осеменения икры молодых возрастает. Таким образом, молодые, главным образом впервые нерестующие особи, представляют собою как бы резерв для обеспечения увеличения поколения при разрежении стада.

У большинства рыб оплодотворение икры происходит в воде. Спермии, попадая в воду, приобретают подвижность и, проникая через микропиле в икринку, оплодотворяют ее. Подвижность спермы в воде у разных видов сохраняется различное время. У рыб, нерестующих на течении, где контакт спермы с икрой может быть осуществлен в очень малый промежуток времени, сперма движется в воде более короткое время, чем у рыб, нерестующих в стоячей воде. Так, у горбуши и кеты, нерестующих на быстром течении (скорость течения 0,5—1,0 м/сек), подвижность спермы в воде сохраняется лишь на протяжении 10—15 сек. У русского осетра и севрюги, нерестующих на более медленном течении (около 0,2 м/сек), подвижность спермы сохраняется около 230—290 сек. У волжской сельди — *Caspialosa volgensis* (Berg) — через минуту после помещения спермы в воду подвижность сохраняла только 10% спермиев, а через 30 мин двигались лишь единичные спермии (Строганов, 1938). Прибавление к воде овариальной жидкости активирует движение спермиев, что является приспособлением, обеспечивающим усиление их движения при приближении к икринке.

У видов рыб, размножающихся в стоячей воде, возможность контакта спермы с икрой сохраняется значительно дольше, чем в текучей воде, и, соответственно, жизнестойкость спермы много выше. Так, например, сперма океанической сельди — *Clupea harengus pallasi* Val. — более суток сохраняет в морской воде способность к оплодотворению (Крыжановский, 1956).

У большинства рыб осеменение наружное, но у некоторых видов как икрометных, так и тех, у которых икра развивается внутри материнского организма, имеет место внутреннее опло-

дотворение, в связи с чем у них часто развиваются специальные копулятивные органы. В простейшем виде органы совокупления представлены в виде анальной папиллы — у миног (круглоротые), а также у ряда рыб — подкаменщиков, бычков и некоторых других (Brown, 1957).

У самцов акул и скатов как у живородящих, так и у икрометных происходит внутреннее оплодотворение. В связи с этим развивается специальный копулятивный аппарат — птеригоподий (рис. 80), образующийся из видоизмененных крайних внутренних лучей брюшных плавников. Эти лучи увеличиваются в размерах, образуя на каждом брюшном плавнике массивный вырост, на внутренней стороне которого имеется желобок. При спаривании самец складывает оба выроста вместе и вводит их в клоаку самки. Интересно, что у наиболее древних ископаемых акул совокупительного аппарата (птеригоподиев), видимо, не было, и оплодотворение, вероятно, было наружным. Нет птеригоподиев и у современной полярной акулы — *Somniosus microcephalus* (Bloch.), но это несомненно явление уже вторичное.

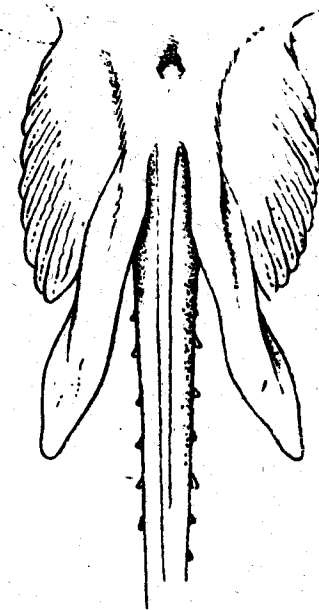


Рис. 80. Птеригоподий (совокупительный орган) ската (из Kyle и Eherenbaum, 1927)

Среди костистых рыб также имеется большое число живородящих форм. В богатом видами отряде Cyprinodontiformes значительная часть видов производит на свет живых детенышей. У этих рыб видоизмененные лучи анального плавника (обычно третий и четвертый) превращены в весьма сложно устроенный копулятивный орган — гоноподий. Интересно, что у живородящих карпозубых этот орган приобретает подвижность и может поворачиваться вперед и назад.

Сложно устроенный гоноподий развивается у рыбки *Horaichthys setnai* Kulkarni из Cyprinodontiformes (рис. 81). Его функция заключается в подвешивании сперматофоров к половому отверстию самки. У рыбок из отряда Phallostethiformes совокупительный аппарат развивается на горле и представляет собою производное первой пары ребер и частей тазового и плечевого

поясов. Имеются совокупительные органы и у рыб некоторых других групп.

Нормальный, не патологический гермафродитизм у рыб встречается очень редко. Достоверно он известен только у представителей морских окуней — *Serranidae* и морских карасей —

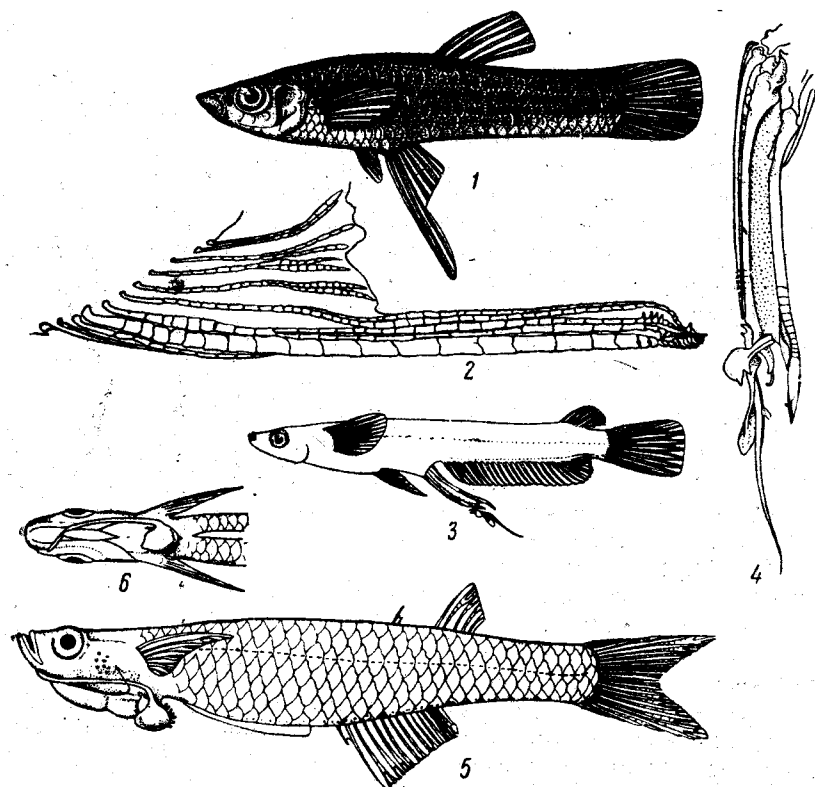


Рис. 81. Копулятивные органы разных рыб (масштаб не соблюден):

1, 2 — самец и гоноподий гамбузии (из Линдберга, 1934); 3, 4 — самец и гоноподий *Hemibarbus setnai* (из Kulkarni, 1940); 5, 6 — самец и гоноподий *Neostethus amaricola* (Vill. et Man.) (по Бегу, 1955)

Sparidae. У некоторых видов рода *Serranus* даже возможно самооплодотворение, у других родов *Serranidae* и *Sparidae* мужская и женская половые железы созревают поочередно, и самооплодотворение не имеет места.

У части особей *Chrysophrys aurata* (L.), являющейся гермафродитом, созревают сначала молоки, а потом икра, а у других — наоборот. Поэтому в период нереста в стаде всегда имеются и «самцы» и «самки», хотя каждая особь выступает пооче-

редно то как самец, то как самка, но самооплодотворения не происходит.

Весьма различно у разных рыб протекает и самый процесс нереста. У ряда рыб откладке икры предшествует постройка специального гнезда. Многие сомы семейств *Bagridae* и *Loricariidae* откладывают икру в специально выкапываемые для этой

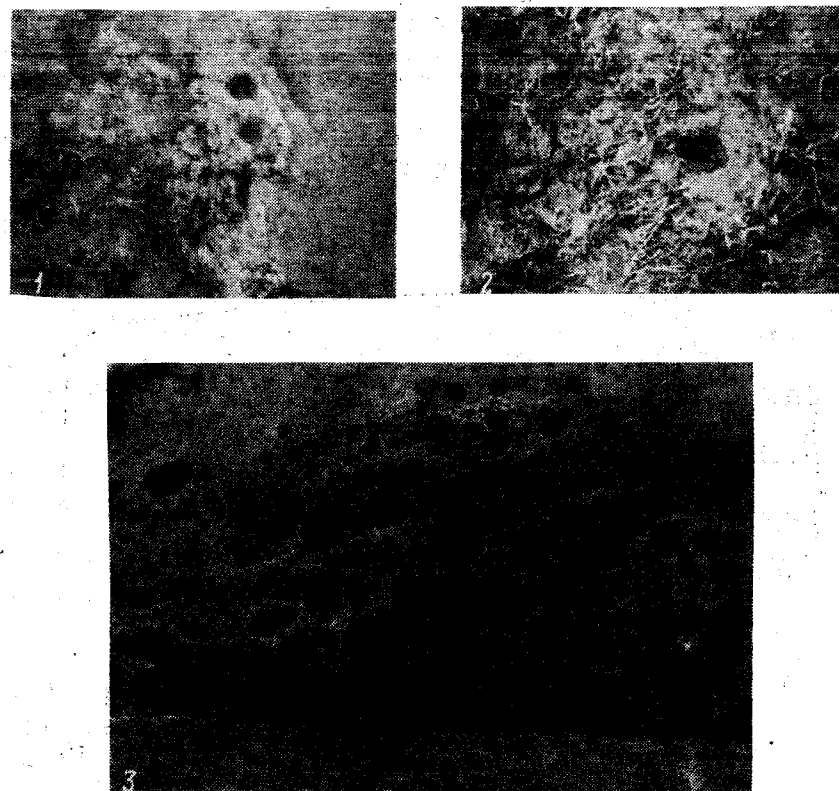


Рис. 82. Гнезда-норки в грунте:

1, 2 — котаток (*Bagridae*); 3 — панцирных сомов (*Loricariidae*)

цели норки, охраняемые затем самцами (рис. 82). При этом образуется нечто вроде гнездовых колоний. Различной формы гнезда из растений устраивают такие рыбы, как обыкновенный сом — *Silurus glanis* L., ильная рыба — *Amia calva* L., некоторые губаны — *Labridae* и колюшки — *Gasterosteidae*. Сложное плавающее гнездо из растений устраивает гимнарх — *Gymnarchus niloticus* Cuv. Некоторые лабиринтовые — *Macropodus*, *Betta* и др. — делают гнезда из пузырьков воздуха. Постройку

гнезда производит обычно один самец, но у некоторых видов, например у гурامي из лабиринтовых в постройке гнезда принимает участие и самка (Kulkaḡni, 1943).

Среди рыб имеются как моногамы, так и полигамы. Так, среди лососей, у горбуши с одной самкой обычно нерестует несколько самцов (до десяти), что, видимо, связано с нерестом на быстром течении, когда значительная часть спермы уносится вниз по реке и гибнет. У симы же с каждой самкой нерестует обычно один крупный самец. (У симы в нересте часто принимают участие наряду с крупными еще и карликовые пресноводные самцы). У колюшки, наоборот, один самец нерестует с несколькими самками, по очереди загоняя их в гнездо, которое он построил. У губана — *Crenilabrus ocellatus* Forsk. — имеется две

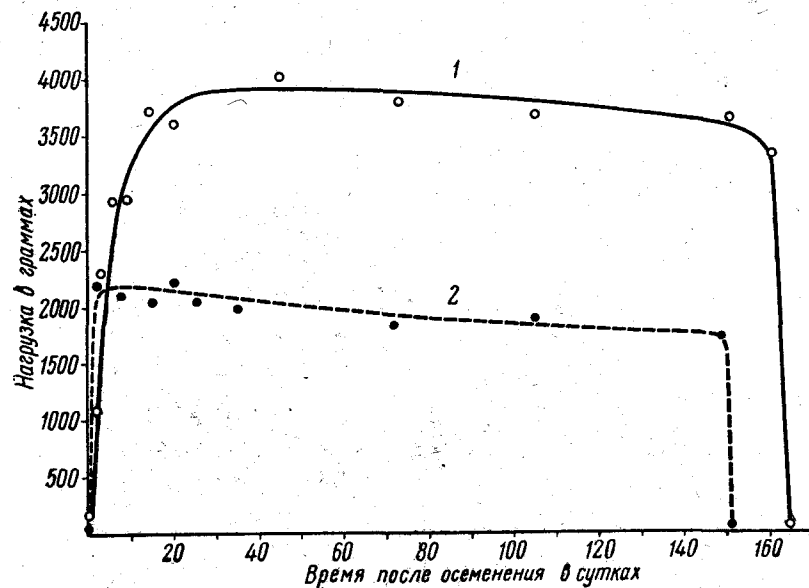


Рис. 83. Изменение прочности оболочки икринки лососевых (по данным Зотина):

1 — *Salmo salar m. lacustris* L.; 2 — *Coregonus lawaretus lavaretus awirensis* Pravdin

группы самцов — крупные и мелкие. Крупный самец устраивает гнездо из *Cladophora*, куда откладывается икра, осеменяемая как крупными, так и мелкими самцами, после чего мелкие самцы изгоняются, а крупный остается у гнезда охранять отложенную икру.

Драки из-за самок имеют место, например, между самцами лососей, а также у некоторых сомов и лабиринтовых рыб. У ло-

сосей и некоторых лабиринтовых эти драки иногда кончаются гибелью одного из соперников.

Борьба между самцами за самку, т. е. так называемый половой отбор, есть приспособление, которое путем отсеивания слабых особей способствует сохранению вида.

При проникновении спермия под оболочку икринки, как отмечено выше, находящиеся в плазме капельки быстро вытекают под оболочку, которая отслаивается от желтка, и дальнейшее проникновение спермиев под оболочку становится невозможным (Крыжановский, 1953).

Выделение капелек под оболочку икринки увеличивает ее прочность (рис. 83). У находящихся в воде неоплодотворенных икринок осетровых, лососей, сигов и других рыб, приспособленных размножаться на течении, капельки выстреливаются под оболочку в течение нескольких минут, и икринки теряют способность к дальнейшему оплодотворению. У сельди — *Clupea harengus* L., икра которой развивается в морской мало подвижной воде, у большинства икринок выстреливание капелек под оболочку происходит иногда позднее, чем через сутки, благодаря чему такие икринки дольше сохраняют способность к оплодотворению. Жидкость, заключенная в этих капелках, отрицательно воздействует на сперматозоиды, склеивая их.

У некоторых рыб в природе иногда имеет место партеногенетическое развитие, которое обычно идет отлично от нормального и, как правило, не приводит к формированию нормальной личинки.

У лососей неоплодотворенные икринки, оказавшиеся заложенными в гнездо-бугор вместе с оплодотворенными, не погибают, а продолжают своеобразно развиваться. Это партеногенетическое развитие длится продолжительное время, до того момента, как из оплодотворенной икры выведутся эмбрионы. Если бы неоплодотворенные икринки не обладали способностью развиваться, а, попав в гнездо, погибли и разлагались, это приводило бы к гибели всей кладки. Наличие же такого своеобразного приспособления к партеногенетическому развитию обеспечивает сохранение оплодотворенных икринок (Никольский и Соин, 1954).

У салаки — *Clupea harengus membras* L. — и у тихоокеанской сельди — *Clupea harengus pallasi* Val. — партеногенетическое развитие доходит иногда до стадии свободноплавающей личинки (Крыжановский, 1956). Партеногенез имеет место и у некоторых других видов, но случаев нормального развития при партеногенезе у рыб неизвестно. При гиногенезе, т. е. когда спермий проникает в яйцо, но слияния ядер яйцеклетки и спермия не происходит, у некоторых видов рыб развитие идет нормально, но в потомстве получаются только самки. Это явление отмечено у серебряного карася — *Carassius auratus gibelio* (Bloch.) —

и у живородящей рыбки *Molienisia formosa* (Girard). У серебряного караса в Восточной Азии имеет место наличие в популяциях и самцов и самок, что обеспечивает нормальное осеменение икры. В Средней Азии, Западной Сибири и Европе в популяциях серебряного караса самцы встречаются крайне редко, а в некоторых популяциях даже совсем отсутствуют. В таких популяциях осеменение, приводящее к гиногенезу, происходит за счет самцов других видов рыб. Приспособительное значение этого явления заключается, видимо, в обеспечении воспроизводства популяции даже при сохранении одной самки, т. е. при крайне неблагоприятных условиях (Головинская и Ромашов, 1947).

Забата о потомстве выражена у очень многих рыб, относящихся к разным отрядам. Как говорилось выше, многие рыбы устраивают гнезда из растений, гальки и даже из пузырьков воздуха. Многие лабиринтовые откладывают икру в устроенное на поверхности воды гнездо из пены; в этом гнезде икринки охраняются самцом. Интересно, что пузырьки воздуха, из которых строится гнездо, обволакиваются более прочной, чем вода, пленкой, выделяемой рыбой из рта. Благодаря этой пленке пузырьки не лопаются.

Весьма сложное гнездо устраивают колюшки (*Gasterosteus* и *Pungitius*). У этих рыб самец строит из обрывков растений шарообразное полое гнездо, куда самки откладывают яйца, после чего самец остается у гнезда и охраняет его.

Среди многих отрядов рыб имеются представители, вынашивающие икру на своем теле во время ее развития после оплодотворения. Довольно распространено среди рыб вынашивание икры в ротовой полости. Это приспособление конвергентно развивается в ряде групп, например, у сомовых и окунеобразных (см. выше стр. 178).

У американского морского сома — *Galeichthys felis* (L.) — самец вынашивает в ротовой полости до 50 яиц. Во время вынашивания икры самец, видимо, совершенно не питается. Интересно, что у самок многих сомов, у которых самцы вынашивают икру в ротовой полости, происходят своеобразные изменения в строении брюшных плавников (см. выше стр. 175). После того, как выметанная икра подобрана самцом, самки поедают оставшиеся яйца.

У видов рода *Tilapia* икру в ротовой полости вынашивают самки. Самки некоторых видов могут забирать в рот более 100 икринок. Очевидно, для улучшения аэрации икринок самки приводят их в движение в ротовой полости — это продолжается до момента выхода эмбрионов из оболочки. Инкубационный период у некоторых видов, по наблюдениям в аквариуме, длится от 10 до 15 дней. В это время самка почти не питается. По выходе из икры личинки некоторое время при малейшей опасности прячутся в рот матери. Вынашивают икру в ротовой полости также

маленькие морские рыбы родов *Apogon* и *Chelidodipterus*, причём у *Apogon* в этом участвуют как самки, так и самцы.

Забираемая в рот икра образует плотную массу, ибо икринки скрепляются между собою отходящими от них тонкими роговидными ниточками (см. рис. 78). Ротовая полость рыбы бывает настолько заполнена икрой, что часто рот остается полуоткрытым. Развитие такого своеобразного приспособления, как «ротовая беременность» у рыб, вызвано не только необходимостью лучшей охраны икринок от опасности, но и тем, что, находясь в ротовой полости, икринки регулярно омываются током свежей воды, проходящей к жабрам.

Некоторые рыбы вынашивают икру не в ротовой полости, а на теле. Так, у сома — *Aspredo* — икра вынашивается на брюшной стороне тела. Любопытным приспособлением к вынашиванию икры обладают пучкожаберные — *Syngnathiformes*. У самцов морских игл на брюшной стороне тела имеется яйцевой мешок, образованный двумя складками кожи на боках тела. Эти складки загибаются на брюхо и прикрывают икру. У морского конька и морских игл приспособление к вынашиванию идет еще дальше — края яйцевого мешка, расположенного также на брюхе, после наполнения икрой (икру откладывают обычно несколько самок) плотно зарастают, а внутренние стенки камеры покрываются густым слоем кровеносных сосудов, при помощи которых, видимо, икринкам приносится необходимое количество кислорода.

У ряда видов рыб весь инкубационный период или его часть проходит внутри материнского организма. У многих акул и скатов вырабатывается ряд специальных приспособлений, связанных с живорождением. Так, у куньей акулы — *Mustelus mustelus* L. — и некоторых других имеется образование, сходное по функции с плацентой млекопитающих; у ската — *Pteroplatea* — стенки своеобразной «матки» образуют выросты, которые через брызгальца вырастают в ротовую полость эмбриона и выделяют туда своеобразную маслянистую жидкость, т. е. имеет место нечто сходное с молочным питанием млекопитающих.

Нечто вроде «молочного питания» уже в постэмбриональный период имеет место у одного представителя семейства *Cichlidae* *Symphysodon discus* Heckel, водящегося в бассейнах рек Рио-Негро и Амазонки. Личинки после всасывания желточного мешка некоторое время кормятся за счет слизи, выделяемой кожными железами родителей. Личинки объедают слизь с поверхности тела как самца, так и самки. Когда слизь с одного из родителей бывает объедена, то он подплывает к другому, и личинки перебираются на него. Такого рода питание продолжается с четырехдневного возраста до пяти недель.

У большинства рыб с внутриутробным развитием как у хрящевых, так и костных наблюдается так называемое яйцеживорождение, когда икра развивается внутри материнского орга-

низма, но не питается за его счет. Такой способ инкубации икры принципиально мало чем отличается от «ротовой беременности» некоторых сомов и цихлид или инкубации икры в желудке у сома *Tachysurus* (см. рис. 79, 1, 2).

У некоторых рыб, например, у ряда видов Cottidae [*Myoxocephalus scorpius* (L.) и др.], часть инкубационного периода икра развивается внутриутробно, а часть развития проходит в воде часто под охраной родителей.

Приспособительное значение живорождения и яйцеживорождения рыб заключается, в первую очередь, в том, что при внутриутробном развитии обеспечивается значительно более надежная защита от врагов и большая стабильность абиотических условий. Кроме того, у живородящих форм эмбрионы получают дополнительное питание за счет соков тела материнского организма. Все это обеспечивает большую выживаемость молоди и дает возможность живородящим и яйцеживородящим видам быть менее плодовитыми.

В наружной среде развитие рыб происходит обычно при значительно более интенсивном воздействии хищников и в значительно более изменчивых абиотических условиях. Все это приводит к тому, что за исключением лишь некоторых охраняющих свое потомство видов смертность икры и молоди у икрометных рыб много выше, чем у живородящих и яйцеживородящих, и как компенсация более высокой смертности у них развивается значительно более высокая плодовитость. Развитие рыб происходит в теснейшей взаимосвязи со средой и естественно, что у каждой экологической группы рыб имеются свои специфические черты развития, определяемые спецификой тех условий, в которых оно происходит. Развитие — и постепенный, и прерывистый процесс, оно представляет собою смену качественно специфических этапов.

Резкие изменения в строении, физиологии и образе жизни совершаются за очень короткий промежуток времени; при этом изменяются обычно почти одновременно все системы органов. Каждый вид приспособлен развиваться в пределах той или иной амплитуды условий. Изменение условий за пределы тех границ, к которым вид приспособлен, приводит к нарушению развития и гибели развивающегося организма. Эти приспособительные границы не остаются постоянными в течение развития, а подвержены определенным изменениям. Так, например, на этапе появления пигмента в глазах эмбриона, икра горбуши легко переносит значительное встряхивание и удары, а, например, в период набухания она гибнет даже при легком сотрясении. В связи с ходом развития меняется и потребность в кислороде для дыхания и т. п.

Как только икринка оплодотворена, в ней сейчас же начинается процесс развития эмбриона. Продолжительность инкуба-

ционного периода у различных рыб, как отмечалось выше, чрезвычайно варьирует: от 12 ч у *Danio rerio* (Ham. Buch.) и многих других тропических рыб, до 100 и более дней у некоторых лососевых и других рыб высоких широт. Продолжительность инкубационного периода варьирует у одного и того же вида в зависимости от изменения различных факторов среды и, в первую очередь, от температуры. На ряде рыб установлено, что число градусо-дней, потребных для развития икры, при условиях, близких к оптимальным, остается для данного вида более или менее постоянным. Так, для форели оно будет равно 410 при различных температурах:

Температура	Продолжительность инкубации	Число градусо-дней
2°C	205 дней	$2 \times 205 = 410$
5°C	82 »	$5 \times 82 = 410$
10°C	41 »	$10 \times 41 = 410$

Конечно, из приведенных данных отнюдь не следует, что икринку форели можно держать при температуре +20,5° C, и она при этом разовьется в 20 дней. Это правило, как мы уже сказали, остается в силе только для условий, близких к оптимальным. Известно, что в морской воде, температура заморзания которой ниже нуля, многие икринки, в частности у наваги, сайки, некоторых камбал и других рыб, развиваются часто при отрицательных температурах. Минимальную температуру, при которой может идти развитие данной рыбы, Рейбиш (Reibisch, 1902) назвал «порогом». Для трески такой теоретический вычисленный порог равен 3,6° C, для наваги — 2,3° C, для морской камбалы — 2,4° C и для речной камбалы — 1,8° C. Установлено, что изменение продолжительности инкубационного периода при изменении температуры на один градус при низких температурах значительней, чем при высоких.

На развитие икры огромное влияние оказывает и свет. Для ряда рыб усиление освещения вызывает значительное ускорение развития икры. Так, икра камбалы развивается в тени на полтора-два дня медленнее, чем на свету (Johansen и Krogh, 1914). Ускорение развития икры на свету и замедление в темноте наблюдается также у американской сельди-шед и у севрюги.

Обратная картина наблюдается у рыб, икра которых и в естественных условиях развивается в темноте. Так, у форели, развитие икры которой проходит в грунте, икра развивается при освещении на 4—5 дней медленнее, чем в темноте (Willer und Schnigenberg, 1927). Чрезмерное освещение икры и эмбрионов лососей вызывает у них нарушение хода обмена веществ и гибель. В связи с такой особенностью у личинок этих рыб вырабатывается отрицательная реакция на свет, и они от

него прячутся. Прятание от света связано, естественно, также и с защитой от врагов.

Изменения условий в пределах той амплитуды, к которым вид приспособлен, вызывают у развивающегося эмбриона соответствующие приспособительные морфоэкологические изменения. Так, понижение в период сегментации эмбриона температуры или повышение солености воды, в которой происходит развитие, вызывает у него увеличение числа позвонков в хвостовой части тела, что связано с изменением моторики и является приспособительным ответом на изменение плотности воды. Наоборот, повышение температуры и понижение солености вызывает обратный эффект — число сегментов тела рыбы в хвостовой части уменьшается. Это установлено для ряда видов: сельди, лососей, *Fundulus*.

В связи с изменением условий по мере хода процесса развития очень сильно меняется и прочность оболочки икринки (табл. 11).

Таблица 11
Изменение прочности оболочки икринки у кеты и горбуши в процессе развития

Виды рыб	До оплодотворения	2 часа после оплодотворения	Поздняя морула	Начало пульсации сердца	5 суток до вылупления	Перед вылуплением
Кета	100 г	700 г	3,5—4 кг	4—5 кг	2—3 кг	200 г
Горбуша	200 г	900 г	5,5—6 кг	8—9 кг	4—5 кг	300—500 г

Примечание: в г и кг указывается нагрузка на икринку.

Более прочная икра горбуши развивается, будучи закопанной в более крупную гальку, обычно на стрежне реки, где чаще имеют место подвижки грунта. Наивысшей прочности икринки достигают к середине зимы, когда наиболее часто имеют место случаи оседания льда на дно и увеличение давления на икру (Г. Никольский и Соин, 1954).

У разных видов осетровых рыб прочность оболочки также различна и меняется по мере развития (рис. 84) (Зотин, 1953). Наибольшей прочностью обладает икра белуги, развивающаяся обычно на стрежне и на нерестилищах, расположенных наиболее высоко вверх по течению; несколько уступает ей в прочности икра нерестующего ниже осетра и наименее прочна икра севрюги, нерестилища которой расположены ниже всего по течению.

Выход эмбриона из оболочки обеспечивается путем ее расслабления, что происходит в результате действия особого фермента вылупления, выделяемого расположенными обычно на го-

лове эмбриона железами вылупления. Эти железы начинают выделять фермент только в том случае, если эмбрион находится в оболочке. Если же он извлечен из оболочки, то выделения фермента вылупления не происходит (Зотин, 1954). Дальнейшее развитие после выхода из оболочки так же, как и развитие в оболочке, представляет собою приспособительный процесс. Как

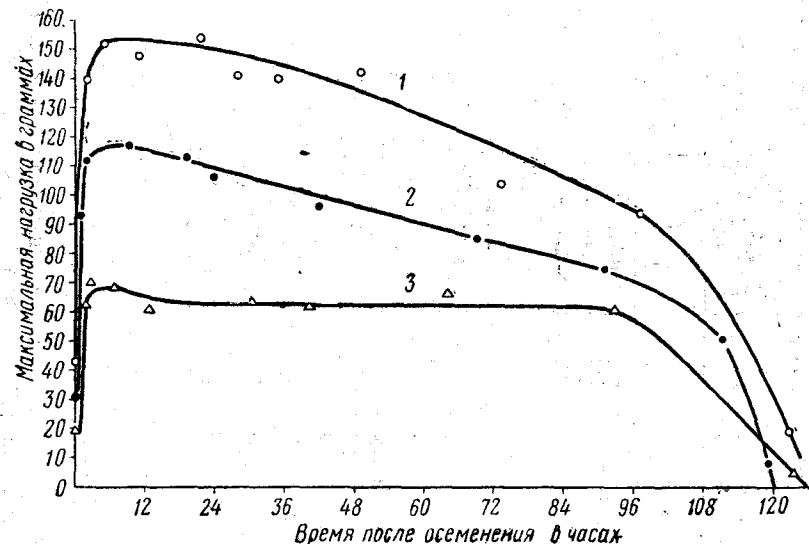


Рис. 84. Изменение прочности оболочки икринки осетровых (по данным Зотина):

1 — белуга; 2 — осетр; 3 — севрюга

видно на примере воблы — *Rutilus rutilus caspicus* Jak., при переходе с одного этапа развития на другой (рис. 85) меняется как форма тела, так и характер органов чувств, способ движения, характер пищи и т. д. (Васнецов, 1948, 1953 а), т. е. условия жизни изменяются взаимосвязанно со строением и образом жизни развивающегося организма. Естественно, что специфика условий развития представителей каждой экологической группы рыб связана со спецификой их строения и физиологии.

Как указывалось, ведущие связи у личинок рыб обычно идут по линии дыхания, и в приспособлениях к дыханию мы наблюдаем у них наибольшее разнообразие.

Наиболее слабо личиночные органы дыхания представлены у пелагофильных рыб (рис. 11), развитие которых проходит в благоприятных кислородных условиях (сельдевые, анчоусы, вострюбка и др.).

У фитофилов личиночные органы дыхания достигают боль-

Этапы рыбы		Длина	Внешний вид		Рот	Глоточные зубы		Кишечник	Нервная система		Объекты питания
A					Неподвижный		Периостные зубы	Прямая трубочка со сдвигившимся стемном $\frac{L}{T}$ 0,48 до 0,44			
B	5,0		$h = 14\%$	Неподвижный сдвигивающийся				Двурядные	$\frac{L}{T} = 0,48$		
C	5,7		$h = 14\%$	Слабо подвижный сдвигивающийся					Двурядные	$\frac{L}{T}$ колеблется от 0,44 до 0,42	
D ₁	8,5		$h = 15\%$	Начало полного выдвигания				Двурядные		$\frac{L}{T}$ от 0,56 до 0,59	
D ₂	9,5		$h = 18\%$	Выдвижной сдвигивающийся		$\frac{L}{T}$ от 0,88 до 0,90					
E	12,0		$h = 20-22\%$		Выдвижной сдвигивающийся и бесвыдвигивающийся			$\frac{L}{T}$ от 1,03 до 1,06			
F	14,5		$h = 22-25\%$			$\frac{L}{T} = 1,43$					
G	22,0		$h = 26\%$								
H			$h = 27-32\%$								
I			$h = 32-35\%$								

Рис. 85. Изменение формы тела, некоторых органов и характера пищи у каспийской воibly — *Rutilus rutilus caspius* (Lak.) (по материалам В. В. Васнецова)

шего развития. Они представлены как сетью кровеносных сосудов на желточном мешке, так в плавниковых складках, а иногда и на жаберной крышке (рис. 71). Обычно довольно сильно развиты личиночные органы дыхания и у литофильных рыб, особенно у тех, развитие которых, как, например, лососей, проходит в грунте потока. Причем имеется тонкая корреляция между развитием личиночной дыхательной кровеносной сети и условиями дыхания. Надо отметить, что различия в этом отношении имеются и в пределах разных популяций одного и того же вида, развитие которых происходит в разных условиях дыхания. Появление форменных элементов крови у эмбрионов рыб, развивающихся в менее благоприятных кислородных условиях (фитофилы, литофилы, остракофилы), происходит обычно еще задолго до выхода из оболочки — много ранее, чем у эмбрионов пелагофильных рыб, развивающихся в воде с высоким насыщением кислородом. В особо неблагоприятных условиях дыхания развиваются рыбы, икра и личинки которых живут в гнездах. У них особенно сильно развиты личиночные органы дыхания (двоякодышащие, гимнарх, сомы, косатки и др.): У многих рыб, развивающихся в неблагоприятных условиях дыхания, появляются специальные личиночные наружные жабры. Личиночные жабры имеются у африканского и южноамериканского представителей двоякодышащих многопера — *Polypterus*, у нильского *Gymnarchus niloticus* Guv., обыкновенного вьюна — *Misgurnus fossilis* (L.) и ряда других видов рыб (рис. 18); с развитием дефинитивных жабр, личиночные жабры редуцируются (см. выше стр. 83).

Вышедшая из икринки личинка имеет специальные приспособления для удержания в том местообитании, которое является для нее наиболее благоприятным, а именно: в том или ином слое воды (у пелагофильных рыб), в прибрежной зоне (для рыб литорали) и т. д. Личинки и мальки, ведущие пелагический образ жизни, очень часто имеют различные выросты, увеличивающие их сопротивление движению воды и облегчающие парение в ее толще (см. выше). У фитофильных личинок рыб (сазан, лещ и многие другие), икра которых развивается в прикрепленном состоянии среди зарослей прибрежной зоны, часто имеется «цементный орган», пользуясь которым эмбрионы прикрепляются к растениям и другим предметам, находящимся в воде, что позволяет эмбрионам удерживаться в поверхностных слоях воды, богатых кислородом.

У некоторых остракофильных рыб, например, у обыкновенного горчака — *Rhodeus sericeus* (Pall.), развиваются специальные выросты желточного мешка, которыми эмбрион удерживается между жаберными лепестками моллюска. Для этого же служат и развивающиеся на теле личинок колючего горчака — *Acanthorhodeus asmussi* (Dyb.) — эпидермальные чешуйки.

Основная функция этих чешуек — облегчать эмбрионам расползание между жабрами.

У псаммофильных рыб удержание на субстрате достигается обычно при помощи увеличенных грудных плавников, которые у некоторых видов дальневосточных пескарей образуют даже нечто вроде своеобразной присоски.

Огромная плодовитость рыб связана с огромной смертностью, которая приходится главным образом на период икринки и личиночный. Процент рыб, доживающих до половозрелости, чрезвычайно мал.

Для осетровых (севрюга) он определяется в 0,01%, для осенней кеты Амура — 0,13—0,58%, для атлантического лосося — 0,125%, для леща — 0,006—0,022% (Черфас, 1956).

В связи с тем, что условия, в которых проходит развитие рыбы, подвержены весьма значительным колебаниям, естественно, и смертность отдельных поколений меняется по годам, т. е. имеют место весьма значительные колебания урожайности отдельных поколений — так называемые флюктуации. При этом у разных видов колебания урожайности достигают весьма различной величины. Так, у океанической сельди — *Clupea harengus* L. — и у трески *Gadus morhua* L. — урожайность поколения (по числу достигших половозрелости особей) может меняться в 60—90 раз, а у осетровых, камбал и некоторых других рыб колебания мощности отдельных поколений не превышают десяти раз.

Флюктуации выражены больше у тех рыб, которые имеют меньший запас желтка и меньшее количество в нем жира. Непосредственные причины, вызывающие колебания урожайности поколений, т. е. выживания икры и молоди до стадии половозрелости, могут быть весьма разнообразными. У дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* очень часто неурожайное поколение является результатом гибели икры при промерзании нерестовых бугров в малоснежные холодные зимы.

Флюктуации сильно выражены у тех видов рыб, у которых наблюдаются резкие изменения обеспеченности пищей в разные годы. У большинства видов с значительными флюктуациями — сельдей, анчоусов, трески и ряда других рыб «узким местом» является обеспеченность пищей в момент перехода с питания желтком на внешнее питание (Hjort, 1914; Rounsefell, 1930; Крыжановский, 1956; Павловская, 1955). При этом первенствующее значение имеет не абсолютное количество в море необходимого корма, а наличие его в местах скопления личинок в достаточных концентрациях, т. е. в таком количестве, чтобы затрата энергии на его добычу компенсировалась бы его калорийностью.

Но, естественно, что выживание молоди этих рыб на этапе смешанного питания зависит не только от обеспеченности внеш-

ним кормом, но в значительной степени и от жизнестойкости молоди, запасов у нее энергетических ресурсов. Последние же определяются качествами материнского стада и в первую очередь условиями нагула в предшествующий нересту сезон (Г. Никольский, 1961).

Флюктуации численности — это приспособление, выработавшееся у тех видов рыб, которые живут в лабильных условиях обеспеченности пищей. Это приспособление при благоприятных условиях позволяет виду быстро увеличивать свою численность. Для таких рыб, как камбалы, мощность поколения, по-видимому, в значительной степени определяется обеспеченностью пищей в момент перехода от планктонного питания к донному. У многих пелагофильных амурских рыб, видимо, наибольшая и наиболее изменчивая смертность имеет место в момент подхода личинок в прибрежную зону.

Знание причин, определяющих урожайность, имеет важное значение как для прогнозирования мощности поколений, так и для разработки методов управления урожайностью.

РАЗМЕРЫ, РОСТ И ВОЗРАСТ РЫБ

Рост рыбы — это увеличение размеров и накопление массы тела при постоянной ее смене. Рост есть результат потребления пищи, ее усвоения и построения из нее тела организма (Васнецов 1947, 1953б). Процесс роста специфичен для каждого вида рыбы, как и для любого вида организмов. Рост есть видовое приспособительное свойство, обеспечивающее единство вида и среды. Медленный рост и малые размеры особей позволяют существовать многочисленной популяции рыб при сравнительно ограниченных кормовых ресурсах. Но в то же время малые размеры, например, анчоусов, гамбузии, бычков и многих других рыб, связаны с повышенным выеданием хищниками и, следовательно, должны быть компенсированы повышением воспроизводительной способности популяции. Быстрый рост и крупные размеры особей обеспечивают им надежную защиту от врагов, но это возможно при наличии высокой кормовой базы и ограничивает численность популяции (осетровые, акулы, сом и многие другие). Чтобы выяснить проявляющиеся в росте отношения вида со средой, надо установить закономерности роста, определяемые связями как индивидуальными, так и историческими (Васнецов, 1953б).

По размерам и продолжительности жизни рыбы весьма разнообразны.

Самая малая из известных нам рыб, а пожалуй и среди всех позвоночных — это бычок — *Pandaka pygmaea* Herre, достигающий лишь 7,5 — 11,5 мм длины. Очень мал также другой бы-

чок — *Mistichthys lusonensis* (Smith.) Размеры этой рыбки — всего 12—14 мм. Оба эти вида населяют воды Филиппинских островов. Немного крупнее бычки европейских вод — *Aphya* и *Crystalllogobius*, а также многие представители отряда Cypripodontiformes, населяющие пресные воды тропических широт.

С другой стороны, среди рыб встречаются такие гиганты, как полярная акула — *Cetorhinus maximus* (Gunn.), достигающая до 15 м в длину, а возможно даже и более. Некоторые ископаемые акулы несомненно были еще более крупных размеров.

Из пресноводных рыб наиболее крупные — это белуга — *Huso huso* L., достигающая веса до 1,5 т; южноамериканская арапайма — *Arapaima gigas* (Cuv.) — до 160 кг и обыкновенный сом — *Silurus glanis* L. — до 200 кг.

Продолжительность жизни разных видов рыб также весьма различна. Некоторые представители семейств Gobiidae и Scorpaenidae живут не более года, такие же, как белуга, доживают до ста и более лет.

Максимальные размеры и возраст специфичны для каждого вида (табл. 12). Одни виды имеют малую продолжительность

Таблица 12

Обычные предельные размеры и возраст разных видов рыб

Виды рыб	Водоем	Предельные размеры, (см)	Предельный возраст (г)
Хамса	Азовское море	13	3
Шпрот	Балтика	16	6
Вобла	Северный Каспий	35	10
Лещ	Аральское море	45	15
Серебряный карась	Амур	40	12
Сазан	Амур	90	16
Океаническая сельдь	Норвежское и Северное моря	37	23
Треска	Баренцево море	169	25
Северюга	Кура	214	31

жизни, предельный возраст других обычно около 25—30 лет. Некоторые же осетровые, как указывалось выше, могут достигать возраста до ста лет, как это имеет место, например, у единичных особей белуги.

В пределах вида у его различных форм меняются, в связи

со спецификой условий жизни, как максимальные, так и средние размеры и возраст особей в популяции (табл. 13).

Таблица 13

Размеры и возраст различных форм сельди *Clupea harengus* L.

Форма сельди	Средний		Максимальный	
	размер (см)	возраст (г.)	размер (см)	возраст (г.)
Норвежская	28—31	6—7	37	23
Исландская	31—33	9—13	38	25
Сахалинская	27—31	4—6	35	15—17
Сельдь Канала	26—27	3—5	31	12
Беломорская Егорьевская	14—15	2—4	20	10
Беломорская Ивановская	24—25	5—6	32	13
Балтийская (салака) из Рижского залива:				
весенняя	14—16	3—4	20	10
осенняя	17—19	4—5	26	12

Естественная продолжительность жизни рыбы тесно связана с ходом обмена веществ. У очень многих видов уже после первого нереста в результате истощения имеет место иногда поголовная гибель. Так полностью погибают после первого нереста дальневосточные лососи рода *Oncorhynchus*, а также обыкновенный угорь — *Anguilla anguilla* (L.). У обыкновенного лосося — *Salmo salar* L. — после первого икротетания погибает в среднем до 87,5% особей. Причем самцов после первого нереста погибает больше, чем самок. Большой процент гибели после нереста самцов по сравнению с самками у атлантического лосося имеет приспособительное значение, так как для воспроизводства вида сохранение крупных самок имеет большее значение, чем сохранение крупных самцов.

Поголовная посленерестовая гибель дальневосточных лососей также оказывается полезной для вида, ибо за счет органического вещества трупов в нерестовых реках развивается кормовая фауна, которой питается молодь. По данным Е. М. Крохина (1954), за счет трупов отнерестовавшей красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) количество фосфатов в воде Дальнего озера увеличивается на 10—20 мг/л. В некоторых реках молодь осенней кеты непосредственно питается сохранившимися с осени в холодной воде трупами своих родителей. Опыт кормления молоди лососей на рыбободных заводах мясом их родителей (снетки) дал положительные результаты (Смирнов, 1954а) (см. выше стр. 104).

У многих видов рыб старение связано также с морфологическими изменениями. Так, например, у старых особей трески — *Gadus morhua* L. — нижняя челюсть крючкообразно изгибается, что затрудняет питание и постепенно приводит к истощению.

Характерной чертой роста рыб (как и у всех животных с непостоянной температурой тела) является его периодичность.

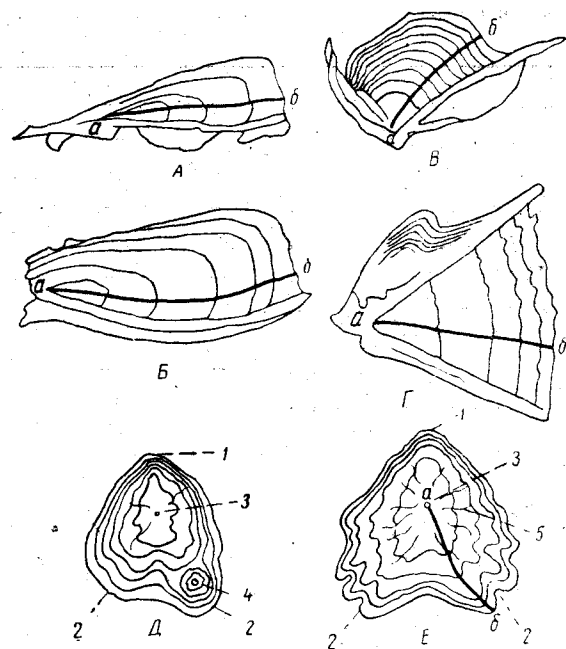


Рис. 86. А — клейтрум воблы; Б — клейтрум леща; В — клейтрум осетровых; Г — крышечная кость окуня (по Чугуновой 1959); Д — срез луча севрюги; Е — срез луча осетра:

1 — верхняя часть; 2 — боковые лопасти; 3 — центр; 4 — добавочный центр; 5 — радиальная бороздка; а — б — линия измерений

В отдельные определенные сезоны года рыба растет быстрее, в другие — медленнее. Эта неравномерность роста в течение года хорошо заметна на отдельных костях скелета рыб и на чешуе. Периоды замедленного роста отпечатываются на скелете в виде светлых (в падающем свете) полос или колец (рис. 86). Эти полосы состоят из мелких уплотненных клеток и в проходящем свете кажутся более темными. Наоборот, периоды усиленного роста характеризуются на чешуе и скелете широкими темными в падающем свете (или светлыми в проходящем свете) полями или кольцами (рис. 87).

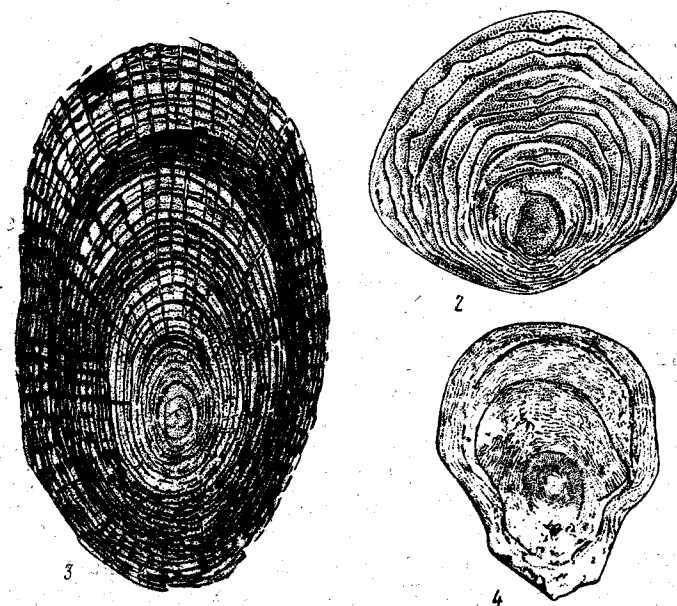
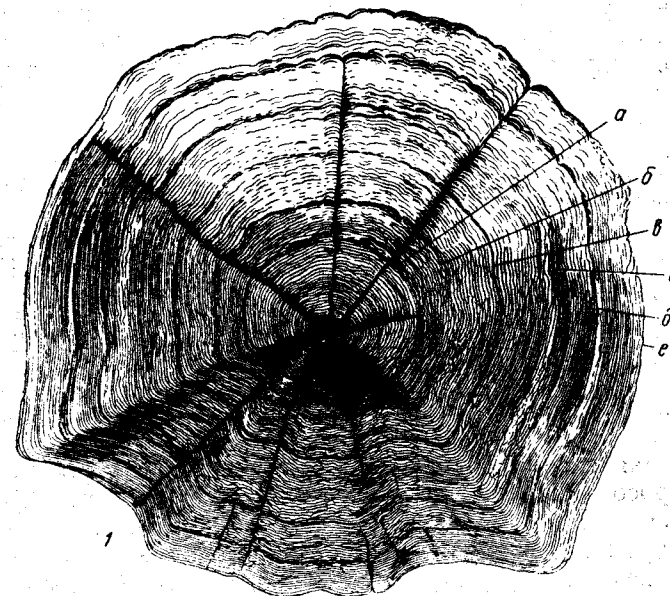


Рис. 87. Чешуя с годовыми кольцами у ряда рыб (масштаб не соблюден):

1 — воблы; 2 — пресноводной корюшки; 3 — трески; 4 — лосося; а, в, д — годовые кольца, б, г — добавочные кольца, е — край чешуи

Первое указание на то, что кольца на чешуе и костях рыб соответствуют периодам замедленного и ускоренного роста рыбы и что по числу этих колец можно определить возраст рыб, принадлежит известному голландскому естествоиспытателю Левенгуку (1684). Тем не менее практическая разработка этого метода, имеющего огромное хозяйственное значение, началась значительно позднее и является, по существу, достижением последних пятидесяти лет.

Значительную роль в разработке методики исследования возраста рыб сыграли работы русских ученых. Работы В. К. Солдатов по изучению возрастного состава осетровых Амура по костям, исследования И. Н. Арнольда, Н. Л. Чугунова, Е. К. Суворова, Г. Н. Монастырского, Н. И. Чугуновой и др. очень много дали как для теоретической разработки вопроса, так и в деле непосредственного применения метода для решения практических задач.

Большая важность определения возраста рыб для разрешения вопросов рыбного хозяйства привела к тому, что за последнее время в этой области как в заграничной, так и в советской литературе накопилось очень много материалов, и имеется много интересных в методическом отношении исследований (обзор методики определения возраста и темпа роста рыб дан в книге Н. И. Чугуновой, 1959).

Основным объектом для определения возраста у большинства рыб служит чешуя. Сбор чешуи прост. Чешуя легко обрабатывается и у многих видов рыб — почти у всех лососевых, сельдевых, карповых, трески и других — позволяет надежно определять возраст. Чешуя, используемая для определения возраста рыб, берется обычно под основанием первого спинного плавника и закладывается между листками блокнота из непроклеенной бумаги; на той его странице, на которую была положена чешуя, записываются данные об экземпляре рыбы, у которого чешуя взята (длина, вес, пол, место поимки, орудие лова и т. д.). Для определения возраста чешуя, предварительно промытая в слабом растворе нашатырного спирта, закладывается между двумя предметными стеклами и просматривается под лупой или под микроскопом — в зависимости от ее размеров. Нежную чешую, как, например, у трески, иногда лучше помещать в глицерин-желатину. В канадский бальзам чешую для определения возраста класть не рекомендуется, ибо она при этом сильно просветляется, и годовые кольца становятся плохо заметными.

У окуневых, налима и некоторых других рыб хорошим объектом для определения возраста служат плоские кости, как, например, жаберная крышка и cleithrum. Видимость годовичных слоев на костях бывает часто не менее отчетлива, чем на чешуе. Наиболее достоверным является определение возраста одной и той же рыбы, одновременно проведенное и по чешуе и по костям, кото-

рые служат хорошим контрольным материалом. Способ приготовления костей для определения возраста очень прост: кость очищается от мяса, обезжиривается и высушивается. По костям, собранным с рыбы тухлой или лежавшей в формалине, определять возраст, как правило, нельзя, так как такие кости обычно мутнеют.

У тресковых и камбал определение возраста часто производится по отолитам — ушным камням (рис. 88), которые извлекаются из черепа путем вскрытия лабиринта. Для определения возраста отолиты должны быть обезжирены, а в некоторых случаях и несколько подшлифованы, чтобы придать им большую прозрачность. Относительно крупные отолиты (не менее 0,5) обычно переламаывают поперек, вставляют отолит заостренным концом в кусок воска или черного пластилина разломом кверху и, смочив просветляющей жидкостью (ксилол, трансформаторное масло и др.), рассматривают при необходимом увеличении.

У осетровых, сома и некоторых акул (*Acanthias*) определение возраста производится по лучу плавника: у акул — непарного, у осетровых и сома — грудного. При этом у акул кольца видны на плавниковом луче уже непосредственно после очистки луча; у осетровых же и сома — предварительно приходится изготовлять поперечный срез этого луча, который шлифуется до прозрачности, а затем приклеивается на предметное стекло канадским бальзамом и в таком виде может служить для определения возраста (см. рис. 87). Для приготовления срезов сконструирована специальная машинка, состоящая из двух параллельно закрепленных круглых пилок, приводимых в движение электромотором. Регулируя расстояние между пилками, можно изготовлять срезы различной толщины. Срезы лучей можно делать и пользуясь обычным лобзиком с пилками по металлу или электрическим лобзиком.

Так как образование годовой отметки происходит в результате изменения скорости роста, то, естественно, возникает вопрос, не могут ли образовываться «годовые кольца» несколько раз в году не только в результате прекращения питания в зимнее время, но и в результате, например, голодовки во время икрометания, перехода от одного вида пищи к другому, более питательному и т. п. Основной метод выяснения соответствия числа колец на чешуе возрасту рыбы — это изучение чешуи рыб, возраст которых известен, или рыб, проживших определенное время после того, как у них первый раз была взята чешуя. Как показало изучение рыб, живущих определенное количество лет в прудах и аквариумах, а также поимки рыб, помеченных ранее в открытых водоемах (лосось, треска, вобла), число колец на чешуе и слоев на костях соответствует, как правило, числу лет, прожитых рыбой. Правда, на чешуе и костях действительно

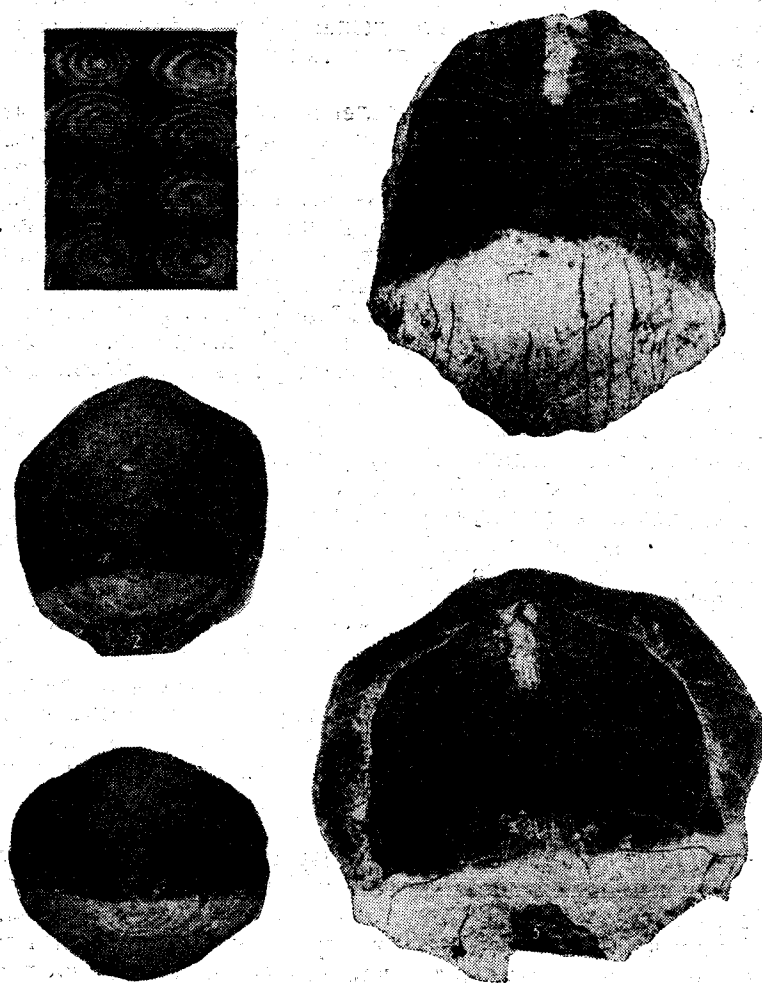


Рис. 88. Чешуя сельдей и отолиды камбалы:

1 — отолиды камбалы *Pleuronectes platessa* (из Alvard, 1932); 2, 3 — чешуя беломорской сельди *Clupea harengus maris albi*; 4 — чешуя черноспинки *Caspialosa kessleri*, край которой разрушен во время нереста; 5 — чешуя черноспинки *Caspialosa kessleri* с регенерировавшим после нерестового разрушения краем

попадают иногда добавочные кольца, появление которых часто бывает закономерным и связано с определенным моментом в жизни рыбы. Так, например, у некоторых рыб (елец, вобла и др.) имеется внутри кольца первого года так называемое мальковое кольцо, которое связано с моментом перехода молоди от питания планктоном к питанию донными организмами.

Часто добавочные кольца выражены не по кругу, а только с одной стороны чешуи, что позволяет их легко отличать от годовых.

У очень многих рыб на чешуе имеются нерестовые кольца и марки, являющиеся результатом прекращения питания и истощения во время нереста.

Нерестовые отметки бывают двух типов: I тип наблюдается у атлантической и каспийской сельдей, лосося (Замахаяев, 1940; Анохина, 1962). Образуется путем разрушения главным образом боковых сторон чешуи и их последующего восстановления. II тип наблюдается у воблы, леща и некоторых других рыб. Образуется у тех видов, у которых менее резко выражено нерестовое похудание. Разрушения чешуи во время нереста не происходит, наблюдается только некоторое изменение структуры склеритов, образуется «темный» склерит или пропуск склерита, а на его месте возникает белая блестящая полоска. Нерестовые отметки у самцов выражены отчетливее, чем у самок (особенно лосося). Довольно часто они совпадают с годовыми кольцами. Так, например, у каспийских сельдей во время нереста чешуя начинает разрушаться, что приводит к образованию на ней определенного типа отметки (Замахаяев, 1940) (рис. 88). У лососевых на чешуе также отчетливо видны нерестовые марки, имеющие форму колец, но несколько иного характера, чем годовые. При этом у самцов лосося *Salmo salar* L. нерестовые марки обычно выражены отчетливее, чем у самок.

У воблы Каспия путем изучения чешуи помеченной и вторично пойманной рыбы установлено (Чугунова, 1940), кроме нерестового и малькового, еще три типа добавочных колец, а именно — 1-й тип, появляющийся при случайной задержке роста рыбы, 2-й тип, образующийся в случае изменения характера роста чешуи, и 3-й тип, образующийся по линии обрыва на чешуе, регенерирующей после механического повреждения.

Образование на чешуе рыб годовых и добавочных колец, а также нерестовых отметок есть приспособление, позволяющее сохранить соответствие чешуйного покрова с изменяющейся в результате похудения формой тела. Так как чешуи обычно налегают друг на друга черепицеобразно, то соответствие изменений формы тела и чешуйного покрова достигается в значительной мере за счет скольжения одной чешуи по другой. Кольца и отметки на переднем и заднем краях чешуи выражены менее четко, чем на боках, где чешуи прилегают друг к другу без

перекрывания и где, например, во время нереста имеет место наибольшее разрушение чешуи (Чугунова, 1961).

Естественно, возникает вопрос, не делает ли наличие добавочных колец на чешуе, костях и отолитах рыб весь метод определения возраста по годовым меткам в целом порочным, и каковы способы для различения годовых колец от добавоч-

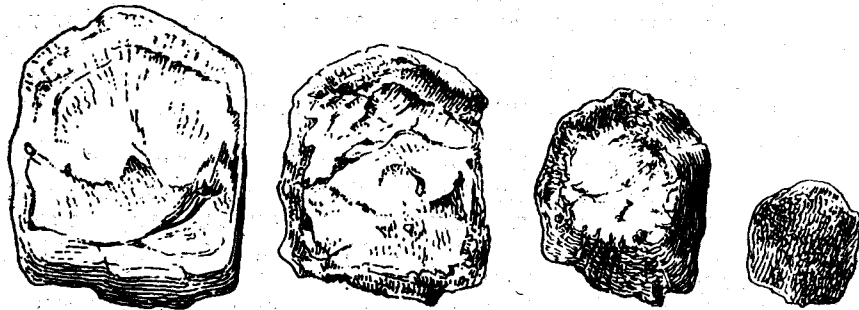


Рис. 89. Чешуя трехлетнего карпа, обработанная хлоралгидратом и разделенная на пластинки, соответствующие отдельным годам роста (из Петрова и Петрушевского, 1929)

ных. Для разрешения этого вопроса проведено очень много работ. В частности, В. В. Петров и Г. К. Петрушевский (1929) пытались мацерировать чешую карпа и разделять ее на отдельные пластинки, соответствующие каждой определенному году роста (рис. 89). О. Винге (1915) производил измерение ширины отдельных склеритов на чешуе трески и наносил эти величины на графики. По числу вершин, соответствующих размерам наиболее широких склеритов, он получал число годовых колец; добавочные кольца хотя и давали некоторое изменение размеров склеритов, но менее значительное, чем годовые. Обычно же для проверки правильности определения возраста пользуются не одним каким-нибудь объектом, а несколькими, например, если определение ведется по чешуе, то у некоторых контрольных экземпляров берутся, кроме чешуи, кости жаберной крышки.

Наряду с изучением колец на чешуе и костях совершенно необходимо также изучение и образа жизни рыбы для выявления закономерностей ее роста, которые могли бы отразиться на росте чешуи. Знание моментов в жизни рыбы, могущих отразиться на росте чешуи, позволит при наличии соответствующих колец на чешуе отнести к ним с большой осторожностью и легче выявить их природу. Наибольшие трудности представляет распознавание малькового кольца. Обычно, для того чтобы не спутать мальковое кольцо с первым годовым, осенью берется несколько проб мальков исследуемого вида, анализ размеров которых позволяет

с несомненностью установить, с каким кольцом мы имели дело — годовым или мальковым. В общем же, как правило, добавочные кольца и марки всех типов бывают выражены менее резко, чем годовые, и при некотором навыке обычно могут быть выявлены без особых трудностей.

Мы разобрали случаи, когда число зон на чешуе и костях больше, чем число лет, прожитых рыбой, но может быть и так, что число колец на чешуе и меток на костях, наоборот, меньше, чем число прожитых рыбой лет. Этот вопрос имеет особое значение при определении возраста по чешуе. Регенерировавшая чешуя имеет меньшее количество годовых колец, чем нормальная. Кроме того, у некоторых рыб, таких, как, например, угорь, чешуя образуется лишь на третьем или четвертом году жизни, и, естественно, число годовых колец на чешуе заведомо меньше, чем число прожитых рыбой лет и чем количество марок на костях.

Как видно из вышеизложенного, перечисленные отклонения от нормы ни в коей мере не снижают общей ценности метода определения возраста рыб по чешуе и костям. При пользовании этим методом необходим лишь внимательный анализ природы колец и индивидуальный подход к каждому изучаемому объекту, а главное — учет специфических черт экологии рыбы.

Весьма существенным при изучении возраста рыб является вопрос о времени закладки годового кольца. Если годовое кольцо на чешуе является непосредственным результатом замедления роста в зимний период жизни рыб, то время появления кольца, очевидно, должно падать на весну. Но хорошо известно, что у рыб разного возраста время закладки годового кольца приходится на различные сезоны года. Так, например, у неполовозрелых особей судака — *Lucioperca lucioperca* L. Азовского моря закладка годового кольца происходит весной, а у рыб старших возрастов — во второй половине лета (Чугунова, 1931); у молодых особей леща — *Abramis brama orientalis* Berg. Аральского моря начало прироста нового года также приходится на весну, а у рыб старших возрастов — на осень (Константинова, 1958).

Образование годового кольца было бы неправильно рассматривать как прямое следствие замедления обмена веществ и роста рыбы только в результате нарушения питания или неблагоприятного изменения температуры. Время закладки годового кольца есть результат процесса, протекающего в единстве внешнего и внутреннего, результат приспособительной перестройки хода обмена веществ в организме рыбы. Так, например, у половозрелых рыб часто сначала идет в организме процесс накопления резервных веществ и линейного роста не происходит, а затем по достижении определенной упитанности процесс жиронакопления прекращается или замедляется и интенсифицируется белковый рост. В связи с этим закладка годового кольца у половозре-

рых рыб смещается на конец лета. У неполовозрелых же рыб на белковый рост используются основные пищевые ресурсы.

Тот факт, что годовичные кольца образуются не только под влиянием непосредственного температурного воздействия, подтверждается наличием годовичных отметок на чешуе и костях у рыб экваториальной зоны и тропиков. Так, например, из морских рыб экваториальной зоны годовичные кольца на чешуе отмечены у ряда сельдевых. Из пресноводных рыб можно указать хотя бы на представителя семейства харациновых *Curimatus elegans* Steind из Бразилии и Парагвая, у которого бразильские исследователи Азеведо, Диас, Виейра (Azevedo, Dias, Vieira, 1938) также наблюдали наличие годовых колец на чешуе. Кольца на чешуе рыб экваториальной зоны и тропиков могут быть связаны с периодами муссонов, засушливыми периодами и другими сезонными явлениями окружающей природы, а также сезонным ходом жизненного цикла и самой рыбы, протекающем в единстве с изменениями среды.

Весьма существен вопрос об обозначении отдельных возрастных групп. В ихтиологической литературе по этому вопросу нет единогласия. Сейчас обычно принята следующая терминология:

Название возрастной группы	Число колец	Обозначение
Сегодеток	нет	0+
Годовик	одно	1
Двухлеток	одно	1+
Двухгодовик	два	2
Трехлеток	два	2+
Трехгодовик	три	3

Знаком плюс обозначается начало прироста следующего года.

Наличие на костях и чешуе рыб годовых отметок при условии наличия пропорциональной связи между ростом чешуи и костей и ростом тела рыбы позволило бы восстановить путем соответствующих вычислений рост рыбы за предшествующие годы жизни. Однако для этого нужно установить характер зависимости между ростом тела рыбы и ростом ее чешуи и костей.

Норвежский ученый Эйнар Леа (Einar Lea, 1910) принял, что длина рыбы и длина чешуи с возрастом изменяются прямо пропорционально друг другу, т. е. что эта пропорциональность носит прямолинейный характер и, следовательно, выражается уравнением первой степени. В результате проведенных Леа над сельдями исследований им была предложена формула:

$$L_n = \frac{V_n}{V} \cdot L,$$

где L — измеренная длина рыбы, V — длина чешуи от центра до края, измеренная по средней линии, L_n — вычисленная длина

рыбы в возрасте n лет, V_n — расстояние от годового кольца до центра чешуи в возрасте n лет. Выведенная Леа зависимость хорошо иллюстрируется приведенным рис. 90, где мы имеем ряд подобных треугольников, у которых пропорциональные стороны выражают размер рыбы и размер чешуи за данный год. Пользуясь этой зависимостью, Эйнар Леа сконструировал специаль-

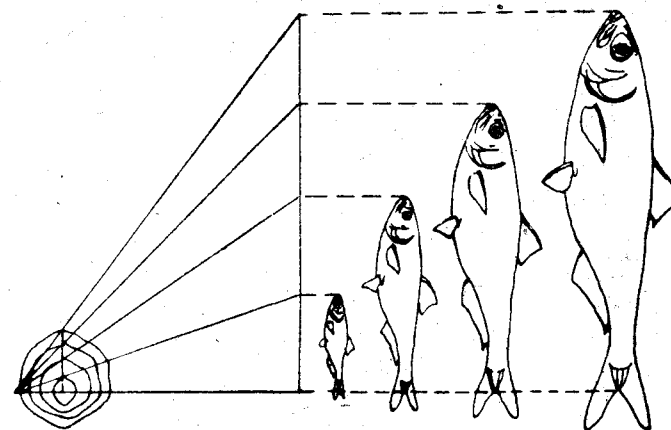


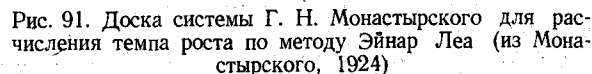
Рис. 90. Соотношение между скоростью роста рыбы и ее чешуи (принцип прямолинейной зависимости, положенный в основу формулы Эйнар Леа)

ный прибор для расчисления темпа роста рыб. Позднее этот прибор был значительно усовершенствован Г. Н. Монастырским (1924) (рис. 91), который предложил непосредственно проецировать чешую при помощи рисовального аппарата на доску и, перемещая движок по линейке с сантиметровой шкалой, при помощи нитки, соответствующей на рисунке линии F_1O , отмечать длину рыбы во время поимки. Эта же линия совмещается с краем чешуи, в то время как центр совпадает с вершиной прямого угла, образованного стороной треугольника, проходящей через нуль шкалы, на которой поставлена длина рыбы, и линией, соединяющей центр чешуи с линией FO . Передвигая движок, совмещают нить с годовыми кольцами и на сантиметровой линейке читают размеры рыбы, соответствующие данному году роста. Сейчас методом Эйнар Леа пользуются очень многие ихтиологи, так как для сравнительных целей он дает результаты вполне удовлетворительные. Однако при этом следует вести сравнение темпа роста, расчисленного по одновозрастным рыбам.

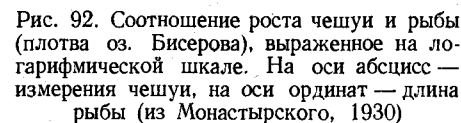
В 1920 г. английская исследовательница Роза Ли на основании накопившихся к этому времени материалов предложила внести некоторые уточнения в положение, выдвинутое Эйнар

и чешуи (рис. 92), является то, что закладка чешуи происходит не в момент рождения рыбы, а несколько позднее, когда рыба уже достигает определенных размеров. В формулу Леа в связи с этим Роза Ли предлагает включить дополнительную величину a , соответствующую длине рыбы в момент закладки у нее чешуи.

Последующие исследования и, в частности, работы Г. Н. Монастырского (1926, 1930) показали, что для некоторых рыб зави-



¹ Методику определения роста рыб см. Н. И. Чугунова, 1959.



закономерности, так и специфику роста отдельных видов и внутривидовых группировок. Каждый период жизни рыбы характеризуется своей спецификой роста. Так, обычно наиболее быстрый линейный рост происходит у рыб до наступления половозрелости. Это — важное приспособление, обеспечивающее рыбе выход из-под воздействия хищников. Как известно, мелкие рыбы зна-

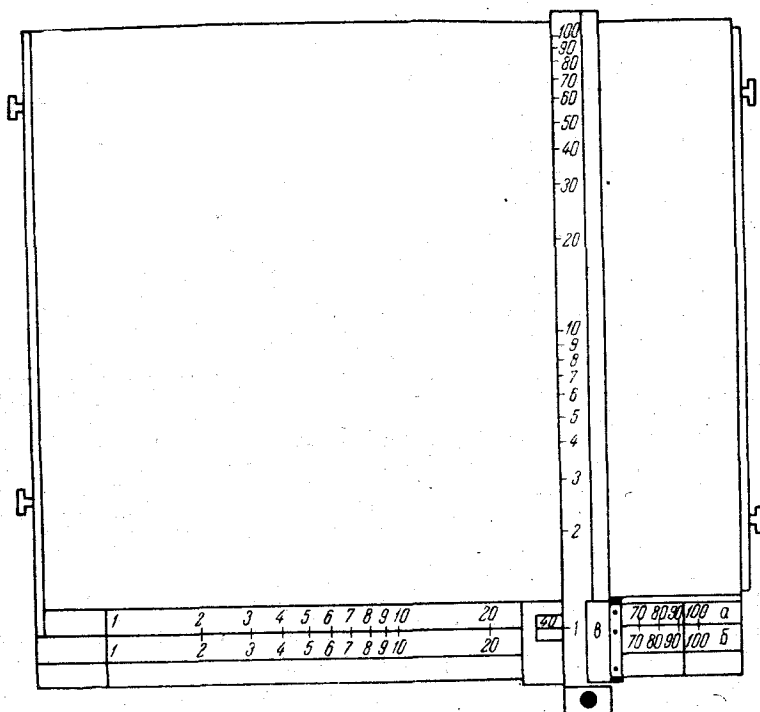


Рис. 93. Доска для расчисления темпа роста методом логарифмических шкал:

а — логарифмическая линейка; б — движок логарифмической линейки; в — вертикальный движок

чительно более доступны для хищников, чем крупные. В период до достижения половозрелости рост рыб наиболее тесно связан с обеспеченностью пищей и, следовательно, подвержен более значительным колебаниям. Так, например, у леща в разных водоемах характеристика роста до достижения половозрелости варьирует от 0,97 до 7,22, т. е. в 8 раз, а у половозрелого леща — от 0,90 до 4,0, т. е. только в 4 раза.

После достижения половозрелости значительная часть кормовых ресурсов, потребляемых рыбой, идет уже не на линейный

рост, а на обеспечение созревания половых продуктов и накопления жиров для зимовки. Меняется соотношение поддерживающего и продуцирующего кормов в сторону повышения относительной величины поддерживающего корма. В период старости линейный рост почти прекращается; величина характеристики роста резко снижается; основная пища используется как поддерживающий корм и лишь иногда на жиронакопление, главным образом, у зимующих рыб.

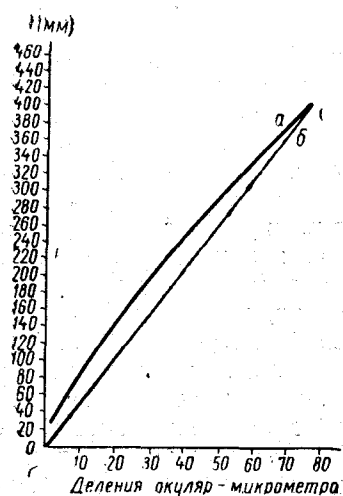
Рост, как и каждое видовое свойство, имеет свою специфику у разных групп рыб. У карповых, сигов и многих других рыб он наиболее изменчив до достижения половозрелости. В этот период его изменения наиболее связаны с величиной кормовой базы или точнее с обеспеченностью пищей. У окуневых (Percidae) и щуковых (Esocidae) темп роста до достижения половозрелости варьирует мало, что, видимо, связано с потреблением ими собственной молоди в условиях плохого питания. Специфичен характер линейного роста у видов рыб, имеющих перерыв в питании в связи с зимовкой и миграцией, что связано с необходимостью накопления резервных веществ и, следовательно, с замедлением линейного роста.

Изменения роста рыб до достижения половозрелости, связанные с изменением обеспеченности пищей, могут обуславливаться различными факторами. Для каждого вида рыбы существует свой температурный оптимум, при котором у данного вида наиболее успешно происходит обмен веществ и обеспечивается наиболее быстрый рост. Естественно поэтому, что отклонения температуры в ту или другую сторону от оптимальной сказываются на темпе роста неполовозрелой особи.

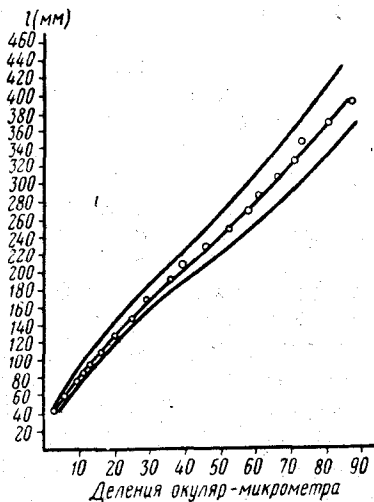
Как видно из приведенной таблицы роста корюшки — *Osmerus eperlanus* (L.) — из Кандалакшского залива (по Кирпичникову, 1935), в годы с отклонением температуры от средней в сторону похолодания у рыб наблюдалось замедление темпа роста:

Приросты ¹	Годы				
	1924	1925	1926	1927	1928
t_1	4,3	4,5	3,9	4,5	4,2
t_2		8,3	7,0	8,2	6,3
t_3			5,3	6,9	6,3
t_4				4,5	4,0
t_5					2,7
Отклонения от средней годовой температуры . . .	0,13	0,34	—0,72	0,68	—0,44

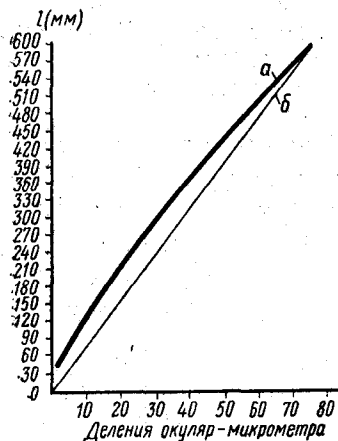
¹ В ихтиологии, как правило, буквой t обозначаются расчисленные приросты, например, t_1 значит прирост первого года; $t_2 = l_2 - l_1$ (где l — длина рыбы) означает прирост второго года и т. д.



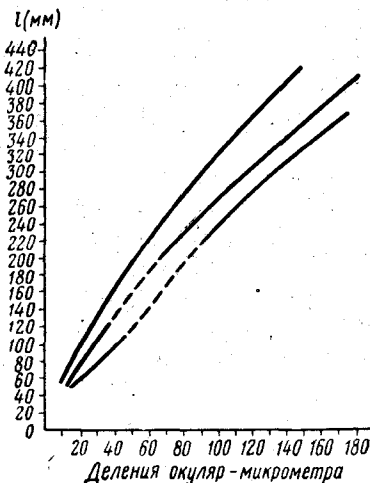
1



2



3



4

Рис. 94. Кривые соотношения роста рыбы и чешуи у разных видов (по Вовку, 1955): 1 — у омуля Обской губы; 2 — язя; 3 — судака Рыбинского водохранилища; 4 — чехона Рыбинского водохранилища (верхняя — задний радиус; средняя — передний радиус; нижняя — боковой радиус); 5 — леща (самцов); а — эмпирическая кривая, б — прямая по Леа

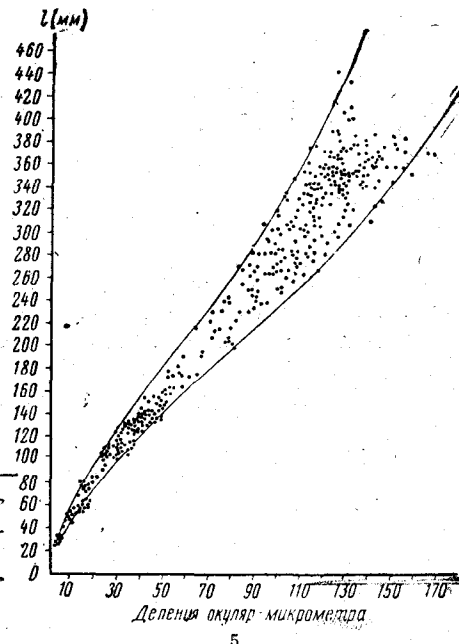
Температура влияет не только на характер роста рыбы. В ряде случаев температура выступает как «сигнальный фактор». Понижение температуры ниже определенной величины приводит к прекращению белкового роста и началу процесса жиронакопления. Это отмечено В. С. Кирпичниковым (1958) для молоди карпа и указывается также для некоторых других рыб. В данном случае перестройка обмена в связи с изменением температуры есть приспособительная реакция, обеспечивающая необходимую подготовленность организма к зимовке.

У многих видов рыб (например, у леща и др.) до достижения половозрелости все основные пищевые ресурсы расходуются на белковый рост, что обеспечивает защиту от хищников и сохранение поголовья стада. В связи с этим у молоди почти не происходит накопления жиров, и она питается круглый год (см. ниже).

Часто так же ведут себя рыбы и во взрослом состоянии, а именно: многие тресковые (сайка — *Boreogadus saida* Lepech., навага — *Eleginus navaga* L.), а также щука — *Esox lucius* L. У этих рыб замедление линейного роста, в первую очередь, связано с периодом созревания половых желез и нереста и в меньшей мере зависит от изменений температуры.

Мы уже говорили, что изменчивость роста у рыб одного, и того же вида может быть очень велика. Рыбоводам хорошо известно, как можно интенсифицировать рост рыбы путем правильного кормления (Мовчан, 1948).

Величина биомассы бентоса — для бентосоядных рыб, или планктона — для планктоноядных рыб, естественно, сказывается на росте рыбы. Так, например, сазан, живущий в более или менее сходных условиях, где разница имеет место только в величине биомассы бентоса и в качестве и доступности кормов, сильно отличается по темпу роста. Причем наиболее велика разница в приростах за первые годы жизни. Это наглядно видно из приводимых ниже данных по темпу роста сазана из озер Сред-



5

ней Азии, отличающихся по величине биомассы бентоса (табл. 14).

Таблица 14.
Связь темпа роста сазана и величины биомассы бентоса
в некоторых озерах

Водоем	Возраст рыбы				Биомасса бентоса в граммах на 1 м ²
	<i>l</i> ₁	<i>l</i> ₂	<i>l</i> ₃	<i>l</i> ₄	
Ильджик	6,9	12,6	17,0	—	0,26
Каракуль	8,0	14,2	18,1	20,0	1,43
Джолдыбай	8,6	14,7	18,2	23,2	1,83
Аральское море	12,6	21,5	29,3	36,0	18,0

На рост рыбы влияет не только количество, но также качество и размеры кормовых объектов. Опыты по влиянию на рост карпов различного рода кормов, как и следовало ожидать, показывают, что более калорийные корма дают, как правило, более быстрый рост. На рост рыб также оказывает влияние и наличие в пище витаминов. В наибольшей степени замедление роста рыбы вызывается отсутствием в пище витамина В. Витамины А и D резервируются в жирах, и даже продолжительное отсутствие их в пище не позволяет подметить какого-либо изменения в росте, поскольку дефицит этих витаминов в корме пополняется за счет их запасов в жирах тела рыбы.

Изменение в количестве и качестве потребляемого рыбой корма очень быстро сказывается на скорости роста. Так, у лососей изменения в характере питания при переходе из рек в море тотчас же отражаются на темпе роста. Камбалы, пересаженные из участков моря с малой биомассой бентоса (являющегося их кормом) в районы с высокой кормностью, очень скоро обгоняют в росте рыб своего вида из мест прежнего обитания (рис. 96).

При ухудшении условий питания имеет место не только общее замедление роста рыб в популяции, но наблюдается увеличение изменчивости роста и тем самым в одновозрастной группе рыб

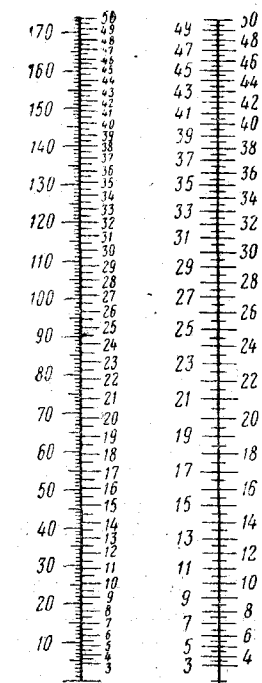


Рис. 95. Шкала Вовку для расчисления темпа роста некоторых видов рыб (по Вовку, 1955.)

оказываются особи весьма разного размера. Одни из особей, наиболее крупные, уже перешли на следующий этап развития, а мелкие задержались на предыдущем. Такое расхождение в росте одновозрастных рыб при ухудшении условий питания является важным приспособлением, обеспечивающим более широкое использование кормов популяцией. Мелкие особи поедают

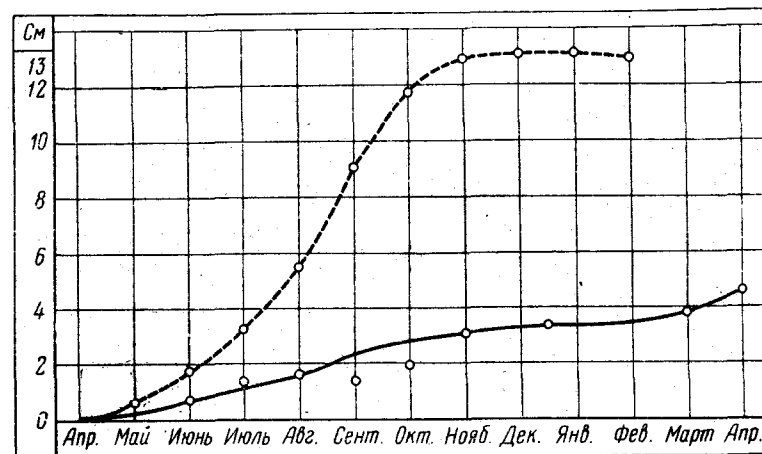


Рис. 96. Рост морской камбалы в месте выхода из икры — Horn reef grounds (сплошная линия) и на месте акклиматизации — Dogger bank (пунктир)

одни кормовые организмы, более крупные — другие. При улучшении условий питания рост рыб в популяции выравнивается, и все рыбы переходят на питание сходным кормом. Это явление наиболее подробно изучено Г. Д. Поляковым (1958а) на примере сеголетков карпа (рис. 97).

Сезонная периодика роста оказывается весьма различной не только для разных периодов жизни одного и того же вида, но и у разных видов. Так, у рыб Арктики наиболее интенсивный рост обычно приходится на зимние месяцы, когда эти рыбы, например, сиговые, наиболее интенсивно питаются. Причем у ряда арктических сеголетков установлено образование двух «годовых» колец в течение года, т. е. в течение года рост рыбы дважды замедляется и ускоряется.

У рыб умеренных широт периодика роста также теснейшим образом связана с их образом жизни. Так, у океанической сельди — *Clupea harengus* L. — наиболее быстрый линейный рост падает на период март — июль (рис. 98), когда сельдь наиболее интенсивно питается (Hjort, 1914).

У аральского леща период линейного роста приходится или

на летние месяцы — у неполовозрелых особей, или на осень — у половозрелых.

С линейным ростом рыбы тесно связана динамика ее жирности и упитанности. Как уже говорилось, ход процесса изменения упитанности и жирности у разных видов рыб весьма различен. У таких, как, например, осетровые, лососи, большинство карпо-

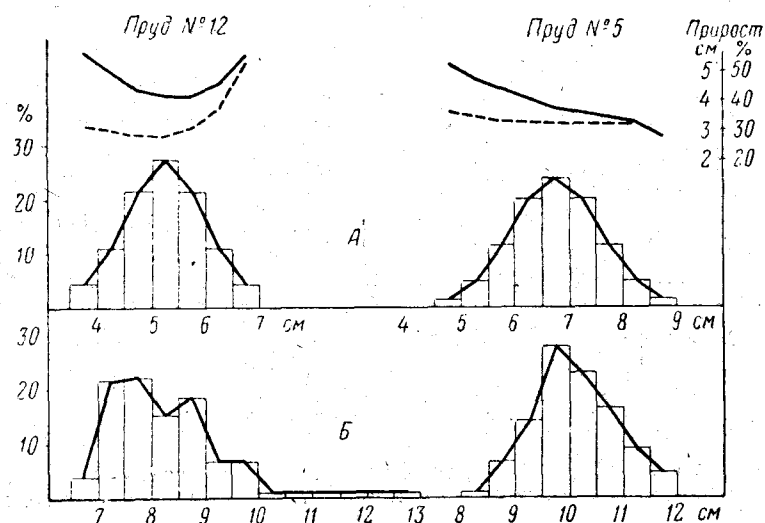


Рис. 97. Прирост разных размерных групп и изменения размерного состава сеголетков карпа в прудах с плохими (№ 12) и хорошими (№ 5) условиями питания. А — начало выращивания (30/VII); Б — осенний облов. Пунктир — абсолютный прирост, сплошная линия — относительный прирост

вых, сезонная динамика упитанности и жирности резко выражена. У других (щука — *Esox lucius* L., цихлиды — *Cichlidae* и многие другие) упитанность и жирность меняются в течение года очень незначительно, что связано с короткими перерывами в питании.

При сравнении упитанности одного и того же вида в ихтиологии принято обычно пользоваться отношением веса к длине рыбы. Чем эта величина больше, тем рыба считается упитаннее. Естественно, что определяемая таким образом упитанность очень сильно зависит от экстерьера рыбы. У рыб высокотелых и в то же время имеющих широкую спину отношение веса к длине больше, чем у рыб прогонистых.

Для математического выражения величины упитанности

обычно в настоящее время применяется предложенная Фультоном (Fulton, 1902) формула:

$$Q = \frac{w \cdot 100}{l^3},$$

где w — вес тела рыбы, l — ее длина и Q — коэффициент упитанности. Длина берется в кубе, потому что приращение веса идет пропорционально приращению объема рыбы.

Пользуясь коэффициентом упитанности Фультона, удастся выявить сезонные изменения упитанности рыбы, изменения упитанности в зависимости от возраста и пола рыбы и разницу в упитанности одного и того же вида в различных водоемах, что может служить одним из показателей продуктивности водоема. К сожалению, пользуясь общим весом тела при

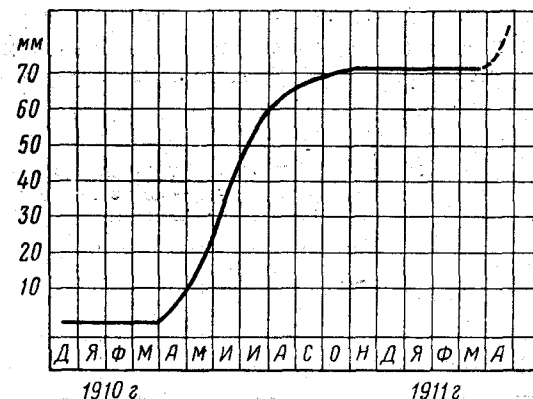


Рис. 98. Темп роста океанической сельди с декабря 1909 по апрель 1911 г. (из Hjort, 1914)

вычислении коэффициента упитанности, не удастся устранить искажающего влияния веса гонад, достигающих иногда более 15% веса тела рыбы, а также веса содержимого кишечника, достигающего у многих рыб значительной величины (до 30 и более процентов от веса тела). Вес гонад и содержимого кишечника могут очень сильно изменить коэффициент упитанности и часто скрыть действительную картину динамики упитанности рыбы. Для устранения искажающего влияния веса гонад и пищи, содержащейся в кишечнике, Кларк (Clark, 1928) предложила вычислять коэффициент упитанности, пользуясь весом рыбы без внутренностей. Применение этого способа позволяет устранить влияние веса гонад и съеденной пищи, но зато при удалении внутренностей с кишечником и другими органами удаляется одновременно и внутренний жир, количество которого подвержено также сильным изменениям и в значительной мере связано с упитанностью рыбы. Поэтому при изучении упитанности рыбы лучше пользоваться параллельно обоими показателями, вычисляя коэффициент упитанности по массе как всей рыбы, так и рыбы без внутренностей.

Совершенно естественно, что этот коэффициент лишь в первом приближении отражает действительную упитанность рыбы.

Нередко изменение веса рыбы достигается не за счет изменения запаса резервных веществ, а за счет изменения обводненности тканей (Чугунова, Ассман и Макарова, 1961), поэтому при практическом пользовании коэффициентом упитанности желательно установить, насколько динамика коэффициента упитанности данного вида рыбы связана с балансом белка жиров и влаги. Однако это не означает, что коэффициент упитанности нельзя использовать при сравнительном анализе, для суждения о сезонной динамике состояния рыбы (табл. 15) и для таксационных целей. Им можно пользоваться и для других целей, например, при оценке посадочного материала и т. п.

Таблица 15

Сезонная динамика коэффициента упитанности (по Фультону)
у разных видов рыб

Месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Название рыбы												
Аральский лещ . . .	—	—	—	—	2,24	2,25	2,23	2,25	2,30	2,35	2,42	—
Щука Фархадского водохранилища . . .	1,00	1,00	0,95	0,80	0,93	—	0,99	0,77	0,82	0,83	0,96	0,83
Щука дельты Волги ♀	1,00	1,00	1,02	1,05	0,95	0,90	0,90	—	—	0,91	1,09	—
» ♂	1,04	1,01	0,91	0,90	0,92	0,90	0,94	—	—	1,03	1,04	—
Окунь дельты Волги ♀	2,57	2,16	2,55	2,51	2,35	2,05	2,18	—	—	2,38	2,73	—
♂	2,46	2,10	2,39	2,15	2,07	2,04	2,21	—	—	2,41	2,56	—

Меняется упитанность у одного и того же вида и в разные годы в зависимости от условий нагула. Так, у хамсы Азовского моря упитанность на 1 сентября в разные годы была следующей:

Упитанность крупной хамсы на 1 сентября
(по Сальникову, 1957)

Год	1950	1951	1952	1953
Коэффициент упитанности (по Фультону)	0,91	0,84	0,90	0,78

Иногда резкое снижение упитанности связано с массовой гибелью рыб.

Не менее существенным показателем условий жизни рыбы является ее жирность, причем не только количество жиров в организме, но и их состав, в частности, соотношение в них предельных и непредельных жирных кислот. Как известно, жиры, содержащие преимущественно непредельные жирные кислоты, отлагаются в организме для повседневного расхода, а жиры с преобладанием предельных кислот отлагаются, так сказать, в запас и служат в качестве резерва, например, на период зимовки или миграции.

Количество жира, содержащееся в теле данного вида рыбы, характер его распределения по органам и тканям, сезонная динамика и возрастные изменения теснейшим образом связаны с характером взаимоотношений рыбы со средой и приспособительно меняются в связи с изменениями условий жизни рыбы. Динамика жирности, пожалуй, наиболее четко отражает изменения состояния рыбы и условий ее жизни (обзор исследований жирности рыб см. Шульман, 1960).

Наиболее точным методом определения жира является химический анализ, но в полевых условиях часто приходится пользоваться более упрощенными способами исследования.

Если у рыбы жир во время нагула отлагается в значительном количестве на внутренностях, то он сравнительно легко может быть удален. Для определения степени жирности такой рыбы, например леща, вес «внутреннего» жира выражают в процентах от веса всего тела. Изменения этого показателя, часто называемого коэффициентом жирности, в значительной степени отражают изменения общей жирности рыбы. Для сельдей Иортом (1914) предложено оценивать жирность в баллах, основываясь только на вскрытии рыбы. Пользуясь шкалой Иорты, можно давать характеристику жирности сельди лишь в первом, но достаточном для первоначальной ориентировки приближении.

Для тресковых и акуловых рыб хорошим показателем жирности служит вес печени, обычно выраженный в процентах от веса тела.

Оценку жирности в баллах проводил ряд отечественных исследователей для разных видов рыб. Наиболее детально это было сделано М. Л. Прозоровской (1952), которая предложила следующую шкалу жирности для каспийской воблы.

Шкала жирности:

Балл 0. Жира на кишечнике нет. Иногда кишечник покрыт тонкой белой соединительной пленкой. Между петлями кишечника видны нитевидные образования этой пленки (рис. 99).

Балл 1. Тонкая шнуровидная полоска жира расположена

между вторым и третьим отделами кишечника. Иногда по верхнему краю второго отдела проходит очень узкая прерывающаяся полоска жира (рис. 99).

Балл 2. Неширокая полоска довольно плотного жира между вторым и третьим отделами кишечника. По верхнему краю второго отдела идет узкая непрерывная полоска жира. По ниж-

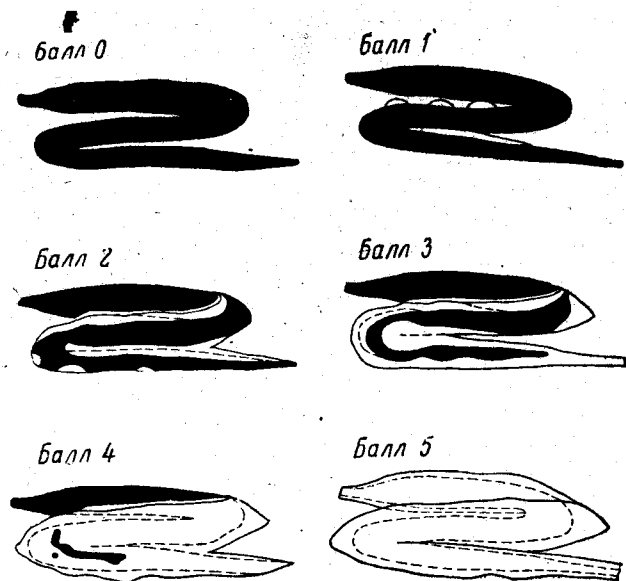


Рис. 99. Жирность воблы в баллах (по Прозоровской, 1952)

нему краю третьего отдела кое-где виден жир отдельными небольшими участками (см. рис. 99).

Балл 3. Широкая полоска жира в середине между вторым и третьим отделами кишечника. В петле между вторым и третьим отделами эта полоска расширяется. По верхнему краю второго отдела и нижнему краю третьего идут широкие жировые полосы. У первого изгиба кишечника, если считать от головного конца, имеется жировой вырост в виде треугольника. Анальный конец кишечника в подавляющем большинстве случаев залит тонким слоем жира (см. рис. 99).

Балл 4. Кишечник почти целиком покрыт жиром за исключением маленьких просветов, где видна кишка. Эти просветы обычно бывают на второй петле и на третьем отделе кишечника; иногда можно встретить такие просветы и на втором отделе. Жировые выросты на обеих петлях очень мощные (см. рис. 99).

Балл 5. Весь кишечник залит толстым слоем жира. Нет никаких просветов. Мощные жировые выросты на обеих петлях (см. рис. 99).

Эта шкала с небольшими изменениями пригодна для многих карповых и представителей других групп.

А. Тестер (Tester, 1940) предложил оценивать жирность рыбы по ее удельному весу. На примере сельди он разработал методику, позволяющую с практически достаточной точностью определять динамику жирности рыбы. Его методика, доступная и при работе в полевых условиях, состоит в определении веса рыбы в воде и в воздухе. Для избежания попадания пузырьков воздуха приходится определять удельный вес тела рыбы без внутренностей, тщательно следя, чтобы в ротовой и жаберной полости не оставалось пузырьков воздуха.

Средний процент жира в теле различных промысловых рыб.

Осетр	8,0	Хамса	23,0
Севрюга	11,0	Вобла	2,5
Салака	4,5	Лещ	5,5
Лосось	11,0	Сазан	1,5
Кета	10,0	Сом	4,0
Белорыбца	18,0	Щука	0,5
Сиги	1,5	Угорь речной	22,0
Снеток	3,0	Треска	0,3
Пикша	0,2	Судак	0,5
Навага	0,6	Окунь	0,7
Кефаль	1,5	Палтус	5,0
Скумбрия	8,0	Камбала	2,0
Бычки	1,2		

Как упитанность, так и жирность различных рыб подвержена весьма сильным колебаниям. Как видно из таблицы, процент жира в теле различных промысловых рыб может варьировать от 0,2% (пикша) до 22% (угорь) и 23% (хамса).

Жирность изменяется также в связи с возрастом и полом рыбы. Так, например, у черноморских сельдей процент жира с возрастом меняется: от 12% у мелкой сельди (промысловой номенклатуры от 300 до 1000 штук в 16 кг) до 20% у крупной (около 150 штук на 16 кг). То же наблюдается и у многих других рыб. Так, у леща в Северном Каспии в трехлетнем возрасте жир составляет в среднем 4,85% от веса тела, а в семилетнем — 8,2%.

Наличие большого запаса жира в теле рыб старших возрастов

позволяет им допускать более длительные перерывы в питании, быть более осторожными во время кормежки.

Сезонные изменения жирности также очень велики и весьма тесно связаны со сроками питания и размножения рыб. На рис. 100 представлена схема соотношения размеров гонад и жира

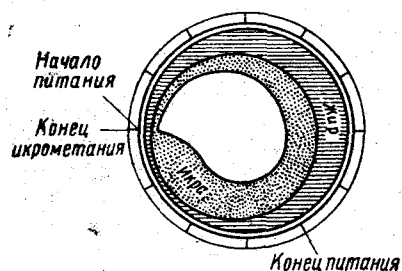


Рис. 100. Схема соотношения икры и жира у сельди в течение года

в теле океанической сельди в течение года. Как это видно из рисунка, рост величины гонад и количества жира сначала идет параллельно, но, начиная с момента прекращения питания, количество жира быстро уменьшается, рост же гонад продолжается.

Различие в жирности близких видов рыб тесно связано с особенностями их образа жизни. Так, например, протяженность миграционного пути

и быстрота течения реки, которую приходится преодолевать рыбе при нерестовой миграции, находится в прямой связи с ее жирностью (см. ниже табл. 16).

Таблица 16
Связь жирности с характером миграционного пути у миног

Вид	Водоем	Длина пути по реке (км)	Средн. максим. скор. течения (м/сек)	Жирность, (%)
<i>Lampetra japonica</i> . . .	Амур	ок. 1200	1,2—1,8	33,1
<i>Caspiomyzon wagneri</i> . .	Кура	ок. 600	1,5—1,8	31,2
<i>Caspiomyzon wagneri</i> . .	Волга	ок. 1000	1,80—1	28,8
<i>Lampetra fluviatilis</i> . . .	Нева	70—80	1,2—1,5	16,1

Такая картина наблюдается, например, у каспийских сельдей. Так, у черноспинки — *Caspialosa kessleri* Grimm, поднимающейся высоко вверх по Волге, жирность на устьях перед началом нерестовой миграции равна 16,2%, у волжской сельди — *Caspialosa volgensis* (Berg), поднимающейся лишь в нижнее течение реки, — 8,7% и у пузанка — *Caspialosa caspia* (Eichw.) — 7,4% (см. стр. 250).

В пределах одного и того же вида также наблюдается прямая корреляция между жирностью и протяженностью миграционного пути. Так, осенняя кета в Амуре — *Oncorhynchus keta*, *infsp. autumnalis* Berg, поднимающаяся вверх по этой реке выше Хабаровска, имеет жирность в лимане 11,3% (самки), а летняя кета, которая не доходит даже до Комсомольска — только 8,0%. Аналогическая картина наблюдается и у многих других рыб.

Разница в жирности разных популяций одного и того же вида может быть связана и с условиями обеспеченности пищей. Так средиземноморский анчоус, который питается в течении почти всего года, имеет жирность около 10%; черноморский анчоус, который прекращает зимой на некоторое время питание, к концу сезона нагула имеет жирность 15—20%, а азовская хамса, совершающая довольно длительную зимовальную миграцию и прекращающая питание зимой на довольно значительное время содержит к концу сезона нагула в теле до 25—30% жира.

Таким образом, зимующие рыбы, т. е. те, у которых прекра-

Таблица 17
Сезонная динамика жирности леща Северной части Аральского моря в % на сухой вес (по Константиновой, 1958)

Состояние рыбы	Месяц	Самки			Самцы		
		жир	влага	число экз.	жир	влага	число экз.

Мышцы							
Нерест	апрель	6,2	74,0	3	4,3	74,2	1
»	май	9,8	78,5	3	6,4	72,6	4
»	июнь	8,3	72,1	4	5,6	70,9	3
После нереста	июнь	3,3	77,2	2	1,4	76,4	3
»	июль	—	—	—	2,4	78,0	1
Нагул	июль	7,5	73,3	4	—	—	—
»	август	8,9	72,0	6	9,4	69,4	2
»	сентябрь	9,8	71,6	10	9,0	71,4	6
»	октябрь	10,9	69,9	9	8,7	71,5	9
»	ноябрь	13,5	62,0	1	8,9	64,1	5

Внутренности

Нерест	апрель	9,8	56,2	2	19,2	67,4	1
»	май	9,4	64,9	3	31,8	61,2	4
»	июнь	35,6	—	2	27,7	63,0	4
»	июль	18,6	68,3	2	—	—	—
После нереста	июнь	10,1	74,4	2	—	—	—
Нагул	июль	38,3	48,8	3	—	—	—
»	август	62,9	33,6	5	52,7	40,1	1
»	сентябрь	48,4	38,3	5	64,8	30,3	6
»	ноябрь	—	—	—	48,8	—	4

щается в определенный период года питание и снижается интенсивность обмена, также накапливают в своем теле большое количество жира, которое расходуется за время зимовки. Как видно из приведенной ниже табл. 17, разница в жирности леща весной (после зимовки) и осенью (до зимовки) очень велика.

У молодых особей, которые, в отличие от взрослых, не прекращают питания зимой, не наблюдается обычно и столь резкой сезонной динамики жирности.

Таблица 18
Сезонная динамика жирности зрелой и незрелой плотвы
одного из германских озер в % от сырого веса
(по von Westphallen, 1956)

Месяц	Рыбы		Месяц	Рыбы	
	взрослые	молодь		взрослые	молодь
I	5,18	2,95	VII	5,10	4,02
II	5,00	3,57	VIII	6,53	6,17
III	5,00	—	IX	6,00	4,67
IV	4,44	1,23	X	6,31	2,78
V	2,89	—	XI	6,70	2,89
VI	3,97	2,75	XII	—	—

Количество жира, отлагающегося на разных органах рыбы, подвержено различной степени изменчивости.

У окуневых (судак, окунь, ерш), щуки и сигов наиболее изменчиво количество жира на внутренностях. Как видно из рисунка 101, у окуня максимальная жирность рыбы около 20 см длины приходится на август—сентябрь. Наиболее значительные сезонные изменения претерпевает количество жира на внутренностях, значительно меньше сезонные колебания жирности мяса (Mogawa, 1956). Близкая картина наблюдается у ряпушки (рис. 102).

Рис. 101. Сезонная динамика накопления жира у обыкновенного окуня (из Mogawa, 1956)

1 — внутренности; 2 — голова; 3 — мясо

жира из гонад. Это важное приспособление содействует обеспечению пищей будущего потомства на период питания желтком даже при относительно неблагоприятных условиях питания родителей.

У разных групп рыб и у круглоротых характер распределения жира в организме весьма различен. У акул и тресковых жир концентрируется, главным образом, в печени, у тресковых и окуневых мясо очень бедно жиром. У миноговых и угрей, наоборот, основным местом концентрации жира служат мышцы. Для большинства групп рыб существенное значение как место накопления жира имеют кишечные брызжейки. Однако у тресковых на кишечнике жир почти не отлагается.

Какое приспособительное значение имеет эта разница в характере распределения жира на внутренностях, пока не установлено.

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Возрастной состав стада, соотношение относительной численности отдельных возрастных групп, максимальная продолжительность жизни в определенных границах специфичны для вида рыбы и являются его видовым признаком, видовым приспособительным свойством.

Рыбы с коротким жизненным циклом, с популяцией, состоящей из небольшого числа возрастных групп, как, например, хамса — *Engraulis encrassicholus* (L.), шпрот — *Sprattus sprattus* (L.), гамбузия — *Gambusia affinis* Gir., пескари рода *Gobio* и близкие роды, приспособлены к жизни в условиях значительной и сильно колеблющейся смертности. Характер динамики их популяции таков (ранняя половозрелость, ежегодный нерест и т. д.), что он обеспечивает быстрое восстановление стада. Популяция этих видов может сократиться очень сильно, например, у некоторых американских Cyprinodontidae численность отдельных видов в засушливые годы падает до нескольких тысяч штук (Miller, 1943), но благодаря высокой воспроизводительной способно-

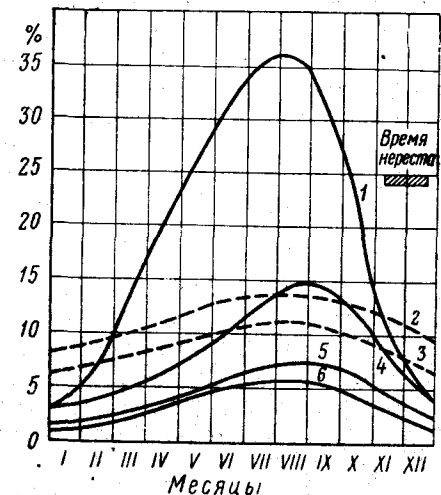


Рис. 102. Сезонная динамика накопления жира у ряпушки (из Mogawa, 1956):
1 — внутренности; 2 — позвоночник; 3 — голова;
4 — брюшко; 5 — спинка; 6 — хвост

сти уже на следующий год численность популяции при благоприятных условиях возрастает в тысячи раз.

С другой стороны, среди рыб имеются виды (осетровые, некоторые сомы, крупные акулы и некоторые другие), у которых популяция состоит из нескольких десятков возрастных групп. Время половой зрелости у рыб с этим типом динамики стада (поздно-созревающая многовозрастная популяция) обычно наступает поздно, и пополнение каждого года, в отличие от рыб со структурой популяции первого типа, составляет небольшой процент от всей популяции.

Рыбы с многовозрастным составом стада и поздней половозрелостью приспособлены к жизни в условиях относительно стабильной кормовой базы при незначительных колебаниях смертности половозрелых особей по годам и сравнительно слабым воздействиям хищников на рыб старших возрастов. В случае гибели значительной части стада, его восстановление происходит медленно.

Г. Н. Монастырский (1953), анализируя структуру половозрелой части стада — так называемую нерестовую популяцию, выделяет три типа ее структуры.

Первый тип нерестовой популяции (P) состоит только из пополнения (K), т. е. из впервые нерестующих рыб. Рыб, нерестующих повторно, т. е. остатка (D), в популяции этого типа нет. Нерестовая популяция первого типа может состоять из рыб одного или нескольких возрастов. В первом случае созревание у рыб происходит в одном и том же возрасте, а во втором — по достижении различного возраста. Одновременное созревание всего поколения свойственно видам с относительно стабильными условиями нереста, когда каждый год поступает определенное пополнение. В противном случае, при одновременном созревании и наличии неурожайных лет популяция могла бы совершенно исчезнуть. При разновозрастном созревании популяция сохраняется даже в условиях, если поколение одного-двух лет полностью окажется неурожайным.

Нерестовая популяция второго типа состоит и из пополнения и из остатка, т. е. повторно нерестующих рыб. Но величина остатка меньше величины пополнения. Популяции второго типа свойственны таким видам, как семга — *Salmo salar* L., каспийские сельди — *Caspialosa* и многие другие.

Третий тип нерестовой популяции также состоит из пополнения и остатка. Но в отличие от предыдущего у популяции третьего типа остаток больше пополнения. К этому типу относятся популяции большинства осетровых, леща, сазана, трески и многих других рыб с длительным жизненным циклом и несколькими нерестами в течение жизни.

В виде формул эти три типа нерестовых популяций могут быть изображены так:

популяция 1-го типа $D = 0, K = P$;

популяция 2-го типа $D > 0, K > D, K + D = P$;

популяция 3-го типа $D > 0, K < D, K + D = P$, где D — остаток, K — пополнение, P — нерестовая популяция.

Естественно, что эти три выделенные типа нерестовых популяций в известной мере условны и очень часто одна и та же популяция в связи с колебаниями урожайности и изменениями соотношения пополнения и остатка в одни годы относится ко второму, а в другие годы к третьему типу. Однако в общем эти три типа нерестовых популяций отражают определенный характер взаимоотношений популяции со средой (Лапин, 1961).

Структура популяции может быть различной у разных местных стад одного и того же вида. Как указывалось выше на примере сельди — *Clupea harengus* L. — у разных местных стад продолжительность жизни, время наступления половозрелости и средний возраст могут быть весьма различными, отражая специфику условий существования каждого стада.

Еще более резкие различия в структуре популяции мы наблюдаем у разных стад корюшки — *Osmerus eperlanus* (L.). Структура популяций жилых форм — сетков *Osmerus eperlanus* infsp. *spirinchus* Pall. чрезвычайно сильно отличается от структуры стада проходных корюшек (табл. 19).

У сетков — нерестовая популяция первого типа, а у проходных корюшек — второго типа.

Таблица 19

Структура популяции проходных и жилых форм корюшки

Наименование	0 +	1 +	2 +	3 +	4 +	5 +	6 +	7 +	8 +
Проходная енисейская корюшка	—	—	—	0,3	7,7	20,0	43,0	22,5	5,5
Проходная онежская корюшка	0,04	0,4	18,65	63,61	12,72	4,37	0,21	—	—
Псковско-чудской сеток	90,0	10,0	—	—	—	—	—	—	—
Сеток Рыбинского водохранилища	—	55,0	39,0	6,0	—	—	—	—	—
Сеток Жижешского оз.	—	68,1	31,9	—	—	—	—	—	—

И у одного и того же стада или местной формы как приспособительная реакция на изменение условий жизни могут иметь место значительные изменения в структуре популяции. Например, у северокаспийского леща процент пополнения рыб разных возрастов подвержен сильным изменениям (табл. 20).

Совершенно естественно, что изменение соотношения возраст-

ных групп в стаде рыбы в значительной степени зависит от урожайности отдельных поколений.

У одних рыб (см. выше стр. 198, 199) колебания урожайности по годам чрезвычайно велики, и соответственно варьирует и соотношение возрастных групп в стаде.

Таблица 20

Величина пополнения в процентах к общему числу рыб каждой возрастной группы (на основании учета нерестовых отметок на чешуе северокаспийского леща (по Земской)

Годы	Возрастные группы						Улов в тыс. ц
	3	4	5	6	7	8	
1942	100	87	64	40	0	0	486
1943	100	80	68	61	45	0	632
1944	100	46	24	25	13	0	834
1945	100	85	56	29	25	15	877
1946	100	80	52	14	0	0	898
1947	100	68	25	6	0	0	615
1948	100	88	59	22	19	14	648
1949	100	85	65	30	24	15	833
1950	100	84	68	0	0	0	748
1951	100	84	49	8	0	0	510
1952	100	83	58	25	250	0	335

Так, например, как видно из приводимых данных о динамике возрастного состава уловов норвежской сельди (рис. 103), мощные поколения, вступая в промысел, могут вносить чрезвычайно сильные изменения в соотношение возрастных групп.

Особь многочисленных поколений в среднем растут несколько медленнее особей малочисленных поколений. Кроме того, величина изменчивости роста многочисленных поколений оказывается обычно больше, чем у малочисленных. В связи с этим и возраст наступления половозрелости особей многочисленного поколения окажется более высоким и ряд возрастного состава поколения более растянутым. Мощное поколение может оказывать некоторое влияние на темп роста и ход полового созревания и смежных поколений (Барсуков, 1961; Поляков, 1961, 1963).

С другой стороны, у некоторых рыб возрастной состав стада в результате малых колебаний урожайности почти не меняется т. е. поколение каждого года по величине близко одно к другому. Примером этому может служить динамика возрастного состава

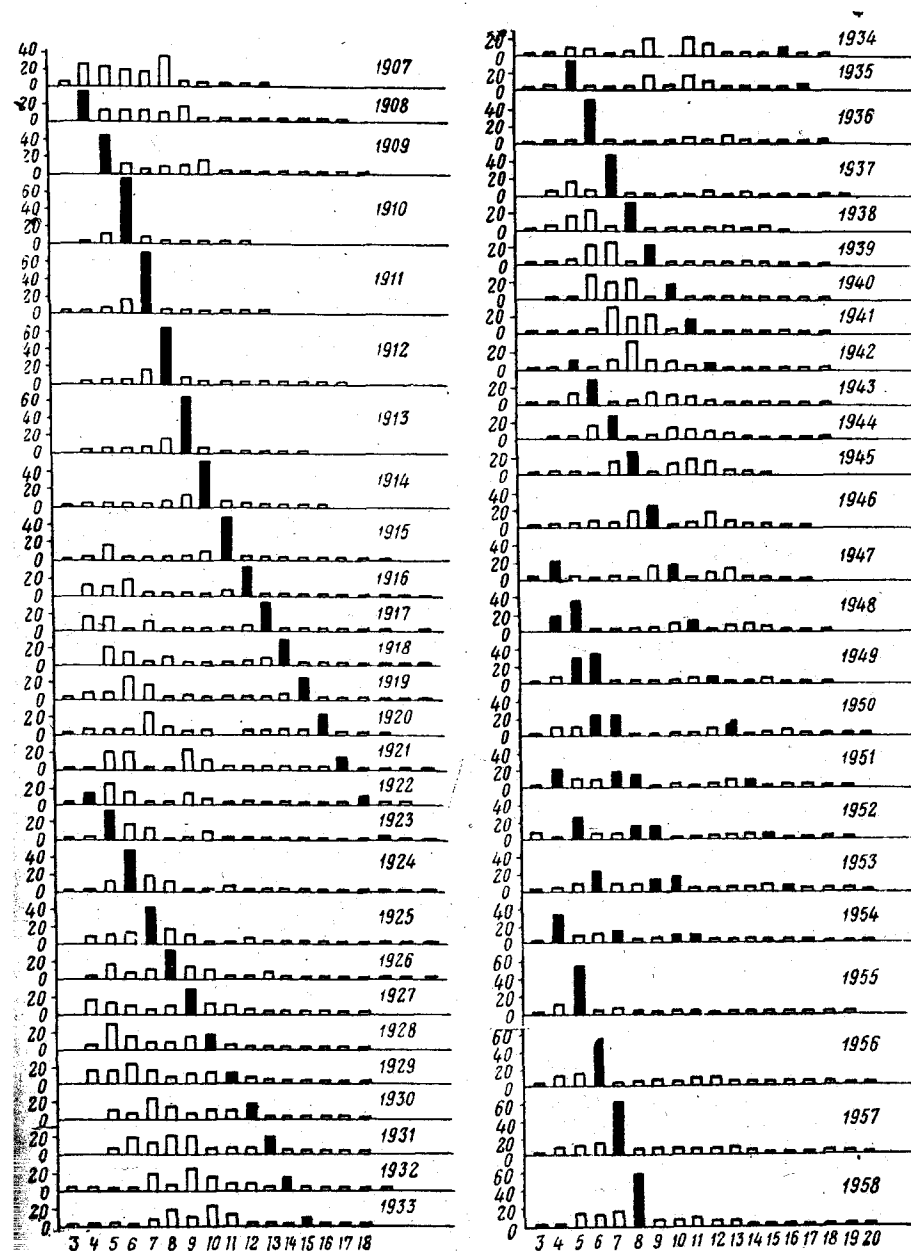


Рис. 103. Возрастной состав нерестового стада норвежской сельди; черные столбики — урожайное поколение

тигрового плоскоголо́ва — *Neoplatycephalus* — важного объекта промысла у восточных берегов Австралии. Его возрастной состав подвержен изменениям, но, уже в зависимости от других причин, связанных с разреживанием популяции в результате увеличения интенсивности вылова.

В нашей практической работе, анализируя возрастной состав стада, мы оперируем обычно с возрастным составом уловов, пользуясь, естественно, отцеживающими орудиями, пропускающими рыб только младших возрастов, которые по своим размерам в состоянии проскочить через ячейку мотни невода или кутца трала. Зная максимальный размер рыбы, пропускаемой ячейкой промыслового орудия, мы с практически достаточной точностью можем обычно принять, что правая ветвь кривой размерного (и возрастного) состава улова соответствует действительному соотношению размеров и возрастных групп в стаде.

Для получения действительного возрастного и размерного состава популяции мы должны применять такие орудия, которые

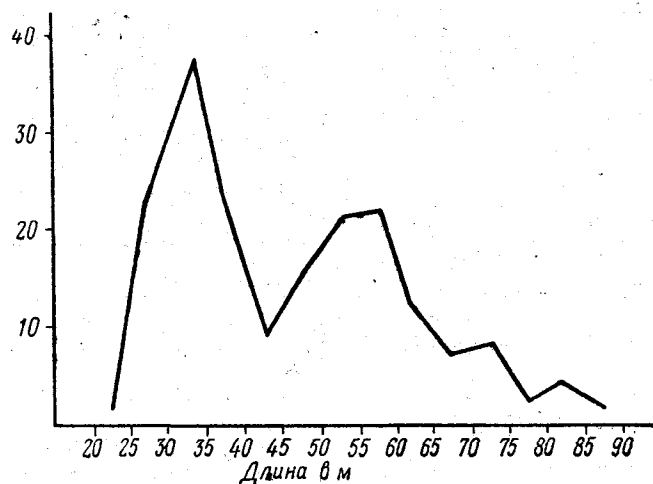


Рис. 104. Кривая распределения по длине популяции тибетского гольца *Nemachilus stoliczkae* Steindachner (из Г. Никольского, 1938)

захватывали бы все размерные группы особей в их естественном соотношении. Примером такой размерной кривой стада может служить кривая рис. 104.

Как отмечалось, важным моментом, влияющим на возрастной состав стада рыбы, является урожайность поколений отдельных

лет. Она зависит, как мы видели выше, от ряда причин. В зависимости от влияния тех или иных причин, урожайность отдельных лет очень сильно варьирует. Как видно из диаграммы (рис. 105), для воблы Северного Каспия наиболее урожайным был 1931 г. (Монастырский, 1940). Этот урожайный год отразился на промы-

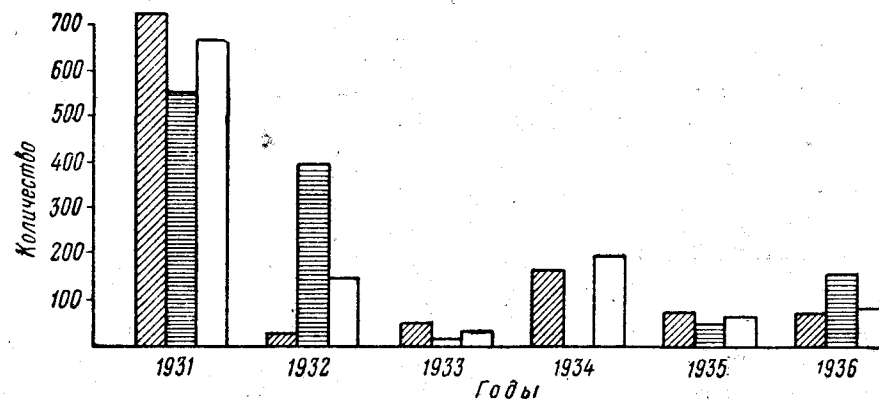


Рис. 105. Среднее количество мальков воблы на час траления в Северном Каспии. Наклонная штриховка — Волжский район, горизонтальная штриховка — Урало-Эмбенский, без штриховки — среднее по Северному Каспию (из Монастырского, 1940)

словых уловах; в 1933 г. отмечен значительный процент двухлеток, а в 1934 г. — трехлеток (рис. 106). Урожайные по молодью рыб годы, естественно, сказываются не только на соотношении возрастных групп в промысловых уловах, но и на величине этих уловов.

Динамика возрастного состава популяции есть результат взаимодействия пополнения и убыли. Изменение соотношения пополнение — остаток в сторону увеличения пополнения приводит к омоложению возрастного состава популяции. Возрастной состав нерестовой популяции в значительной степени определяется также возрастом полового созревания пополнения, а последний регулируется через скорость роста. Возраст полового созревания, как правило, связан с продолжительностью жизни. Особи, созревшие раньше, как правило, менее долговечны. Самцы у большинства видов рыб созревают раньше и умирают в более молодом возрасте, чем самки. Непосредственные причины, вызывающие неравномерную убыль различных возрастных групп, могут быть весьма различными — это и воздействие хищников и эпизоотии, вызывающие гибель взрослых рыб или молоди. Наконец, в некоторых случаях изменения возрастного состава могут быть вызваны гибелью отдельных поколений в результате неблагоприятных изменений абиотических условий, приводящих к гибели отдельных возрастных групп во время зимовки.

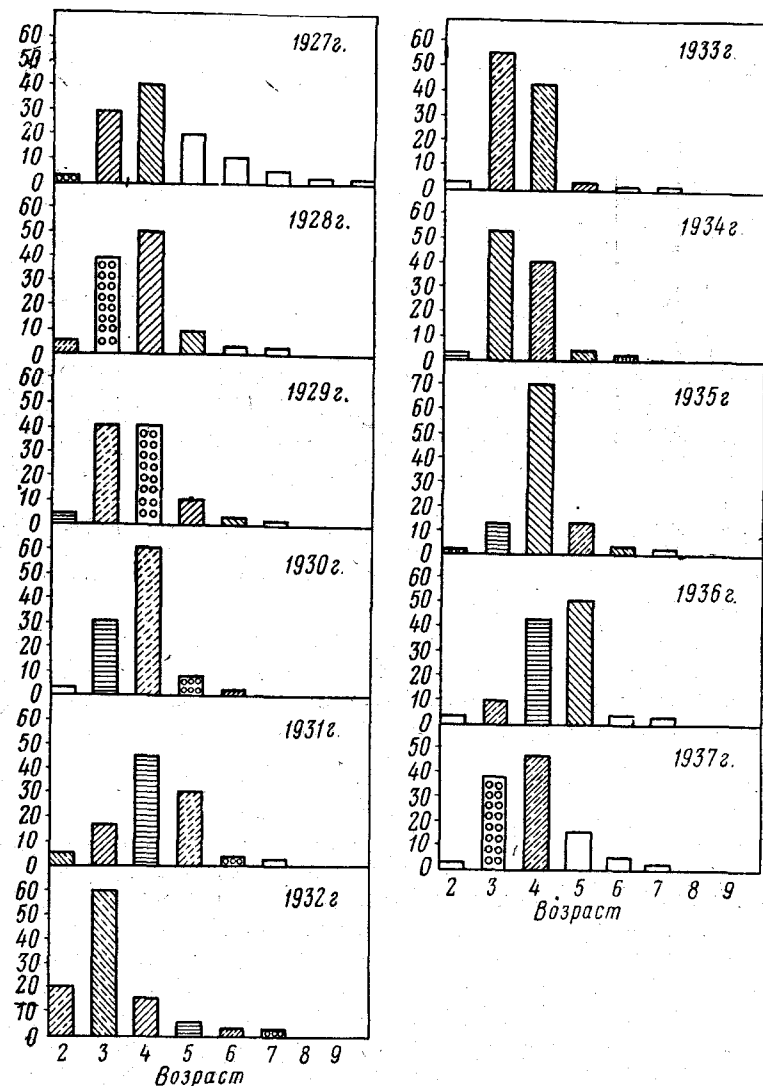


Рис. 106. Изменение возрастного состава воблы Северного Каспия в зависимости от урожайности отдельных поколений. Различные штриховки обозначают разные поколения (из Монастырского, 1940)

Мощным фактором, определяющим величину убыли популяции, а тем самым в какой-то степени и ее структуру, является вылов. Сам по себе неселективный вылов при облове нерестового стада не приводит, как это принималось раньше, к омоложению нерестового стада, если при этом сохраняется стабильное соотношение пополнения и остатка (Г. Никольский, 1961). Конечно, если вылов носит селективный характер и промысел выбирает старшие возрастные группы, то интенсификация его часто может приводить к омоложению популяции. Так, например, вылов леща Аральского моря крупнейшими сетями привел к значительному уменьшению среднего размера и возраста рыб в уловах. Наоборот, если производится интенсивный вылов молоди, что приводит к сокращению пополнения нерестового стада, то это может привести к увеличению среднего возраста рыб в нерестовом стаде.

Однако основная форма воздействия вылова на возрастной состав стада осуществляется через разреживание популяции и улучшение ее обеспеченности пищей, а тем самым ускорение роста особей, созревание в более молодом возрасте и сокращение продолжительности жизни в результате более раннего старения. Это явление имело место у сельди Северного моря (Никольский и Белянина, 1959), а также у камбал Баренцева и Северного морей (рис. 107). С другой стороны, запуск рыболовства может

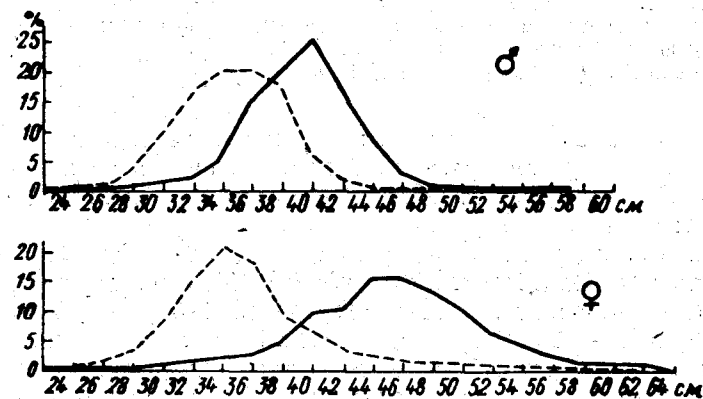


Рис. 107. Изменение размерного состава в уловах морской камбалы *Pleuronectes platessa* (L.). Сплошная линия — 1907 г.; пунктир — 1935 г. (из Милинского, 1938).

в ряде случаев приводить к увеличению процента старших возрастных групп в популяции, ее постарению, как это произошло с теми же камбалами Северного моря в годы второй мировой войны (рис. 108).

Наконец, при нарастающей интенсивности вылова может и без изменения темпа роста и возрастной структуры пополнения происходить омоложение нерестовой популяции за счет прогрессирующего увеличения величины пополнения по отношению к остатку.

Однако такое состояние не может продолжаться долго и приводит к перелову (см. ниже стр. 300).

ДИНАМИКА СТАДА РЫБЫ

Величина поголовья стада рыб не остается неизменной из года в год — она меняется, причем иногда в очень больших размерах.

О колебаниях величины стада рыбы мы обычно судим на основании изменений величины уловов как общего вылова или продукции данного вида или популяции, так и «улова на рыболовное усилие»¹.

Колебания величины поголовья стада рыб у разных видов носят различный характер и вызываются самыми разнообразными непосредственными причинами. Различной оказывается как частота колебаний величины стада, так и их амплитуда.

Так, например, величина уловов тихоокеанского палтуса — *Hippoglossus hippoglossus stenolepis* Schmidt — за период 1925—1947 гг. варьировала в 2 раза (Thompson, 1950), а у тихоокеанской сардины — *Sardinops sagax melanosticta* Schl. — за 1937—1957 гг. колебания уловов в наших водах были от нуля до млн. ц.

Хорошо известно, что у большинства стад горбуши — *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) — имеет место двухгодичная периодика уловов, а у атлантического лосося — *Salmo salar* L. — периодика уловов обычно 10—11 лет (Берг, 1935).

¹ «Улов на рыболовное усилие» («Catch per unit effort») — это может быть улов на час траления, улов на сетку при лове ставными сетями, на рейс промыслового судна или «на выгрузку», на зачет кошелькового невода, на ящик крючной снасти и т. п.

Этот показатель часто используется как при изучении миграций, так особенно при изучении динамики численности рыб.

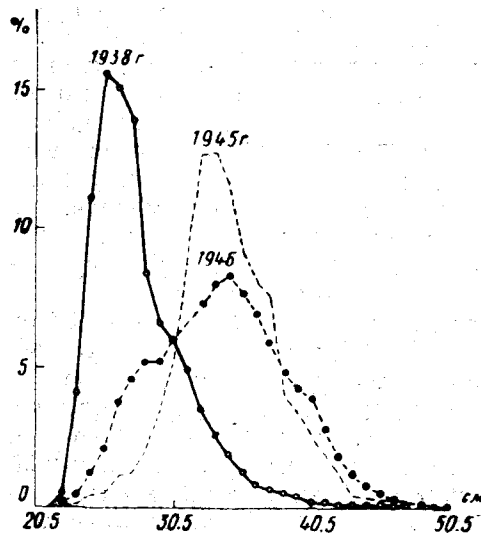


Рис. 108. Изменение размерного состава морской камбалы в Северном море в результате снижения интенсивности добычи во время второй мировой войны (из Margets and Holt, 1948)

Как указывалось выше, структура популяции (возрастной состав, соотношение пополнения и остатка в половозрелом стаде, возрастной состав впервые созревающих особей, плодовитость) в известных пределах специфична для вида, является его видовым свойством. Видовым приспособительным свойством является и весь тип динамики стада. «Динамика численности есть как бы фокус, в котором отражаются все особенности данного вида, это есть результирующая всей его экологии: размножения, питания, смертности, определяемых адаптациями данного вида» (С. А. Серверцов, 1941; Васнецов, 1953).

Общая максимальная величина стада рыбы в общем ограничивается величиной кормовых ресурсов. Хорошо известно, что «Рыбы может водиться только такое количество, какое может находить себе пропитание» (Бэр, 1854). Однако колебания величины стада определяются не только обеспеченностью пищей и меняются не только в зависимости от изменения кормовых ресурсов. Например, катастрофическое сокращение стад дальневосточных лососей в некоторых районах часто бывает связано с массовой гибелью на стадии икринки в результате промерзания грунта в суровые малоснежные зимы. Массовое перетирание льдом икры охотских стад сельди — *Clupea harengus pallasi* Val. — часто сильно сказывается на урожайности поколения. Колебания урожайности, т. е. мощности пополнения, отражаются на обеспеченности популяции пищей. При неизменной кормовой базе в случае появления мощного поколения обеспеченность популяции пищей ухудшается, а при появлении малочисленного поколения — наоборот, улучшается. В связи с этим у видов животных и растений вырабатывается свойство приспособительно отвечать на изменения обеспеченности пищей изменением интенсивности воспроизводства, т. е. у животных и растений вырабатываются приспособления к саморегуляции величины стада в соответствии с обеспеченностью пищей.

У рыб наиболее обычный механизм изменения величины пополнения в связи с изменением обеспеченности пищей следующий. Улучшение условий питания вызывает ускорение роста. Ускорение роста связано с более ранним наступлением половозрелости и часто, например, у дальневосточных лососей и др., с увеличением плодовитости одноразмерных рыб более молодого возраста. Тем самым при благоприятных условиях обеспечивается более быстрое пополнение стада.

Условия обеспеченности пищей родительского стада отражаются на жизнестойкости потомства. У более быстро растущих и жирных рыб оказывается больший размер икринок и больше жира в желтке икринки. Это отмечено у воблы и некоторых других видов рыб.

Таким образом, качественные изменения, происходящие в структуре популяции, находятся во взаимной связи с величиной

стада. Так, у амурской осенней кеты средний размер рыбы в улове, число возрастных групп в стаде, средний возраст полового созревания находятся в прямой связи с мощностью нерестового стада (табл. 21).

Таблица 21

Изменения величины стада амурской осенней кеты и структуры ее популяции (по Бирману, 1953)

Годы	Средняя длина рыбы (см)	Средний годовой улов в % к многолетнему среднему	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1923—28	74,6	84	8,2	65,1	23,7	3,0	—	—
1929—35	69,8	121	4,3	57,1	31,8	5,7	1,0	0,1
1937—41	64,2	118	1,1	61,8	27,8	8,6	0,6	0,1
1946—49	67,0	56	15,3	75,1	9,5	0,1	—	—

Естественно, однако, что регуляция пополнения через изменение роста и времени полового созревания может осуществляться популяцией лишь в определенных пределах. Сейчас нередко наблюдаются случаи, когда очень значительное разреживание популяции уже не сказывается на изменении темпа роста и времени полового созревания. Так, если до 1952 г. стадо осенней кеты Амура на изменение численности реагировало изменением темпа роста и времени полового созревания (табл. 21), то в настоящее время в результате интенсивного вылова стадо осенней кеты сократилось настолько, что изменения численности уже не отражаются на изменении обеспеченности пищей, росте и возрасте созревания (Крыхтин и Смирнов, 1962).

У некоторых видов рыб улучшение обеспеченности пищей может не вызывать ускорения роста (некоторые популяции океанической сельди) и связанного с этим ускорения созревания. Созревание наступает в том же возрасте, но усиленно питающиеся особи оказываются более жирными и плодовитыми.

Среди видов ряда групп рыб — окуневых *Percidae*, тресковых *Gadidae*, ушастых окуней *Centrarchidae* и некоторых других, при ухудшении условий питания более крупные особи переходят на питание мелкими особями того же вида. Этим способом достигается сокращение популяции в условиях низкой обеспеченности пищей. Так, например, у наваги — *Eleginus navaga* (L.) — в урожайные годы собственная молодь составляет иногда значительный процент от всей пищи. У японской скумбрии — *Pneumatophorus japonicus* Houtt. — в период нереста в Желтом море, по данным Чан Сяо-Вей, большую роль играет в пище собственная икра. В годы, когда нерестующее стадо малочисленно, икры в пище почти не встречается.

У некоторых видов рыб собственная молодь служит основной

пищей ежегодно. Это относится, в частности, к некоторым популяциям обыкновенного окуня — *Perca fluviatilis* L., у крупных особей которого, например, в ряде озер Западной Сибири, до 80% пищи составляют мелкие особи того же вида. У крупных особей балхашского окуня — *Perca schrenki* Kessl. — также собственная молодь составляет 70—80% от всей пищи (см. стр. 104). Естественно, что это поедание собственной молоди не есть какой-то сознательный акт, но массовое ее появление, особенно при недостатке другого корма, делает молодь наиболее доступной пищей для взрослых особей.

Таким образом, в настоящее время у рыб установлены следующие приспособления к саморегуляции численности при повышении обеспеченности пищей (Г. Никольский, 1953 б):

1. Увеличение скорости роста, более ранняя половозрелость, сокращение возрастного ряда впервые созревающих особей, увеличение плодовитости одноразмерных особей.

2. Увеличение жирности, увеличение плодовитости одноразмерных особей.

3. Уменьшение поедания собственной молоди.

4. Повышение жизнестойкости и уменьшение смертности личинок на первых этапах активного питания.

5. Повышение количества оплодотворенной икры у более молодых самок, позднее подходящих к нерестилищам.

6. Уменьшение амплитуды изменчивости размеров одновременно выметываемых икринок (запасов желтка) и амплитуды изменчивости размеров одновозрастных особей стада.

При уменьшении обеспеченности пищей наблюдается обратная картина:

1. Уменьшение скорости роста, более поздняя половозрелость, увеличение растянутости ряда впервые созревающих рыб, уменьшение плодовитости одноразмерных особей.

2. Уменьшение жирности и плодовитости одноразмерных особей.

3. Увеличение поедания собственной молоди.

4. Понижение жизнестойкости и снижение выживания личинок на первых этапах активного питания.

5. Снижение количества оплодотворенной икры у самок младших возрастов.

6. Увеличение амплитуды изменчивости размеров икры и амплитуды изменчивости размеров одновозрастных особей стада.

Естественно, конечно, что все эти приспособления к регуляции численности популяции могут дать эффект только при определенных условиях. Часто в результате неблагоприятных условий развития и при увеличении плодовитости популяции мы можем иметь низкий урожай и, наоборот, при низкой плодовитости популяции в благоприятной обстановке — высокий урожай молоди.

Таким образом, динамика численности и биомассы популяции есть результат взаимодействия условий жизни и видовых приспособительных свойств популяции.

Характер колебаний величины стада и уловов зависит не только от характера воздействия, но и в не меньшей мере от характера ответа популяции, определяемого ее приспособительными свойствами, в частности, ее структурой.

Изменения величины популяции есть результат изменения соотношения интенсивности пополнения и убыли.

О том, что величина уловов из года в год претерпевает изменения и что у многих видов рыб удается установить известную периодичность уловов, было известно еще давно. Впервые детально на этом вопросе остановились норвежские исследователи Гелланд Хансен и Нансен (Helland Hansen and Nansen, 1909), которые проследили, что периодические колебания уловов трески находятся в связи с температурой Гольфстрима. При этом, как было установлено впоследствии исследованиями А. Н. Державина (1922), Йенсена (Jensen, 1927), Л. С. Берга (1935) и др., для многих промысловых рыб уловы дают максимумы через 9—11 лет. Такая периодичность максимумов уловов установлена для рыб, самых различных по образу жизни — осетровых, сельдей, лососей, трески и др. Но, как это установлено, для лососей периоды максимальных уловов не всегда совпадают по всей области распространения. Так, по сравнению с Норвегией, в наших водах максимумы и минимумы уловов лососей часто опаздывают на год, но периодичность уловов и в Канаде и в СССР одна и та же, и разница во времени наступления максимумов уловов редко бывает больше года. Обычно же максимумы и минимумы совпадают по всей области распространения объекта промысла. Так, 1928 г. дал минимальные уловы лососей во всех промысловых районах.

Приведенные примеры периодических колебаний уловов связаны с общими климатическими причинами; формы влияния последних могут быть весьма различными, проявляясь через посредство изменения кормовой базы или условий нереста, зимовки и т. д. Однако в большинстве случаев колебания величины стада носят непериодический характер и определяются местными локальными причинами.

Количество отложенной и оплодотворенной икры зависит от числа производителей, прошедших на места размножения, от их плодовитости и качества отложенной ими икры.

Существенное значение имеет и количество оплодотворенных икринок. Ни у одного вида рыб не бывает, чтобы 100% отложенных икринок дали доживших до половозрелого состояния особей. Процент особей, доживших до взрослого состояния, у разных видов рыб (так называемый коэффициент промысло-

вого возврата) оказывается, как видно из приводимых цифр (см. стр. 198), весьма различным. Сильно он колеблется в разные годы и у одного и того же вида.

Кривая смертности для каждого вида в общих чертах специфична, правда, в настоящее время мы знаем, главным образом, часть этой кривой, приходящуюся на половозрелую часть стада, и судим о ней по соотношению возрастных групп в уловах отцеживающими орудиями. Как видно из приводимых выше цифр, у рыб, как и у большинства других животных, максимальная смертность приходится на неполовозрелых особей. У многих рыб основная гибель падает обычно на стадию икринки, так, у кеты — *Oncorhynchus keta* Wald. — в реке Иски гибель икры в гнезде была более 90%; то же часто наблюдается у леща — *Abramis brama* L. — в дельте Волги при смене ветров и попадании икры в выгоняемую из тростниковых зарослей так называемую «камышовую воду», бедную кислородом.

У очень многих рыб (сельди, хамсы и др.) наибольшая гибель приходится на момент перехода от пассивного питания (желтком) к активному. У многих амурских пелагофильных рыб основная гибель от выедания хищниками обычно приходится на время перехода от жизни в толще воды к жизни в прибрежной зоне.

Хищники являются существенной причиной убыли у очень многих рыб, причем лишь у сравнительно немногих (анчоусы, сельди, светящиеся анчоусы и др.) основная смертность в результате воздействия хищников приходится на половозрелых особей популяции.

Существенное воздействие на половозрелую часть стада многих видов рыб оказывает в настоящее время путем вылова человек. По своему воздействию на популяцию вида рыбы и вызываемому приспособительному ответу популяции вылов сходен с воздействием хищников, выедающих преимущественно взрослую часть стада. Для различных по структуре популяций допускается различная величина изъятия без нарушения воспроизводства стада. У рыб с коротким жизненным циклом и ранней половозрелостью можно изымать больший процент стада ежегодно, чем у рыб с многовозрастной структурой популяции и поздним половым созреванием. Так, например, у горбуши, популяция которой созревает на втором году, можно при мощном поколении вылавливать более 60% от всей нерестовой популяции. Кета, обладающая популяцией более сложной структуры и более поздним половым созреванием, допускает соответственно меньший процент изъятия (около 50%) от половозрелого стада (Neave, 1953). Для того, чтобы предсказывать величину возможного вылова, обычно пользуются данными урожая молоди (см. выше), анализом возрастного состава и темпа роста рыб.

Если темп роста рыб высокий, половозрелость наступает рано, уловы на рыболовное усилие и общие остаются относительно стабильными, а также кормовая база (учитываемая до начала периода нагула) более или менее стабильна, то план вылова может быть установлен на уровне прошлого года.

Если же темп роста рыб высокий, половозрелость ранняя, кормовая база значительная, а уловы падают, то необходимо предусмотреть снижение вылова и улучшение воспроизводства стада.

При замедлении темпа роста, поздней половозрелости, растянутости возрастного ряда впервые созревающих особей, значительном выедании кормовой базы, стабильности общего улова и возрастании улова на рыболовное усилие — возможно увеличение общего вылова.

Естественно, что подобная методика прогноза применима к рыбам, у которых рост особей ограничивается обеспеченностью пищей, так что при изменении численности темп роста меняется.

У тех же рыб, темп роста которых не меняется по годам (некоторые стада океанической сельди), основными критериями для прогнозирования возможного улова являются урожайность молоди отдельных лет, возрастная структура стада и улов на рыболовное усилие.

МИГРАЦИИ РЫБ

Миграции рыб, как и других животных, — это массовые, обычно активные, но иногда и пассивные перемещения из одного местообитания в другое. Рыбы перемещаются туда, где они находят условия, необходимые организму на той фазе жизненного цикла, которая наступит к концу миграции.

Миграции, как и другие видовые свойства, имеют приспособительное значение, обеспечивая благоприятные условия существования и воспроизводства популяции вида. Миграция представляет собой звено жизненного цикла, неразрывно связанное как с предыдущими, так и с последующими звеньями.

Миграционный цикл обычно состоит из

1) нерестовой миграции — т. е. перемещения рыбы от мест кормежки или зимовки к местам размножения — нерестилищам;

2) нагульной, или кормовой миграции — перемещения от мест размножения или зимовки к местам нагула и

3) зимовальной миграции — перемещения от мест размножения или нагула к местам зимовки.

Схематически миграционный цикл рыбы, да и многих других

животных, может быть представлен в следующем виде (рис. 109).

По характеру совершаемых миграций рыбы подразделяются на мигрирующих и оседлых. Лишь сравнительно немногие рыбы постоянно живут на одном и том же месте, не совершая закономерных более или менее длительных перемещений. К таким

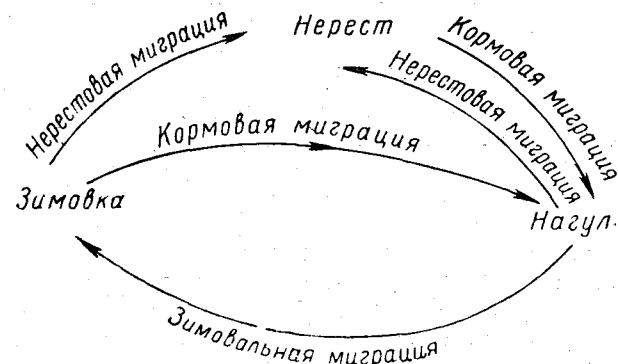


Рис. 109. Схема миграционного цикла различных рыб

рыбам относятся, например, некоторые бычки семейства Gobiidae, многие коралловые рыбы семейства Pomacentridae, Siganidae, Apogonidae и др. У большинства рыб миграции составляют необходимое звено их годового цикла жизни.

Не у всех рыб миграции выражены одинаково. У одних (как, например, многие сики) имеются только нерестовая и нагульная миграции, а зимовальная отсутствует. У других рыб, места размножения которых совпадают с местами нагула, как, например, у многих пескарей, имеется лишь зимовальная миграция, связанная с переходом по окончании периода нагула на более глубокие участки русла реки.

У одних видов миграции совершают только взрослые рыбы, достигшие половой зрелости, а молодь, скатившись от нерестилищ к местам нагула, живет здесь, не совершая значительных перемещений, как это имеет место, например, у многих лососей. У других рыб и молодь совершает столь же протяженные миграции, как и взрослая рыба. Это мы наблюдаем, например, у бражниковской сельди — *Caspialosa brashnikovi* (Borodin), у которой и молодь и взрослые рыбы идут с мест зимовки из Южного Каспия в Северный Каспий, где располагаются места размножения и нагула этой рыбы.

Первый тип миграционного цикла, свойственный многим лососевым и другим видам рыб, имеет место в том случае, когда

станция размножения и станция нагула находятся в разных местах, а станция зимовки и нагула совпадают.

Второй тип миграционного цикла характерен для тех рыб, у которых совпадают места размножения и нагула.

Поскольку миграция — это звено жизненного цикла, неразрывно связанное с предыдущими и последующими звеньями, то естественно, что рыба начинает миграцию достигнув определенного состояния, т. е. будучи подготовлена к ней.

Так, у большинства рыб начало нерестовой миграции связано обычно с достижением определенной стадии зрелости половых продуктов и проявлением определенной гормональной активности железами внутренней секреции. При этом у рыбы меняется характер реакции на внешние воздействия, т. е. появляется новый натуральный раздражитель, являющийся сигналом для начала миграции.

Начало зимовальной миграции у большинства рыб связано с достижением определенной упитанности и жирности, обеспечивающих успешную зимовку рыбы. Подготовленный к зимовке аральский лещ имеет коэффициент упитанности около 3,0 (по Фультону) и высокий процент жира в мясе. Подготовленная к зимовальной миграции азовская хамса имеет коэффициент упитанности в среднем — 1,00 (Лебедев, 1940). Подготовленность к миграции еще не означает, что рыба сразу же начнет мигрировать. Миграция начинается лишь при определенных условиях. Худой лещ и худая хамса не начинают зимовальной миграции даже при резком снижении температуры воды. Но для подготовленных к зимовке леща и хамсы резкий перепад температуры становится натуральным раздражителем — сигналом, вызывающим начало зимовальной миграции. Так, по данным Г. Е. Шульмана (1959), хамса, имеющая до 14% жира, не мигрирует при любом перепаде температуры. При жирности 14—17% для начала миграции необходим перепад температуры 9—14°, и ход бывает растянутый и недружный. При достижении жирности 22% хамса начинает мигрировать при любом перепаде температуры, и ход бывает дружный.

Таким образом, начало миграции зависит как от состояния самой рыбы, так и от изменения окружающих условий. Срок начала миграции вырабатывается как приспособление, обеспечивающее благоприятные условия и для самой рыбы (в случае зимовальной и нагульной миграции) и для ее будущего потомства в случае нерестовой миграции.

Нерестовая, нагульная и зимовальная миграции находятся во взаимной связи, они подготовляются предыдущими звеньями жизненного цикла и сами обеспечивают дальнейшую жизнь рыбы. Как отмечалось, переход в миграционное состояние всегда связан с определенным состоянием рыбы — ее упитанностью, жирностью, развитием половых желез и т. д.

Наряду с миграциями, являющимися звеном жизненного цикла рыбы, многие рыбы совершают массовые перемещения, которые происходят при разном биологическом состоянии рыбы и носят чаще всего защитный характер. Примерами подобного рода перемещений могут служить отходы рыбы из прибрежной зоны во время волнения, отход рыбы из озер и заливов во время падения уровня воды в реках и др.

Большинство рыб совершают миграции, активно двигаясь в том направлении, в котором лежит их миграционный путь, и, следовательно, затрачивая на миграции энергетические вещества, накопленные в их теле. Но у многих рыб наряду с активными имеют место и пассивные миграции, когда рыба или наиболее часто ее пелагическая икра пассивно переносятся на весьма значительные расстояния. При этом организм не расходует энергии на движение, ибо оно осуществляется вместе с перемещением водных масс — течениями. Во многих случаях часть миграционного пути преодолевается путем пассивной миграции, а часть — активно, как это имеет место, например, у личинок обыкновенного угря при их миграциях от берегов Центральной Америки к берегам Европы. Сначала этот путь совершается пассивно вместе с водами Атлантического течения, а при приближении к берегам угорьки начинают уже активно мигрировать в реки.

Каковы же те причины, которые привели у различных групп рыб к выработке столь сложного биологического явления, какое представляет миграция? Несомненно, что миграция есть приспособление, обеспечивающее существование вида. Допустим, например, что все лососи, которые входят для икрометания в ту или иную реку, остались бы в ней на кормежку, а не ушли бы для нагула в море — несомненно, что очень скоро кормовые ресурсы реки были бы исчерпаны, и поголовье стада должно было бы сократиться. Естественно, что самки, расходующие большое количество энергии на развитие икры и обычно бывающие у проходных рыб больших размеров, чем самцы, для обеспечения как собственного существования, так и развития икры, больше чем самцы нуждаются в усиленном питании. Это питание в достаточном количестве они могут получить только в море. Действительно, в природе мы наблюдаем, что у многих рыб самцы или часть самцов постоянно живут в реке, а самки ведут проходной образ жизни. Это явление зарегистрировано у лосося, усаца и некоторых других рыб.

Но у нас естественно, возникает вопрос, почему тогда проходные рыбы, находящиеся в море более благоприятные условия для питания, не переселились полностью в море, как это произошло с рядом ныне живущих в море генеративно-пресноводных рыб, а сохранили свои места размножения в пресной воде?

Как известно, большинство морских рыб, откладывающих донную икру, ее охраняют (Крыжановский, 1948, 1949). В противном случае икру очень быстро нацело съедали бы разные хищники. Следовательно, при переносе нерестилищ в море проходным рыбам пришлось бы охранять икру, так как иначе она была бы съедена. Почти все проходные рыбы (кроме миног и сельдей) как крупные животные, имеющие значительный охотничий район и совершающие большие кормовые перемещения, вынуждены были бы при охране икры в течение длительного инкубационного периода часто голодать, а то и гибнуть от голода до окончания периода охраны икры, оставляя ее беззащитной. В реках же и без активной охраны развивающаяся икра подвергается значительно меньшим опасностям, чем в море. Закапывать в море икру в грунт, как это делают лососевые в реках, очевидно нельзя из-за неблагоприятного кислородного режима грунтов значительных глубин и постоянной подвижности гальки прибрежной зоны.

Таким образом, переход на кормежку в море позволяет виду значительно увеличить свое поголовье за счет часто огромных кормовых ресурсов морских водоемов, а размножение в реке обеспечивает большее выживание молоди (Васнецов, 1953). Прирост поголовья стада ограничивается, однако, и величиной нерестовых площадей. Как указывает И. И. Кузнецов (1928), с увеличением концентрации гнезд на нерестилищах лососевых (свыше одного гнезда на 2 м^2), резко возрастает процент гибнущей в гнездах икры, что лимитирует величину поголовья стада. Площадь, пригодная для нерестилищ в реках, далеко не безгранична, а часто бывает и очень незначительной.

Следовательно, у проходных генеративно-пресноводных рыб основной причиной возникновения миграционного цикла является недостаточная обеспеченность кормом в реках.

Для генеративно-морских рыб, ведущих проходной образ жизни, возникновение миграции также объясняется сходными причинами: поскольку условия развития икры в реках более благоприятны, чем в море, постольку рыбы приспособились к нересту в текущих водах. Перейти же полностью к жизни в реке такие морские рыбы, как, например, сельди — преимущественно планктоноядные рыбы, не смогли из-за недостаточности в реках планктона, хотя размеры проходных генеративно-морских рыб обычно меньше, чем генеративно-пресноводных. Такие же генеративно-морские рыбы, как налим, питающиеся рыбой, нашли для себя в реках достаточно корма и смогли полностью переселиться в текущую воду, однако численность их стада незначительна.

У морских и пресноводных рыб причина возникновения миграционного цикла та же, что и у проходных, так как ни одно стадо мигрирующих рыб не смогло бы прокормиться в районе

своих нерестилищ и вынуждено было бы или сократить поголовье или расширить свой кормовой ареал. Последнее обстоятельство приводит к возникновению миграции от нерестилищ к местам нагула и обратно.

Естественно, что миграция, как и любое другое видовое приспособительное свойство, вырабатывается в процессе эволюции. Среди рыб как и у большинства других животных, мы имеем примеры видов, у которых нерестовый, нагульный и зимовальный ареалы совпадают, видов, у которых они разорваны лишь частично и, наконец, видов, у которых нерестовый, нагульный и зимовальный ареалы находятся на весьма значительном расстоянии, иногда на тысячи километров друг от друга.

То, что миграция есть приспособление к увеличению численности вида, хорошо иллюстрируется тем, что среди близких видов или форм одного и того же вида значительно большей численностью обладают мигрирующие формы по сравнению с формами, постоянно живущими в одном месте. Примером этому могут служить формы бражниковской сельди — *Caspialosa brashnikovi* (Borodin) — в Каспийском море, среди которых наибольшей численностью обладает совершающая значительные миграции из Южного в Северный Каспий долгинка — *Caspialosa brashnikovi* typ. Сходную картину мы наблюдаем и у океанической сельди — *Clupea harengus* L., среди форм которой наибольшей численностью обладают норвежская и сахалино-хоккейдская сельди, совершающие наиболее значительные миграции, что обеспечивает им большой кормовой ареал (Световидов, 1953 а).

Если причины возникновения миграционного цикла, как мы видим, у большинства рыб более или менее сходны, то обстоятельства, при которых миграции возникают, могут очень сильно различаться. У многих рыб (лососи, сиги) переход к проходному образу жизни оказался облегченным в результате опреснения, которое произошло в Северном полушарии в межледниковые эпохи, когда огромные массы талых вод значительно снизили соленость прилегающих участков морей. Возможно, что приуроченность большинства проходных видов рыб к умеренным и высоким широтам северного полушария связаны с тем опреснением морей, какое имело место здесь в конце третичного периода и в четвертичное время (Зенкевич, 1933).

Однако наличие проходных рыб в субтропиках, тропиках и экваториальной зоне указывает на то, что опреснение само по себе не явилось причиной становления проходного образа жизни. Переход морских или речных рыб к проходному образу жизни мог выработаться и при относительно стабильном режиме стока рек, в которые для размножения входят проходные рыбы.

Протяженность и характер миграционного пути теснейшим образом связаны со строением и состоянием мигрирующей рыбы. Более крупные, сильные и жирные рыбы способны преодолевать

более далекое расстояние и двигаться длительное время против быстрого течения. Эта закономерность наблюдается как у разных видов, так и у форм одного и того же вида. Среди каспийских сельдей наибольшими размерами и жирностью обладает бешенка, или черноспинка — *Caspialosa kessleri* Grimm, совершающая наиболее длительные миграции вверх по рекам, а наименее упитанны сельди, вообще не входящие в реки (табл. 22).

Таблица 22
Процент жира в тканях тела и протяженность
миграционного пути по Волге различных видов
каспийских сельдей

(данные для моря перед нерестовой миграцией рыб)

Название рыбы	% жира	Максимальная длина пути по реке (км)
Черноспинка	16,0	1000
Волжская сельдь	8,71	ок. 500
Каспийский пузанок . . .	7,48	ок. 100
Большеглазый пузанок	5,61	0

То же самое наблюдается и у разных форм одного и того же вида. Так, например, осенняя кета — *Oncorhynchus keta* infsp. *autumnalis* — имеет средние размеры самцов — 75 см и самок — 72 см, а жирность на устьях Амура — около 10—11%. Она поднимается по Амуру более чем на 1500 км. Летняя кета *O. keta* тур. мельче по размерам (у нее в среднем самцы имеют 61 см длины, а самки — 58 см) и, соответственно, менее жирна. Она имеет на устьях 8—9% жира в мясе и поднимается на 400—500 км. То, что рыбы возвращаются для нереста обычно в реку, где они родились, объясняется в значительной мере тем, что их биологические показатели жирности, упитанности обеспечивают им успешное достижение мест нереста, компенсируя расход энергии, необходимый для достижения мест размножения.

Совершая передвижения иногда на многие тысячи километров, рыбы успешно находят свой путь в море к устьям нерестовых рек или от нерестилищ к местам нагула при помощи своих органов чувств. По-видимому, в очень многих случаях рыбы движутся в море, ориентируясь на течение. Это, например, имеет место у трески и океанической сельди в восточной части Северной Атлантики, где они при нерестовой миграции движутся против струй Атлантического течения. Кета, идущая для нереста в Амур, войдя в Охотское море, движется, ориентируясь на Амурское течение.

Однако мы еще точно не знаем, каким образом рыбы в открытом море находят свой миграционный путь. Все имеющиеся

в этом отношении предположения носят в значительной степени предварительный характер.

Несомненно, что многие рыбы при миграциях ориентируются на береговую линию и рельеф дна. При вертикальных миграциях несомненно важную роль как ориентир играет свет.

Почти все рыбы совершают миграции стаями. Причем обычно мигрирующие стаи подбираются из рыб, близких по размерам и биологическому состоянию. В мигрирующих стаях у рыбы отсутствуют постоянные вожаки. Идущие впереди рыбы через некоторое время отходят назад и заменяются другими. Это подтверждается данными эксперимента с косячками трески, сайды и сельди, проведенного Д. В. Радаковым на Мурманской биологической станции.

Мигрирующая стая рыб имеет обычно определенную форму, которая обеспечивает наиболее благоприятные гидродинамические условия для движения (Шулейкин, 1953). Приспособительное миграционное значение стаи (см. выше стр. 101) заключается не только в обеспечении более благоприятных гидродинамических условий для движения, но и в облегчении ориентировки во время миграции. Величина мигрирующей стаи у разных видов рыб бывает также различной, что несомненно стоит в связи с необходимостью обеспечения наиболее благоприятных условий для миграции.

Основные общие данные о характере миграций рыб, их путях и сроках получались и получаются путем непосредственного наблюдения за перемещением рыб и сопутствующих им организмов (киты, ластоногие, птицы), а также путем анализа величины и состава промысловых уловов.

Анализ промысловых уловов, их общей величины, видового и размерного состава, сочетаемый с анализом уловов исследовательскими орудиями, и по настоящее время является важнейшим способом исследования общей картины миграций.

Увеличение уловов как общих, так и на одно орудие или на одно «рыболовное усилие» указывает на подход рыбы к данному месту, наоборот, падение уловов обычно указывает на уход рыбы из района лова. Однако надо иметь в виду, что падение уловов может быть связано не только с уменьшением количества рыбы в зоне лова, но и с изменением поведения рыбы — например, кормящаяся рыба часто хуже, чем мигрирующая, ловится объячеивающими орудиями. Изменение уловов может зависеть и от изменения обстановки: освещенности, волнения, атмосферного давления и т. п. Все это необходимо учитывать при использовании данных промысловых уловов для изучения миграций рыб.

Основным способом изучения миграций рыб служит мечение. Путем мечения удается установить путь передвижения конкретных особей данного вида рыбы и отдельных косяков и стай,

а во многих случаях определить и скорость движения рыбы. Исследование вторично пойманных меченых рыб дает возможность разрешить и ряд других вопросов; приближенно определить процент вылова от всей популяции, изучить более точно темп роста и т. д.

Для мечения употребляются обычно различного типа метки (рис. 110, 111), которые прикрепляются или к жаберной крыш-

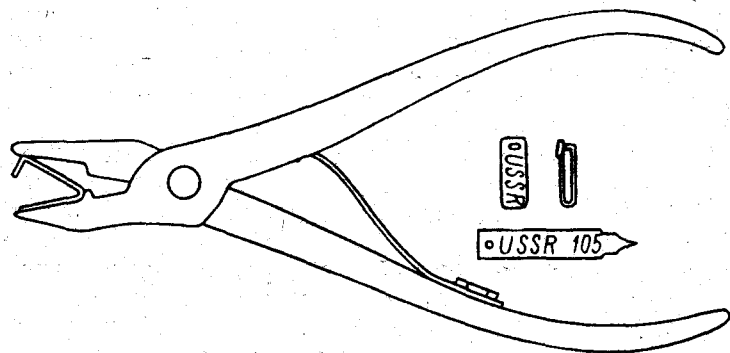


Рис. 110. Метка Гильберта и щипцы для мечения

ке, как например скобочная метка Гильберта (см. рис. 110), или к основанию спинного плавника, как метка Петерсена (см. рис. 111, 1), состоящая из двух круглых эбонитовых или целлулоидных пластинок, соединяемых проволокой. Метка Петерсе-

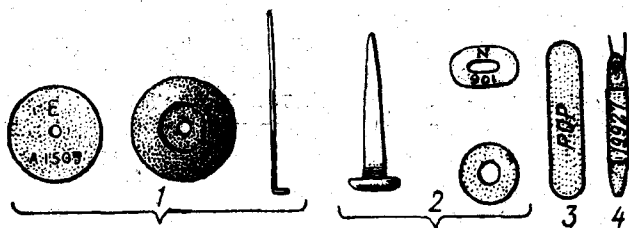


Рис. 111. Метки различного типа (слева направо):

1 — метка Петерсена; 2 — метка для лососей; 3 — внутренняя метка для сельдевых; 4 — гидростатическая метка Леа

на употребляется для мечения камбал. Для мечения трески сейчас в Северной Атлантике широко используется гидростатическая метка Э. Леа (см. рис. 111, 4), представляющая собою герметически закрывающийся целлулоидный цилиндр, в который вкладывается записка с соответствующим текстом. Метки

прикрепляются при помощи специальных щипцов (метка Гильберта), либо при помощи шила или иглы.

Для мечения, главным образом сельдевых, часто употребляют внутренние металлические метки (см. рис. 111, 3). Эти метки изготавливаются в виде пластинки. При помощи специального прибора — «пистолета для мечения», они вводятся в брюшную полость рыбы. Металлические внутренние метки обнаруживаются специальными электромагнитами на утилизационных заводах, где рыб перерабатывают на жир и кормовую муку. Электромагниты или другие детекторные установки помещаются обычно на транспортерах рыбообрабатывающих предприятий (Караваев, 1958).

Все перечисленные и многие другие типы меток имеют номера и служат для индивидуального мечения рыб. Для глубоководных рыб (морской окунь — *Sebastes* и др.), которые, будучи вынуты на поверхность, погибают, Котхауз применил мечение с помощью отрывающихся нумерованных ярусных крючков. Рыба, хватая наживленный крючок, обрывает его и таким образом оказывается помеченной.

Современные методы мечения еще далеко не совершенны и не обеспечивают стопроцентного возврата меток от пойманных рыб. Много меток теряется рыбами, а часто метки остаются и незамеченными при поимке. К тому же мечение вызывает изменение поведения рыбы, и поимка меченой рыбы часто дает искаженные данные о скорости ее движения и миграционном пути. Количество потерянных рыбами меток очень сильно зависит также от того, в какой период годового цикла рыба помечена. Рыбы, находящиеся в активном состоянии — нерестующие, мигрирующие теряют больше меток, чем рыбы, помеченные в предзимовочное время или в период зимовки. Основная масса меток теряется в первые дни после мечения (Фортунова и Чугунова, 1960).

Однако, несмотря на эти недочеты, путем индивидуального мечения удастся получить весьма важные данные и выяснить ряд сторон образа жизни рыб. Применяя мечение в широком масштабе, необходимо продолжать работу по совершенствованию методики мечения.

Наряду с индивидуальным широко применяется и групповое мечение. Групповое мечение рассчитано на изучение перемещений групп рыб обычно в течение короткого времени. Групповое мечение производят либо путем окраски и клеймения рыб, либо путем обрезания части плавников или куска жаберной крышки, вылушивания части жучек у осетровых, мечения радиоактивными изотопами и т. п. Применяется и «биологическое мечение», когда рыбу или косяк вторично опознают по соответствующим биологическим показателям, физиологическому состоянию, наличию специфических паразитов и т. д. Подробно мето-

дика и организация мечения рыб изложена Г. А. Караваевым в Инструкции по мечению рыб, изданной Всесоюзным ин-том Морского рыбного хозяйства и океанографии в 1958 г.

Существенное значение для изучения миграций и распределения рыб имеет использование гидроакустических приборов. При помощи гидроакустики сейчас удается обнаружить скопления рыб и наблюдать за их перемещением. Сочетая гидроакустические наблюдения с обловами (а часто и без обловов), удается устанавливать и видовую принадлежность «записанного» скопления.

Знание сроков миграции, миграционных путей рыб и их закономерностей, которым подчиняются миграции, имеет важное практическое значение. Во время миграций большинство рыб образует более или менее значительные стаи — следовательно, лов их становится более успешным и экономически более выгодным. Как указывалось, движущаяся мигрирующая рыба обычно лучше улавливается обьечаивающими орудиями лова (плавные и ставные сети), чем малоподвижная нагуливающаяся или зимующая.

Во время миграции рыбы, особенно проходные, часто в огромных массах концентрируются на сравнительно небольших и легко поддающихся облову участках, например в устьях рек, что делает их легко доступными для вылова. К моменту начала зимовальной и нерестовой миграции рыбы обычно оказываются наиболее жирными и упитанными, т. е. товарно наиболее ценными, что делает их вылов именно в это время гораздо рентабельнее.

Знание закономерностей, которым подчиняются миграции, позволяет правильно прогнозировать сроки и пути миграций, а также места концентраций промысловых рыб. Это обеспечивает большую эффективность лова и меньшую затрату времени на ожидание подхода рыбы к местам промысла. Для составления прогноза миграции, или так называемого краткосрочного прогноза, необходимо иметь данные о биологическом состоянии рыбы (упитанность, жирность, состояние половых продуктов, интенсивность питания) и темпе его изменения. На основе анализа этих данных, а также данных о кормовой базе и условиях нагула или зимовки, дается прогноз времени, когда рыба достигнет состояния готовности к миграции. Знание же прогноза гидрометеорологической обстановки позволяет установить, когда появится тот «сигнал» (падение или подъем температуры, определенная освещенность и т. д.), который является натуральным раздражителем, вызывающим у «подготовленной» к миграции рыбы ответную реакцию в виде миграции. Сначала дается более общий прогноз, который постепенно уточняется.

На большинстве промысловых водоемов нашей страны имеются специальные службы промысловой разведки рыбы, обе-

спечивающие составление краткосрочных прогнозов и наводку промысловых судов на скопления объектов промысла. В задачу промысловой разведки входит также обобщение данных по распределению рыб, получаемых промысловыми судами в целях совершенствования и уточнения даваемых прогнозов (Марти, 1948). Промысловая разведка ведет свою работу в тесном контакте со службой прогнозов погоды, обеспечивающей промысловую разведку необходимыми гидрометеорологическими данными.

Нерестовые миграции

Нерестовые миграции — это перемещения от мест зимовки или нагула к местам икрометания. Они вырабатываются как приспособления для обеспечения наиболее благоприятных условий развития икры и молоди, в частности, как защита ранних стадий от хищников (Васнецов, 1953 в).

Многие проходные рыбы и круглоротые кормятся в море, а для размножения входят в реки, совершая анадромные миграции. Анадромные миграции свойственны миногам, осетровым, лососевым, некоторым сельдям, карповым и др. Часть проходных рыб кормится в реках, а для икрометания уходит в море, совершая катадромные миграции — таков угорь и др.

Миграция может происходить против течения — контранатанная миграция, или по течению — денатантная миграция. У некоторых рыб нерестовая миграция бывает частью контранатантной, частью денатантной.

Морские рыбы также совершают нерестовые миграции, перемещаясь с глубин к берегам, или наоборот. Многие из них совершают довольно значительные переходы на места икрометания, иногда за тысячу и более километров. Некоторые морские рыбы, обычно живущие на глубинах, поднимаются, для размножения в поверхностные слои воды, другие же, наоборот, из поверхностных слоев опускаются в более глубокие.

Время года, когда рыба совершает нерестовую миграцию, обычно непосредственно предшествует времени икрометания. Лишь у сравнительно небольшой группы рыб (некоторые осетровые, лососи и карповые) нерестовая миграция превращается в зимовальную: рыбы подходят в район нерестилищ, где зимуют, и уже на следующий год нерестуют (см. ниже). Таким образом, у разных проходных рыб начало захода в реку приходится на разное время года и зависит, в первую очередь, от времени икрометания и от того, будет ли рыба метать икру в том же году или будет зимовать в реке и нереститься уже на следующий год.

У многих рыб, как, например, некоторые осетровые, благородный лосось — *Salmo salar* L. — и др. имеются озимые и яровые расы, отличающиеся по срокам захода в реки. Так, лосось,

входящий в реки Белого моря, представлен двумя формами: одна входит в них осенью, имеет слабо развитые половые продукты и мечет икру на следующий год; другая входит в реку летом, имеет хорошо развитые половые продукты и мечет икру в том же году.

Образование у рыб внутривидовых группировок, отличающихся временем захода в реку, протяженностью миграционного пути по реке и местами, а иногда и характером нерестилищ, является важным приспособлением, обеспечивающим рыбе более полное освоение пригодных для размножения мест в реке. Если нерестилища располагаются высоко вверх по реке и за один сезон рыбы их достичь не могут, то в такую реку обычно входят озимые формы, которые значительную часть пути преодолевают как зимовальную миграцию, зимуют в реке и нерестуют уже на следующий год. Если нерестилища располагаются недалеко от моря, то в такую реку входят преимущественно яровые формы, которые нерестуют в том же году. Так, в Печору, где основные нерестилища расположены высоко вверх по реке, заходит главным образом, озимая — осенняя крупная семга, в реки же Кольского полуострова, где расстояние до нерестилищ сравнительно невелико, входит преимущественно яровая форма семги (Берг, 1937, 1953; Гербильский, 1953; Г. Никольский, 1953 а и др.).

Как указывалось, сроки начала нерестовой миграции у разных рыб весьма различны. Многие сиги начинают нерестовую миграцию осенью, большинство карповых — весной. Наблюдается также большое разнообразие в отношении высоты подъема вверх по реке. Протяженность миграции по реке варьирует от нескольких километров до нескольких тысяч километров. Миноги поднимаются на различные расстояния: невская минога — *Lampetra fluviatilis* (L.) высоко по реке не идет, каспийская же минога — *Caspiomyzon wagneri* (Kessl.), наоборот, поднималась по Волге до строительства гидростанций, иногда выше устья Камы. Осетровые (шип, осетр, севрюга и белуга) могут подниматься по реке на тысячу и более километров, доходя до мест с галечниковым дном, где они откладывают икру. Но тот же осетр в Сефидруде и Тереке не поднимается и на сотню километров от устья. Высота подъема осетра по реке зависит от наличия удобных для икрометания мест. Проходные лососевые также поднимаются по рекам очень высоко: так, нерка — *Oncorhynchus nerka* Walb. — в реке Юкон поднимается вверх на 3600 км, идя, как установлено путем поимки меченых рыб, со скоростью 30—40 км в сутки, а кета в Амуре идет даже со скоростью 50 км в сутки. Дальневосточные лососи и многие другие проходные рыбы преодолевают по пути различные препятствия: водопады, мелкие перекаты и т. п. Европейские лососи тоже поднимаются высоко в реки: так, по Печоре лосось доходит почти

до верховья. Некоторые сельди для икрометания идут в реку, например, черноспинка *Caspialosa kessleri* Grimm по Волге поднималась почти до устья Камы; ниже поднимается волжская сельдь.

Среди карповых не так много проходных рыб. В нашей фауне это вырезуб — *Rutilus frisii* Nordm., аральский усач — *Barbus brachycephalus* Kessl., красноперка-угай — *Leuciscus brandti*

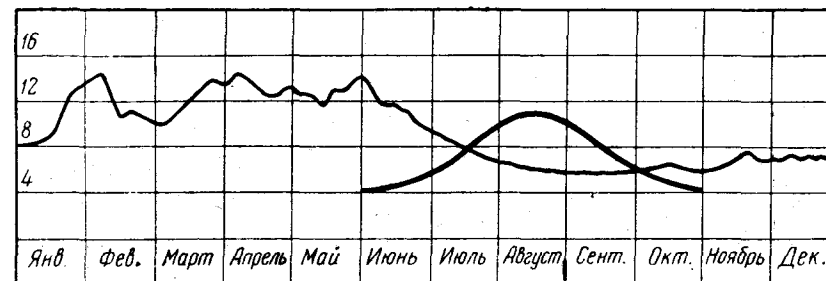


Рис. 112. Ход чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walb.) в р. Клямас и изменение уровня этой реки (из Snyder, 1931)

Дуб. и некоторые другие. Вырезуб входил в Днепр, где поднимался выше Днепровских порогов. Его каспийский подвид кутум поднимался по Куру до Мингечаура. Усач чанари — *Barbus capito* Güld. — входит в Куру и поднимается по ней до Арагвы; Аральский усач идет по Аму-Дарье более чем на тысячу километров и доходит до устья Пянджа.

Ход вверх по реке требует от рыбы затраты огромного количества энергии. Чем быстрее течение реки, тем труднее рыбе преодолевать его. Поэтому естественно, что ход рыбы в реке находится в определенной связи с ходом паводковых вод. В море паводковые воды, усиливающие влияние пресных вод перед устьем реки, способствуют ориентации рыбы на устье. В самой же реке паводок, усиливая течение, затрудняет движение рыбы. В связи с этим у многих рыб ход в реку наступает по окончании паводка (дальневосточные лососевые, аральский усач и др.) (рис. 112, 113).

Большинство рыб во время миграции по реке обычно прекращает питание или питается менее интенсивно, чем в море, а огромная затрата энергии, естественно, требует расхода накопленных во время кормежки в море питательных веществ. Вот почему у большинства проходных рыб по мере движения их вверх по реке наблюдается сильное истощение.

Белорыбица при входе в Волгу имеет 21% жира (Астрахань), а на местах нереста (Уфа) процент жира уменьшается до 2%. Аральский усач на местах нагула в море имеет на внут-

ренностях до 15% жира — на местах же нереста количество жира снижается до 1—2%. У покатных особей жира на внутренних органах совершенно нет.

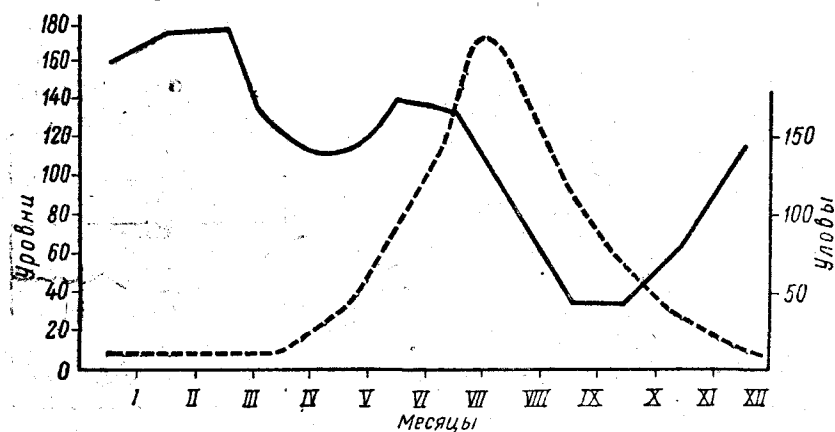


Рис. 113. Ход аральского усача *Barbus brachycephalus* Kessl. (пунктир) и изменение уровня воды в Сыр-Дарье у Казалинска (сплошная линия)

Процент содержания жира в теле кеты, по мере движения вверх по Амуру, изменяется следующим образом:

Расстояние от моря	0 км	221	407	570	729	1,193
Процент жира у самцов	9,19	9,14	8,26	5,72	4,47	3,39
Процент жира у самок	11,28	10,85	7,70	6,58	5,90	3,04

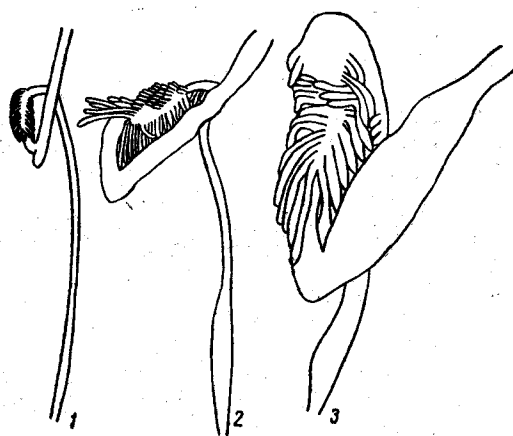


Рис. 114. Изменение кишечника чавычи по мере хода в реку:
1 — на нерестилищах; 2 — в начале хода; 3 — на устье (из Scheuring, 1929)

В связи с изменением характера осморегуляции и прекращением питания в реке у проходных рыб происходит весьма сильное изменение в величине кишечного тракта. Особенно резко это выражено у лососевых. Так, у чавычи — *Oncorhynchus tshawytscha* Walb. (рис. 114) — на местах икрометания кишечник имеет вид тонкой нити с очень слабо развитыми пилорическими придатками. Изменяется и характер действия

ферментов кишечника, которые у лососевых теряют способность расщеплять белки.

Энергия, которую расходуют проходные рыбы для того, чтобы достичь нерестилищ, весьма велика. Так, у самцов кеты расход энергии на килограмм живой массы равен 25 810 кал¹, а у самок — 28 390 кал. В связи с переходом из морской воды в пресную у проходных рыб меняется осмотическое давление и, следовательно, температура замерзания крови. У чавычи температура замерзания крови в море равна — 0,762°, в опресненных предустьевых участках — 0,737°, а на нерестилищах до — 0,628° (Greene, 1904). То, что осмотическое давление крови рыбы находится в тесной зависимости от солености воды и изменяется в зависимости от изменения последней, подтверждается наблюдениями над каспийским пузанком *Caspialosa caspia* (табл. 23).

Таблица 23
Изменение солености (температуры замерзания) воды и температуры замерзания крови пузанка *Caspialosa caspia*

	Открытое море	Опресненный район	Устье	Река	Нерестилища
Вода	—0,121	—0,040	—0,018	—0,015	—0,000
Кровь	—0,792	—0,747	—0,731	—0,697	—0,666

При переходе из соленой воды у проходных рыб меняется и характер содержащихся в тканях витаминов. Так, по данным Волда (Wald, 1938), содержащаяся в тканях глаза проходных рыб в море форма витамина А — А₁ при переходе из соленой воды в пресную заменяется формой А₂.

Как видно из изложенного, изменения, происходящие в организме проходной рыбы во время нерестовой миграции, чрезвычайно велики. Организм рыбы претерпевает приспособительную перестройку, переходя от одних внешних условий к другим.

Значительно реже среди проходных рыб наблюдаются примеры катадромных миграций, когда река служит рыбе местом кормежки, а море — местом икрометания. Наиболее сложны нерестовые катадромные миграции у американского и, особенно, европейского угря. Европейский угорь по достижении половозрелости (на 9—12-м году жизни, а иногда и позже) начинает уходить из рек, где он кормился и рос, в море. Ход угря вниз по реке малозаметен, так как совершается обычно ночью. В море угорь движется от берегов Европы к берегам Центральной Америки, где на больших глубинах находятся места

¹ Во введенной в СССР с 1963 г. Международной системе единиц СИ за единицу количества принимается джоуль: 1 кал = 4,18 дж.

его размножения. Так же, как и другие проходные рыбы, угорь за время путешествия от мест кормежки в реках Европы до мест размножения у берегов Америки претерпевает весьма сильные изменения, которые, к сожалению, еще недостаточно хорошо изучены. К моменту выхода в море у угря увеличиваются глаза — они становятся иногда в 4 раза больше, чем у рыб в пресной воде. Одновременно заостряется рыло и изменяется окраска — спина становится темнее, а брюхо из желтого делается серебристым. Начинает угорь миграцию упитанным, но за время пути, в результате расхода огромного количества энергии, он сильно худеет. Мигрирующий угорь не питается, и кишечник его сильно дегенерирует. При переходе из реки в море у угря повышается осмотическое давление крови. Изменяется также величина плавательного пузыря, который становится меньше. Стимулом нерестовой миграции угря, по-видимому, является созревание половых продуктов, начинающееся уже в реке. В реке в декабре икринки угря имеют диаметр 0,03—0,09 мм, в сентябре следующего года — 0,1, в октябре — 0,16, а в ноябре от 0,18 до 0,23 мм, т. е. имеет место созревание.

Причины возникновения столь сложного миграционного пути угря до настоящего времени остаются окончательно невыясненными. Сторонники теории Вегенера о движении материков объясняют пути миграции угря тем, что якобы в мезозое угри нерестились во внутреннем озере, расположенном в том месте, где находятся сейчас нерестилища угря. Затем, в результате раздвигания материков, миграционный путь все увеличивался и, наконец, достиг тех размеров, которые он имеет сейчас. По мнению Экмана (Ekman, 1932), угорь идет в направлении повышения солености и температуры. Места икрометания угря расположены в наиболее теплых участках глубинной области. П. Ю. Шмидт (1947) предполагает, что современная миграция угря есть результат похолодания, имевшего место в ледниковое время. В то время как в третичный период, по предположению Шмидта, места нереста угря, благодаря более высоким температурам на глубинах, были расположены у берегов Европы, с началом наступления ледника теплые воды и приуроченные к ним места икрометания угрей были отодвинуты на запад и заняли современное положение, совместившись с местами икрометания американского угря. Таким образом, современные места икрометания угря являются очень сильно удаленными от мест кормежки; в связи с этим сильно растягивается и время развития европейского угря, продолжающееся значительно дольше, чем у американского, места икрометания которого лежат ближе к рекам, где он кормится.

В. В. Васнецов (1953 в) предполагает, что приуроченность мест размножения угря к халистатической зоне Центральной Атлантики связана с тем, что в этом месте икра и свободные

эмбрионы угря оказываются в наиболее бедном их врагами районе.

В. Д. Лебедев (1959) предполагает, что угорь из рек мигрирует к нерестилищам, придерживаясь попутных глубинных течений. Миграция с попутными течениями позволяет угрю проделывать огромный миграционный путь, не питаясь — за счет тех ресурсов, которые накоплены в его теле.

Катадромные нерестовые миграции, правда значительно менее длительные, чем угорь, совершают некоторые *Galaxiidae* и бычки *Gobiidae*. Они обычно из низовьев рек уходят для размножения в прилежащие мелководные участки морей.

Многие рыбы не совершают значительных переходов из океанов и морей в пресную воду верховьев и среднего течения рек. Они кормятся обычно, не выходя за пределы опресняемой зоны и устья реки, а для нереста перемещаются в нижнее и среднее течения рек. Таких рыб принято называть полупроходными. К полупроходным рыбам относятся в нашей фауне многие сики, карповые (как, например, вобла) и ряд др. Изменения у полупроходных рыб, связанные с приспособлением к миграции, выражены менее резко, чем у проходных.

Естественно, что группа проходных и полупроходных форм не имеет четкого разграничения. Имеются рыбы (усачи, муксун, нельма), которые могут быть с более или менее одинаковым основанием отнесены к проходным и полупроходным рыбам. Эту промежуточную группу В. И. Владимиров (1957) назвал ложнопроходными. Часто рыбы одного и того же вида в одних водоемах ведут полупроходной образ жизни, а в других — жилой. Так, вобла в Северном Каспии ведет полупроходной образ жизни, а в Средней Волге (плотва) — жилой. В Аральском море сазан представлен как полупроходной, так и жилой формами.

Значительные нерестовые миграции совершают не только проходные, но также морские и пресноводные рыбы.

У многих морских рыб протяженность нерестовой миграции также весьма значительна. Атлантическая треска, например, совершает по окончании нагула нерестовую миграцию из восточной части Баренцева моря к Лофотенским островам. Океаническая сельдь, нагуливающаяся у западных берегов Шпицбергена, для нереста приближается к северо-западному побережью Норвегии. Зимующая к северу от Тайваня японская скумбрия — *Pneumatophorus japonicus* Houtt. — для размножения идет в Желтое море к берегам Янтя (Чифу), побережью Корейского полуострова и южного приморья.

Несколько иной характер имеет нерестовая миграция у камбал. Морская камбала — *Pleuronectes platessa* L. — обычно отходит для икрометания от берега на значительные глубины. Так, камбала в Северном море размножается главным образом

в Глубоком желобе против входа в Ла-манш. Сюда подходят камбалы как от берегов Англии, так и от Ламанша. В советских водах нерестилища камбал расположены на еще больших глубинах, чем в Северном море. Правда, расстояние нерестилищ от берега не особенно велико (Териберская и Кильдинская банки). Иной характер носят миграции некоторых дальневосточных камбал. Здесь камбалы зимуют на больших глубинах, а для икрометания подходят в прибрежную зону.

Различны и нерестовые миграции пресноводных рыб. Многие пресноводные рыбы для икрометания входят из озер в реки. Так, например, сиг — *Coregonus lavaretus* L. — живет в Ладожском озере, а для икрометания входит в реки. Некоторые рыбы из открытого озера или реки для икрометания выходят в прибрежные заросли и заболоченные места. Так, щука — *Esox lucius* L. — во время разлива рек выходит для икрометания на залитые луга. Африканский чешуйчатник — *Protopterus* — также уходит для икрометания из открытых частей озер в прибрежные заросли и болота.

В отличие от проходных, морские и пресноводные рыбы во время нерестовой миграции обычно питаются, но менее интенсивно, чем в период нагула. У морских рыб, так же как и у пресноводных, изменения, связанные с подготовкой к миграции (увеличение жирности и упитанности, изменения состава крови и т. д.), имеются, но обычно выражены менее резко, чем у проходных.

Многие морские и ряд пресноводных рыб совершают вертикальные нерестовые миграции, перемещаясь для размножения из глубинных слоев в поверхностные. Так, многие глубоководные рыбы из отряда *Scorpeniformes* для размножения поднимаются в более поверхностные слои, где проходят развитие их икры и часто держатся их личинки, питающиеся фитопланктоном. Среди пресноводных рыб наиболее ярким примером вертикальных нерестовых миграций могут служить миграции байкальских голомянок *Compheroridae*. Эти живородящие рыбки для выметывания личинок поднимаются в поверхностные слои вод Байкала из больших глубин, где они держатся во время нагула.

Кормовые миграции

Кормовые, или нагульные миграции — это перемещения от мест размножения или зимовки к местам нагула. У многих рыб кормовая миграция начинается уже в стадии икринки. Перенос пелагических икринок и свободных эмбрионов от мест, где была выметана икра, к местам кормежки представляет собою пассивную кормовую миграцию. Пассивные кормовые миграции наблюдаются как у проходных, так и у морских и пресноводных рыб.

Примером пассивной кормовой миграции проходных рыб может служить снос икры и личинок проходных сельдей и аральского усаца от мест размножения к местам нагула молоди. Среди проходных рыб, совершающих катадромную нерестовую миграцию, в значительной степени пассивно мигрируют к местам нагула личинки угря.

Пассивная нагульная миграция икры и личинок наблюдается также и у морских рыб. Пелагическая икра и личинки многих рыб переносятся течениями иногда на очень большие расстояния. Икра и личинки трески и личинки сельди переносятся атлантическим течением от берегов Норвегии к местам кормежки в Баренцевом море. Пелагическая икра многих камбал, сконцентрированная сразу после нереста на сравнительно ограниченной площади, постепенно течениями разносится на значительное пространство, чем обеспечиваются лучшие условия питания для выводящихся из икры личинок.

У морских рыб наблюдаются иногда вертикальные пассивные миграции икры и личинок. Так, икра океанических летучих рыб, будучи выметанной в поверхностных слоях океана, постепенно погружается на глубину, причем за время своего развития успевает опуститься на такие глубины, где выведшиеся личинки оказываются лучше защищенными от врагов и в то же время достаточно обеспеченными пищей.

Пелагические икра и личинки барабули — *Mullus barbatus* L. — в Черном море выносятся течениями от берегов в открытое море, где больше пищи и меньше врагов, и только по достижении стадии, на которой они переходят к питанию бентосом, эти рыбы возвращаются в прибрежную зону.

Пассивные кормовые миграции развиты и у многих пресноводных рыб. Огромное количество пелагических икринок, свободных эмбрионов и личинок сносится вниз по течению от нерестилищ, особенно в реках Восточной Азии. У амуров — *Ctenopharyngodon idella* (Val.) и *Mylopharyngodon piceus* (Rich.), толстолобиков — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) и *Aristichthys nobilis* Richardson, пескарей — *Saurogobio*, *Rostrogobio* и др., чехони — *Pelecus cultratus* (L.) и многих других рыб икринки приспособлены к развитию в плавучем состоянии. Если в реках Восточной Азии нерест и скат икры и личинок совпадает, как это обычно имеет место с подъемом уровня воды в реке, то икринки и личинки течением в массе заносятся в пойменные озера, заводи и протоки с тихим течением — на места своего нагула. Если же скат приходится на период падения уровня воды в реке, когда течение идет из придаточных водоемов в русло, то личинки после всасывания у них желточного мешка сами активно мигрируют к местам своего нагула.

Взрослые рыбы после окончания размножения (конечно, если они после нереста не погибают) обычно в более или менее

истощенном состоянии начинают активную миграцию к местам своего нагула — к тем кормовым площадям, где происходит их откорм. Многие рыбы — морские и пресноводные, начинают питаться тотчас же после окончания размножения, для них кормовая миграция является одновременно и нагулом. У ряда проходных рыб при обратном их скате в море путь по реке проходит без потребления или почти без потребления пищи. Как известно, по выходе в море проходные рыбы продолжают передвижение, и иногда места их нагула находятся на весьма значительном

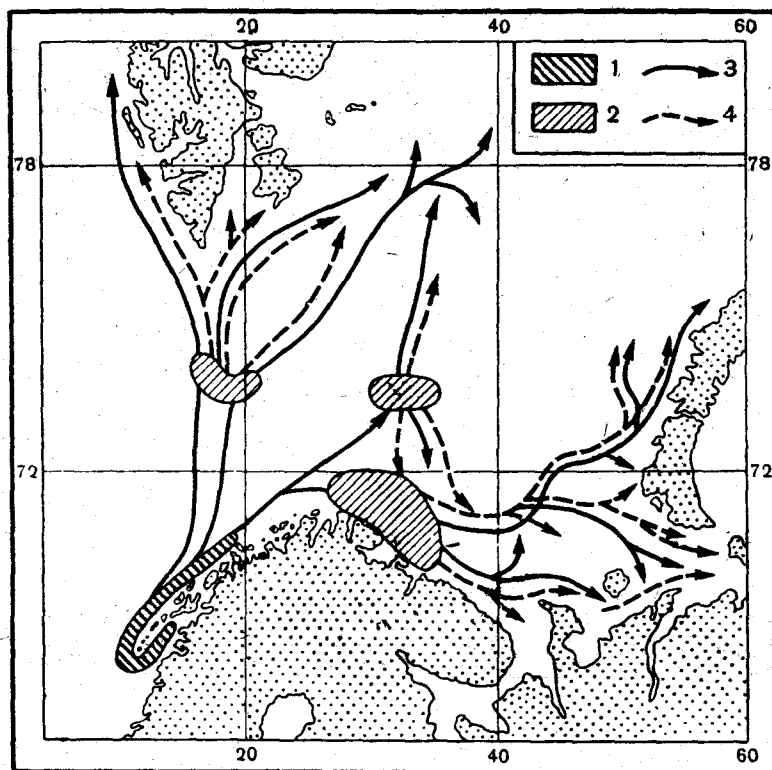


Рис. 115. Схема миграций взрослой норвежской трески:
1 — места нереста; 2 — места зимовки неполовозрелой трески; 3 — пути миграций половозрелой трески; 4 — пути миграций неполовозрелой трески

расстоянии от устьев рек, в которые они входят для икрометания. Так, например, каспийская севрюга *Acipenser stellatus* Pall., входящая для размножения в Куру, кормится преимущественно близ восточного побережья Каспия.

Отчетливо выражены активные кормовые миграции и у морских рыб. Некоторые рыбы совершают регулярные путешествия, переходя от одних мест, богатых кормом, к другим. Так, треска после икрометания у берегов Норвегии начинает, усиленно питаясь, двигаться на восток. По окончании нереста треска чрезвычайно худа, и печень ее содержит ничтожное количество жира, но по мере движения на восток треска становится все упитаннее. К концу периода нагула она достигает максимальной упитанности и почти прекращает питаться (рис. 115). Норвежская сельдь — *Clupea harengus* L. — после нереста совершает

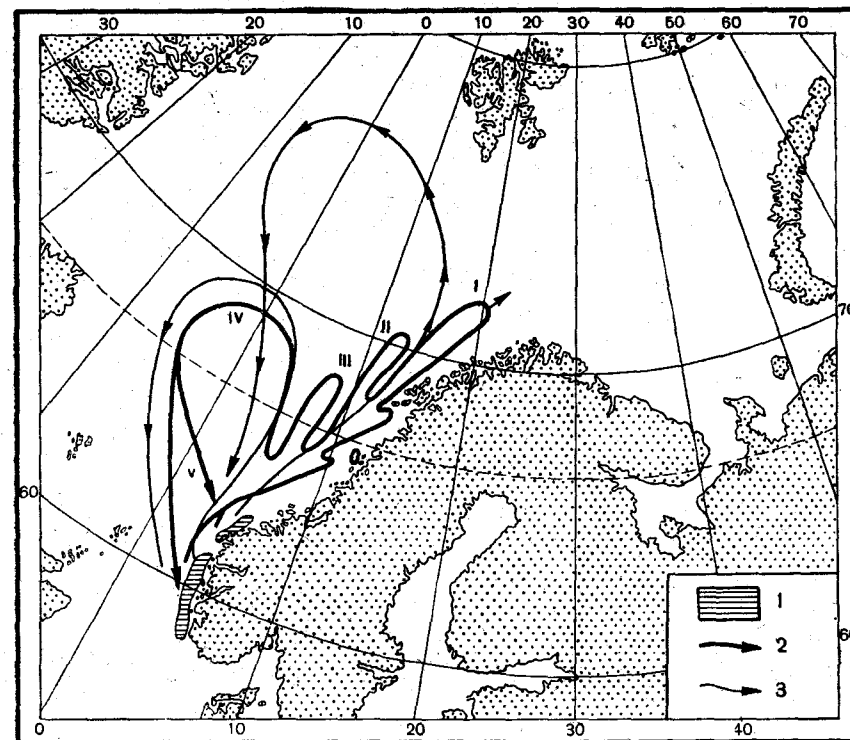


Рис. 116. Схема миграций взрослой норвежской сельди:
1 — места нереста; 2 — пути миграций сельди до первого нереста; 3 — пути миграций сельди после нереста
0 — литоральная стадия (стадия метаморфоза); I — «мелкая» сельдь; II и III — «жирная» сельдь; IV — «океаническая» стадия; V — нерестовые стаи

также значительную кормовую миграцию, отходя от мест своего размножения в открытое море и продвигаясь на север и восток в места, более богатые планктоном, держась в местах скопления планктонных организмов, служащих ей пищей (рис. 116). Миграции многих морских хищных рыб в значительной степени

связаны с перемещением объектов их питания — других рыб. Так, сельдевая акула — *Lamna cornubica* (Gm.) — в своих перемещениях в значительной мере связана с распространением и перемещениями сельди. При подходах сельди к берегу обычно сразу появляется и большое количество акул.

Кроме горизонтальных кормовых миграций, ряд морских рыб совершает и регулярные вертикальные перемещения, связанные с поисками пищи. Так, скумбрия поднимается в поверхностные слои воды, когда здесь наблюдается наиболее богатое развитие планктона. При опускании планктона в более глубокие слои скумбрия также опускается. Меч-рыба во время откочевки основных объектов своего питания (главным образом, сардин и *Coryphaena*) для кормежки опускается на большие глубины, где переходит на питание держащимися здесь представителями *Scoraelidae*. Интересно отметить, что меч-рыба, в отличие от многих других видов, обладает способностью чрезвычайно быстро перемещаться с больших глубин на поверхность.

Многие пелагические личинки морских рыб совершают суточные вертикальные кормовые миграции, следуя в своих перемещениях за вертикальными перемещениями своих кормовых объектов — планктонных беспозвоночных, которые днем уходят на большие глубины, а ночью поднимаются к поверхности.

Суточные вертикальные миграции морских и пресноводных организмов, включая и рыб, не являются, однако, только кормовыми. Во многих случаях, как это показали М. М. Кожов (1954) на примере вертикальных миграций водных организмов в Байкале и Б. П. Мантейфель (1959) для морских организмов, они имеют и защитное от хищников значение.

У рыб внутренних водоемов кормовые миграции часто также выражены весьма отчетливо. Так, в Аральском море лещ и белоглазка после икрометания отходят на большие глубины, где держатся до окончания периода нагула. По мере отхода от берега и усиленного питания упитанность этих рыб все возрастает, до тех пор, пока не достигнет своей максимальной величины (рис. 117). Тогда питание леща и белоглазки прекращается и начинается их обратное движение к берегу. В оз. Байкал отход омуля после икрометания в открытую часть озера и его вертикальные перемещения за кормовыми организмами (рис. 118) могут служить этому примером (Кожов, 1954). Во многих реках после икрометания или зимовки в русле рыбы для нагула идут в пойменные озера. Этот ход очень хорошо выражен, например, в низовье Оби, где он носит название «вонзь». В Оби кормовую миграцию в озера из реки совершают как карповые, так, в первую очередь, и сиговые рыбы (подсемейство *Coregoninae*). В Амуре кормовая миграция у очень многих рыб — как взрослых, так и молоди — выражена в виде перемещения из русла в озера.

У многих пресноводных рыб очень отчетливо выражены суточные кормовые миграции. Так, многие рыбы, держащиеся днем в русле реки и слабо питающиеся, ночью заходят в затоны, где имеется, как правило, богатая фауна беспозвоночных, служащих объектом их питания. Подобные миграции совершают ельцы, иногда пескарь, быстрянки и другие рыбы. Следуя за мирными рыбами, в заводи на кормежку заходят и хищники — сом, жерех и др. У пресноводных рыб, как и у морских, бывают отчетливо выражены вертикальные кормовые миграции, которые могут быть как сезонными, так и суточными.

Чехонь в Аральском море ночью перемещается из придонных слоев в поверхностные вслед за поднимающимися к поверхности куколками двукрылых и бокоплавами, которыми она питается. Подобные же миграции совершают в Аральском море также шемая и весной и осенью вобла. В озерах Восточной Африки живущий на глубинах сомик *Synodontis* также по ночам поднимается в поверхностные слои воды в погоне за личинками двукрылых.

Причина кормовой миграции, как указывалось, связана с недостаточной обеспеченностью пищей на местах размножения и зимовки. Кормовая миграция представляет собою перемещение из мест, бедных кормами, в места с высокой обеспеченностью пищей. Непосредственным стимулом к началу кормовой миграции является потребность в пище после нерестового истощения или зимовки. Чем ближе от мест нереста или зимовки рыба находит необходимые для накопления энергетических ресурсов концентрации кормовых организмов, тем короче ее кормовая миграция. Выедая свои кормовые объекты, рыбы снижают их концентрацию до таких пределов, что затрата энергии на их добычу уже не может обеспечить нужного темпа накопления энергетических ресурсов. При снижении концентрации кормовых организмов ниже определенной (различной для разных

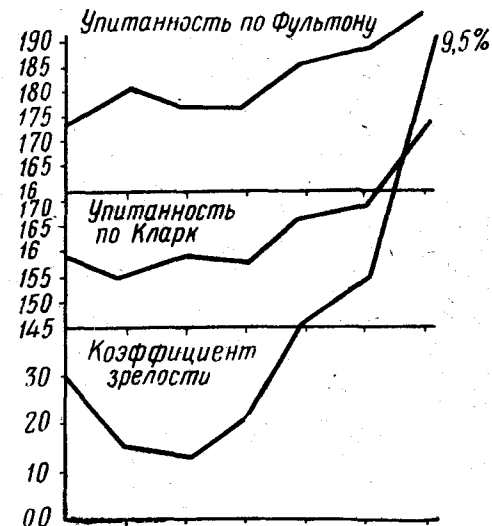


Рис. 117. Динамика упитанности и зрелости белоглазки *Abramis sapa aralensis* Тжаркин с мая по ноябрь в Аральском море (из Никольского, 1940)

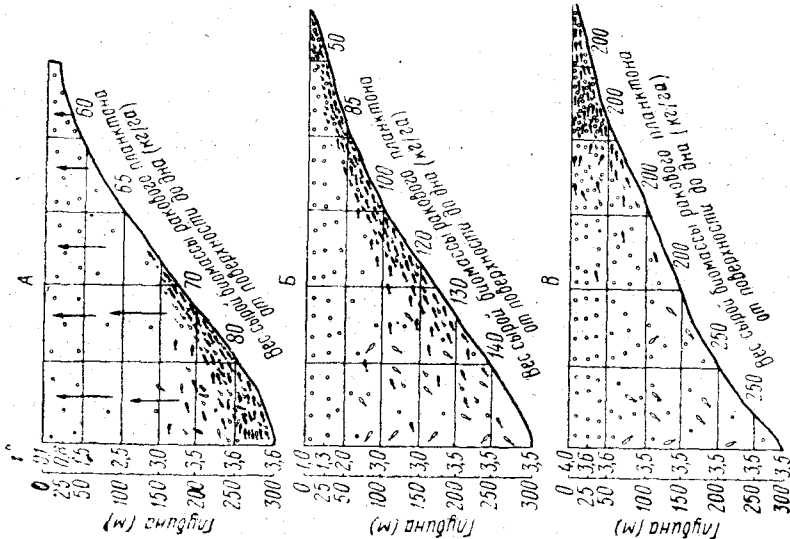


Рис. 118. Вертикальные миграции кормового планктона и омуля — *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi в оз. Байкал (по Кожову, 1954). А — январь — февраль (температура указана на 1 февраля в открытых районах); В — апрель — май (температура указана на конец апреля в открытых районах); Г — июнь — первая половина июля (температура указана на конец июня в открытых районах; температура на мелководьях: 0 м — 9°C, на глубине 25 м — 4°C); Г — вторая половина июля — сентябрь (температура указана для второй половины августа в открытых районах; температура на мелководьях: 0 м — 16°C, на глубине 25 м — 11°C); Д — ноябрь — декабрь (температура указана для второй половины ноября в открытых районах; температура в верхних слоях около 2—1°C). Условные обозначения: Г — омулиевые косяки; 2 — бычки *Cottocomephorus*; 3 — голомянки; 4 — 10 кг/га биомассы ракового планктона в данном слое; 5 — преобладающее направление вертикальных перемещений зоопланктона

кормовых организмов и разных рыб) величины кормящиеся рыбы должны перемещаться дальше и отыскивать новое скопление кормовых организмов.

Зная минимальную кормовую концентрацию кормовых организмов и темп выедания их скоплением рыб, мы можем примерно определить продолжительность пребывания нагуливающегося скопления рыбы на «кормовом пятне» (Новикова, 1956), что имеет большое значение для промысловых целей.

Зимовальные миграции

Зимовальная миграция — это перемещение от мест нагула к местам зимовки (см. ниже стр. 271). Зимовальная миграция свойственна только тем видам рыб, у которых имеет место зимовка. Часто взрослые рыбы, например лещ в Аральском море, совершают зимовальную миграцию и зимуют в реке на ямах, а неполовозрелые особи продолжают и зимой кормиться в море и в реку не идут.

Зимовальные миграции выражены как у проходных и полупроходных, так и у морских и пресноводных рыб. У проходных рыб зимовальная миграция является часто как бы началом нерестовой. Озимые формы проходных рыб перемещаются с мест нагула в море на зимовку в реки, где они концентрируются на глубоких ямах и зимуют в малоподвижном состоянии, обычно не питаются. Зимовальные миграции имеют место среди проходных рыб у осетровых, атлантического лосося, аральского усаца и некоторых других. Хорошо выражены зимовальные миграции и у многих полупроходных рыб. В Северном Каспии, Аральском и Азовском морях взрослые вобла, тарань, лещ, судак и некоторые другие полупроходные рыбы после окончания периода нагула перемещаются в низовья рек на места зимовки.

Зимовальная миграция имеет место у некоторых морских рыб.

Многие камбалы по окончании периода нагула в прибрежной зоне отходят на глубины и концентрируются здесь на сравнительно ограниченных площадях, где имеются благоприятные условия для зимовки (Моисеев, 1946). Хамса — *Engraulis encrassicholus* (L.) — со своих мест нагула в Азовском море перемещается на зимовку в Черное море, где концентрируется на глубине 70—150 м в сравнительно малоподвижном состоянии.

Зимовальная миграция выражена и у многих пресноводных рыб. Многие рыбы, например белый амур — *Ctenopharyngodon idella* (Val.), белый толстолобик и др., по окончании периода нагула осенью выходят из озер и концентрируются в нижнем Амуре на ямах.

Причиной зимовальной миграции у рыб является необходи-

мость перемещения с нагульных площадей в такие участки водоема, где рыбе при пониженной активности и интенсивности обмена были бы обеспечены как благоприятные абиотические условия жизни, так и достаточная защита от врагов.

Начинает зимовальную миграцию только рыба «подготовленная» к миграции, т. е. достигшая определенной упитанности и жирности, необходимой для успешного проведения зимовки и обеспечения созревания половых продуктов. Рыба, достигшая определенного состояния, начинает воспринимать в качестве натурального раздражителя (стимула миграции) определенные изменения внешних факторов. Рыбы же, не подготовленные к миграции, продолжают кормиться и не мигрируют. Для прогнозирования начала зимовальной миграции, как указывалось, необходимо знать темпы нагула рыбы и иметь гидрометеорологический прогноз.

Все рассмотренные миграции — нерестовые, кормовые и зимовальные — являются, как указывалось, звеньями единого миграционного цикла, повторяющегося в жизни разных видов рыб от одного до десяти и более раз. Переход к миграции связан с определенным биологическим состоянием рыбы — ее накармливанностью, упитанностью, жирностью, состоянием половых желез и т. п. Однако рыбы часто совершают перемещения и не связанные с определенным их биологическим состоянием. Эти перемещения совершаются при разном биологическом состоянии рыбы и имеют главным образом защитное значение.

Многие рыбы отходят с мелководий и придаточных водоемов при начале падения уровня в реке, иначе они погибли бы в отшнуровавшихся водоемах; сигналом в этом случае является начало падения уровня (см. выше, стр. 247). Подобного рода перемещения мы наблюдаем в очень многих реках у очень многих рыб. При этом оксифильные рыбы обычно более чутко реагируют на изменения уровня по сравнению с рыбами, которые легче могут переносить некоторый дефицит кислорода в отшнуровавшихся водоемах. Так, например, уход многих рыб днем из поверхностных слоев воды в более глубокие является защитным приспособлением, обеспечивающим меньшее выедание хищниками. Это наблюдается, в частности, у хамсы в Черном море, где она днем держится на больших глубинах и малодоступна рыбоядным птицам, а ночью, когда птицы прекращают питание, поднимается к поверхности. Сигналом к вертикальным миграциям этого рода является изменение освещенности.

Падение уровня также является сигналом для рыб, кормящихся на литорали морей и во время отлива отходящих из приливно-отливной зоны.

Защитные перемещения могут иметь место в период нерестовой, кормовой и зимовальной миграции, а также во время нереста и нагула.

СУТОЧНЫЙ РИТМ, ЗИМОВКА И СПЯЧКА РЫБ

Суточный ритм жизни в известных пределах специфичен для вида, его отдельных популяций, отдельных этапов развития и рыб, находящихся в разном биологическом состоянии. Суточная ритмика жизни вырабатывается, в первую очередь, как приспособление к добыванию пищи и защите от врагов. Рыба связана со своими кормовыми объектами и врагами сложной системой отношений, одним из отражений которых является суточный ритм жизни.

Суточный ритм в известных пределах, естественно, меняется в зависимости от окружающей обстановки. Так, обилие корма позволяет рыбе иметь один период кормежки — жора в сутки, а при недостаточном количестве корма у рыбы (уклея, плотва) наблюдаются два пика интенсивного питания. В зависимости от поведения кормового объекта пик питания и связанная с питанием суточная ритмика миграций может в известных пределах сдвигаться (Спановская и Григораш, 1961). Суточная ритмика может быть различной и у рыб, находящихся в разном биологическом состоянии. Так, особи плотвы, на этапе смешанного питания имеющие малый запас желтка, питаются круглосуточно, особи с значительным запасом желтка питаются с перерывами (Григораш, 1961).

Суточная ритмика поведения связана и с защитой от врагов (см. выше стр. 269—270). Особенно четко, как указывалось, это проявляется в виде вертикальных миграций из опасной в отношении хищников зоны (Мантейфель, 1959, 1960) и рассредотачивания. Для некоторых тропических *Scaridae* установлено, что они на ночь покрываются слизью и активность их снижается. Виды, у которых имеет место выделение слизи (*Scarus croissensis*), в относительно меньшем количестве ночью поедаются муренами, чем виды, у которых такое слизиотделение не происходит (виды рода *Sparisoma*). Возможно, что слизь имеет также значение в качестве «изолятора», обеспечивающего меньший расход энергии при понижении активности (Anonymous, 1959; Winn and Bardach, 1959).

Для ряда рыб установлено некоторое подобие сна. Так, по наблюдениям с подводной лодки «Северянка» сельдь зимой в ночное время находилась в совершенно пассивном состоянии, держась часто в толще воды то головой, то хвостом, то брюхом кверху. В другое время суток сельдь в подобном состоянии обнаружить не удалось (Зайцев и Радаков, 1960).

Нечто вроде ночного сна установлено и у трески. Как удалось наблюдать из батискафа, треска ночью часто совершенно неподвижно лежит на дне, иногда боком, иногда на брюхе. Такие лежащие на дне рыбы держались в одиночку. При прикосновении батискафа к грунту треска уплывала. Днем «спящая»

треска не наблюдалась (Киселев и Соловьев, 1961). Выедание хищниками таких спящих рыб происходит в относительно меньшем количестве, чем подвижных.

Зимовка и спячка — это звено жизненного цикла рыбы, период ее жизни, характеризующийся снижением активности, полным прекращением или резким снижением потребления пищи, падением интенсивности обмена веществ и поддержанием его за счет накопленных в организме энергетических ресурсов, в первую очередь, жировых отложений.

Зимовка и спячка — это приспособления, обеспечивающие популяции переживание неблагоприятного для активного образа жизни периода года (неблагоприятный кислородный режим, недостаток пищи, низкие температуры, засуха и др.).

Зимовка и спячка имеют место далеко не у всех рыб. Они значительно реже наблюдаются у морских рыб по сравнению с пресноводными.

Среди морских рыб типичная зимовка выражена у многих камбал, например, у желтоперой камбалы — *Limanda aspera* Pall., видов рода *Pseudopleuronectes* и др. На зимовку камбалы отходят от берегов на глубины 150—300 м, где образуют значительные скопления. Снижение активности и зимовка на глубинах свойственны, главным образом, бореальным видам среди дальневосточных камбал. Эти камбалы за период нагула накапливают в своем теле жир, обеспечивающий обмен веществ во время зимовки.

Камбалы арктического происхождения в наших дальневосточных водах — полярная камбала *Liopsetta glacialis* (Pall.) и *L. obscura* (Herz.) — не отходят на глубины, а продолжают питаться в прибрежной зоне и в зимнее время. В связи с этим в их теле не происходит значительного накопления жира, и жирность их сравнительно мало меняется в течение года.

Азовская и черноморская хамса в малоактивном состоянии, почти не питаясь, проводит зиму на глубинах 100—150 м в южной части Черного моря. Для обеспечения зимовки у хамсы, как указывалось, происходит накопление значительного количества жира в организме.

Зимовка имеет место и у многих проходных рыб. Озимые формы осетровых — белуги, русского осетра, шипа, севрюги, входят в реки и зимуют, залегая на ямах в русле реки. У некоторых проходных рыб, например у шипа в Аральском море, те особи, которые оказались не подготовленными для миграции в реку и не будут нерестовать на следующий год, остаются в море, но значительно снижают свою активность и концентрируются на ямах в северной части Арала.

Наиболее широко распространена зимовка у пресноводных рыб, главным образом умеренных широт. Среди разных экологических групп пресноводных рыб явление зимовки распростра-

нено далеко не в одинаковой степени. Относительно наибольшее число видов, которым зимовка свойственна, приходится на лимнофильных и стагнофильных рыб (караси, черная рыба — *Dallia pectoralis* Beaup и др.).

Среди рыб, живущих в реках, зимовка распространена значительно реже. Так, в р. Амур зимуют растительноядные рыбы: белый амур, белый толстолобик и некоторые другие. Для зимовки эти рыбы скопляются в русле реки, и тело их покрывается толстым слоем слизи.

В арктической зоне большинство рыб питается круглый год и не только не снижает активности в зимние месяцы, но у многих, например, у ряда видов сегов, активность в зимнее время возрастает. Примером рыб арктической зоны, у которых имеет место зимовка, могут служить водящиеся у нас на Чукотке черная рыба и обыкновенный карась. Эти рыбы, живущие в озерах, где активный образ жизни в зимнее время невозможен, на зиму закапываются в ил и впадают в оцепенение. При этом обмен веществ у них почти полностью прекращается. И черная рыба и карась могут вмерзать в ил и оставаться живыми, даже находясь в куске льда. Гибель наступает лишь при промерзании полостных жидкостей (Калабухов, 1956).

В умеренных широтах количество зимующих видов рыб значительно возрастает. У большинства прудовых и озерных рыб умеренных широт зимой сильно снижается активность или полностью прекращается передвижение; они концентрируются на глубоких местах, где в неподвижном состоянии проводят зиму. Некоторые рыбы на зимовку выходят в русла рек. В умеренных широтах в большинстве случаев зимовка есть приспособление к неблагоприятному кислородному режиму в стоячих водоемах в подледный период. Снижая активность в зимнее время и существуя за счет накопленных в летнее время резервных веществ, рыба может жить и при малом количестве кислорода в воде (Борущкий, Ключарева и Г. Никольский, 1952).

Для растительноядных рыб умеренных широт зимовка является приспособлением к отсутствию в зимнее время вегетирующей растительности. За вегетационный период рыба накапливает в своем теле необходимое количество резервных веществ, за счет которых существует в зимнее время, когда необходимый ей корм отсутствует. Очень часто один и тот же вид в южной части области своего распространения почти не снижает активности зимой и продолжает интенсивно питаться (например, сазан, белый амур и др.), тогда как в северной части ареала, где зимой водоемы покрываются льдом, а вегетирующая растительность отсутствует, эти рыбы зимуют, резко снижая подвижность и интенсивность обмена веществ.

У некоторых видов рыб, например у аральского леща, взрослые особи в зимнее время снижают интенсивность обмена ве-

ществ и прекращают питание, а неполовозрелые продолжают питаться (Константинова, 1958). Эта особенность связана с тем, что у молоди все кормовые ресурсы расходуются на обеспечение линейного роста, что является приспособлением к выходу из-под интенсивного воздействия хищников. При этом в вегетационный период для накопления резервных веществ кормовых ресурсов не хватает, и молодь продолжает питаться в зимнее время, правда, обычно несколько менее интенсивно. У достигших половозрелости рыб уже меньше кормовых ресурсов тратится на белковый рост, а часть из них отлагается в виде жиров и используется во время зимовки.

В пресных водах тропической и экваториальной зон снижение активности рыб связано не с понижением температуры, а обычно с периодом засухи. Наиболее ярко своеобразная летняя спячка выражена у двоякодышащих рыб — африканских видов рода *Protopterus* и американского *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Эти рыбы в период засухи зарываются в грунт и проводят в неподвижном состоянии весь неблагоприятный период, обеспечивая обмен веществ за счет ресурсов, которые были накоплены в их теле в период нагула, совпадающий обычно с влажным периодом в экваториальной зоне. Двоякодышащие в некоторых водоемах могут и не впадать в спячку, если в период засухи сохраняются благоприятные условия для активной жизни, или в годы с большим количеством осадков, когда водоемы, в которых живут эти рыбы, не пересыхают. Для успешной зимовки рыба должна накопить в своем организме необходимое количество резервных веществ, главным образом жиров определенного качества.

Как видно из приводимых ниже данных (Поляков, 1950, 1958), продолжительность жизни при голодании у карпа даже в малоактивном состоянии теснейшим образом связана с его упитанностью и жирностью:

Средний коэффициент упитанности	Среднее содержание жира	Средняя продолжительность жизни при голодании
2,56	2,15%	141 сутки
2,81	4,25%	191 сутки

То же самое наблюдалось В. С. Кирпичниковым (1958) для мальков амурского сазана при содержании их в условиях температуры 0°:

Средний коэффициент упитанности	Продолжительность жизни при 0°
1,92	6 дней
2,29	10 дней
2,33	15 дней
2,40—2,50	более 40

Как видно из этих данных, по достижении упитанности более 2,4 зимостойкость амурского сазана резко возрастает.

У различных форм сазана зимостойкость при одной и той же величине коэффициента упитанности оказывается различной. Так, по данным В. С. Кирпичникова и Р. Л. Берг (1952), минимальная величина коэффициента упитанности, при которой обеспечивается успешная зимовка сеголетков амурского сазана, — 2,4, карпа — 2,9 и их гибридов — 2,7.

Для успешной зимовки молоди карпа, достигшей разных размеров, минимальная величина коэффициента упитанности должна быть следующей:

Вес рыб	Коэффициент упитанности
более 25 г	2,5—2,6
15—25 г	2,7
менее 15 г	2,9

Из рыбоводной практики известно очень много примеров, когда посадка на зимовку даже крупной, но худой молоди карпа давала очень большой отход. В связи с этим и введены определенные нормативы для посадки на зимовку рыб с определенной величиной упитанности.

Имеет значение как количество накопленных для зимовки питательных веществ, так и их качество. В частности, для обеспечения зимовки необходимо накопление в организме рыбы жиров с насыщенными жирными кислотами. Существенное значение для успешности зимовки имеют и те условия, в которых она происходит. Если карпов зимой тревожить, они становятся более активными, у них быстрее расходуются резервные вещества и скорее наступает истощение (Сигов, 1947; Юдин, 1948).

Таким образом, успешность зимовки в значительной степени определяется тем, насколько рыба к ней подготовлена, т. е. насколько успешно проходил период нагула.

Сигналом для начала зимовки в умеренных и высоких широтах обычно служит падение температуры ниже определенной величины. Однако, если рыба не достигла необходимой упитанности, она обычно продолжает питаться и не переходит в состояние зимовки. Во время зимовки обычно рыбы образуют скопления. Образование зимовальных скоплений имеет приспособительное значение. У рыб в скоплении обмен идет менее интенсивно, чем в одиночку. Выделяемая слизь, служащая изолирующим средством, видимо, в скоплении используется более рационально и т. д.

Знание закономерностей, которым подчиняется зимовка, имеет очень большое практическое значение, особенно для прудового рыбоводства.

Как отмечалось выше, успешность подготовки рыбы к зимов-

ке в значительной мере определяет успешность зимовки. При этом внимание должно быть обращено как на качество сажаемых на зимовку рыб, так и на создание благоприятных условий для зимовки.

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ

Питание — одна из важнейших функций организма. За счет энергетических веществ, поступающих в виде пищи в организм, осуществляются его основные функции: рост, развитие, размножение. За счет питания обеспечиваются и все другие энергетические процессы, протекающие в организме рыбы. Первые этапы жизненного цикла обеспечиваются у рыб за счет пищевых ресурсов, получаемых от материнского организма (желток икры). Однако за счет питания желтком рыба существует относительно небольшой промежуток времени и после короткого периода смешанного питания целиком переходит на потребление внешнего корма. По характеру потребляемой пищи рыбы очень различны. Как величины пищевых объектов, так и их систематическая принадлежность чрезвычайно разнообразны; по разнообразию потребляемой пищи рыбы стоят на первом месте среди других групп позвоночных животных.

По характеру потребляемой пищи взрослых рыб можно разделить на следующие группы: 1) растительноядных и детрито-ядных, как, например, закаспийская храмуля — *Varicorhinus heratensis* Keys., амурский подуст — *Xenocypris macrolepis* Bl., 2) животнойядных, питающихся беспозвоночными, как, например, лещ, сиги и др., 3) хищных, питающихся рыбой, как, например, сельдевая акула, щука, сом и др. Это деление весьма условно, так как большинство рыб питается смешанной пищей, и часто животнойядные рыбы могут становиться хищными или наоборот. Есть среди рыб и виды (см. выше), ведущие паразитический образ жизни.

Как уже говорилось (см. стр. 75), некоторые питательные соли (фосфор, кальций и др.) могут поступать в организм рыбы и непосредственно из водного раствора через жабры, поверхность рта и кожу.

Каждый вид рыбы приспособлен к питанию определенным кормом, его органы чувств приспособлены к отысканию этого корма, ротовое отверстие — к захватыванию, кишечник — к перевариванию. Однако приспособленность к питанию определенными кормами не остается постоянной в течение жизни рыбы; она меняется по мере роста. В процессе развития у рыбы происходит смена кормов, связанная с изменениями в ее строении. Так, например, вобла — *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.) — на первых этапах онтогенеза питается мелким малоподвижным растительным планктоном и коловратками, потом она переходит на питание

планктонными ракообразными, на следующих этапах основу ее пищи составляют бентические личинки насекомых, главным образом мотыль, и, наконец, у взрослых основу пищи составляют моллюски (рис. 85). Соответственно с изменением состава корма в онтогенезе меняется и строение органов питания и пищеварения.

Различается состав пищи часто и у особей разных полов. Так, у самок леща в Азовском море преобладают в пище *Hypaniola kovalevskii* Annenk., а у самцов — *Nereis succinea* Leuckart. Иногда эти различия в питании самцов и самок бывают крайне значительны, как, например, у глубоководных удильщиков, у которых самки ведут хищный образ жизни, а самцы паразитируют на самках, питаясь соками их тела.

Очень сильные изменения в составе пищи имеют место у рыб и в течение года. Это связано, в первую очередь, с изменениями в составе кормовых организмов и их доступности. Так, например, пикша — *Melanogrammus aeglefinus* (L.) — весной в большом количестве потребляет икру сельди, а летом переходит на питание бентосом. Гигантская акула — *Cetorhinus maximus* (Gün.) — весной и летом питается планктоном, а на зиму опускается в глубокие слои воды и переходит на питание донными организмами. Интересно, что у гигантской акулы с сезонным изменением питания связаны и некоторые изменения в строении. Так, длинные жаберные тычинки, при помощи которых у этой акулы обеспечивается питание планктоном в летнее время, на зиму отпадают (Parker and Boeseman, 1954). Очень сильно варьирует корм у одного и того же вида и в разных районах. Так, сиг пыжьян — *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmel.) — питается в р. Печоре преимущественно моллюсками, в р. Гыде — ракообразными, в р. Каре — личинками хирономид.

По тому, насколько разнообразной пищей питаются рыбы, их принято подразделять на: 1) эврифагов, питающихся разнообразными кормами, 2) стенофагов, поедающих небольшой ассортимент кормов и 3) монофагов, питающихся каким-либо одним кормом.

Характер питания вида является его видовым свойством, сформировавшимся в процессе видообразования. Чем стабильнее кормовые условия вида, тем к меньшему разнообразию кормов вид приспособлен, и наоборот, чем изменчивее кормовая база вида, тем к большему разнообразию кормов оказывается вид приспособленным.

В соответствии с характером питания у рыб развиваются и органы, при помощи которых они отыскивают свою пищу. Так, у щуки — хищника, ловящего добычу, частично подкарауливая, частично догоняя ее, — основными органами, при помощи которых она ориентируется на пищу, являются органы боковой линии и органы зрения. Первая ориентировка на движущуюся добычу

осуществляется при помощи боковой линии, а органом зрения производится корректировка при броске на добычу. При удалении органа зрения щука может питаться, ориентируясь на добычу при помощи только органов боковой линии. У морских ершей *Scorpaena* — хищников другого типа, бросающихся на добычу из засады, — также основными органами обнаружения добычи служат органы зрения и орган восприятия водных колебаний,

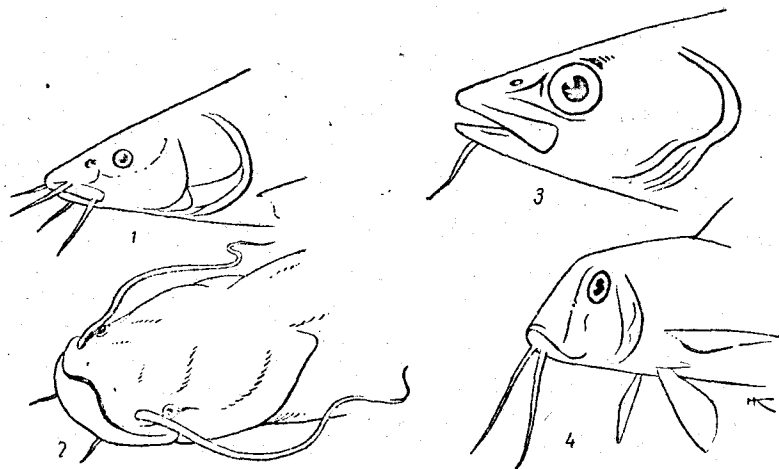


Рис. 119. Различного типа усы у рыб:
1 — усач *Barbus barbus* (L.); 2 — сом *Silurus glanis* L.; 3 — треска *Gadus morhua* L.;
4 — барабуля — *Mullus barbatus* L.

а у американских сомов рода *Amiurus* — органы обоняния и вкуса. У бентофага сазана — *Cyprinus carpio* L. — основную роль при отыскании пищи играют органы осязания и вкуса.

Меняется роль органов чувств при отыскании добычи и в онтогенезе одного и того же вида. У большинства рыб на ранних этапах развития, когда они питаются планктоном, основную роль в ориентации на корм играют орган зрения и орган восприятия водных колебаний, взрослая же рыба, например вобла или лещ, при переходе на питание донными организмами ориентируется на пищу при помощи органов осязания и вкуса.

Для осязания пищи у рыб, как правило, имеется вокруг рта на губах очень большое количество чувствующих клеток, иногда расположенных на специальных выростах — усач (рис. 119). Число усач и их величина очень сильно варьируют. Так, у тресковых *Gadidae* имеется всего один непарный усик, расположенный на нижней челюсти. Причем у разных видов тресковых, питающихся преимущественно донными беспозвоночными, этот усик длиннее, а у хищников — короче. У некоторых со-

мов число усач достигает 16-ти, и некоторые усачи иногда бывают длиннее тела рыбы, как, например, у индомалайского сома — *Silurodes eugeneiatus* Vaill. У *Mormyridae* на конце «хобота» имеется вырост, иногда довольно значительных размеров, богатый чувствительными нервными окончаниями. Роясь своим длинным рылом в донных отложениях, *Mormyridae*, благодаря наличию на конце хобота большого количества чувствующих окончаний, легко нащупывают зарывшихся беспозвоночных, которыми они питаются.

У некоторых, главным образом глубоководных, рыб лучи парных или спинного плавников сильно удлиняются и превращаются в органы осязания. Так, у глубоководных рыб рода *Bathypterois* лучи грудных плавников вытянуты в длинные нити, в полтора раза превышающие длину рыбы. Эти нити богаты чувствительными окончаниями. У многих представителей лабиринтовых *Anabantoidei* органами осязания служат длинные нитевидные брюшные плавники (рис. 120). Органы вкуса развиты у рыб в ротовой полости, на усачах (налим) и на лучах плавников (тригла). В общем, как правило, у хищных рыб и планктофагов ведущую роль в отыскании пищи играют органы зрения, а у бентофагов — органы осязания и вкуса.

Со способом ориентации рыбы на пищу в известной степени связана и суточная ритмика питания. Так, у верховки — *Leucaspis delineatus* (Heck.) — и трески — *Gadus morhua* L. — при снижении освещенности потребление пищи резко падает (рис. 121), у обыкновенного же карася — *Carassius carassius* L. — изменение освещенности меньше отражается на изменении интенсивности питания (Гирса, 1960). Освещение имеет значение как фактор, с одной стороны, помогающий хищникам, ориентирующимся при помощи органа зрения, находить свою добычу, и, с другой, — жертвам лучше обнаруживать хищника. Так, верховка днем легко избегает налима и становится его добычей только ночью. В то же время малоподвижным кормом (мотыль) налим питается с одинаковой интенсивностью и днем и ночью (Павлов, 1960), верховку же днем он поймать не может.

Если рассматривать группу рыб в целом, то из органов чувств, пожалуй, только слух имеет подчиненное значение при отыскивании добычи.

Развитие органов чувств для ориентации на пищу связано с развитием у жертв соответствующих защитных приспособлений. В частности, это относится к тем рыбам, которые служат добычей хищных рыб (см. выше).

С разнообразием пищи рыб тесно связаны строение и функции органов захватывания добычи и ее усвоения. Ротовой аппарат, служащий для захватывания, размельчения и проглатывания пищи, варьирует у рыб и круглоротых от воронки у миноги до клюва у сротнотелостных. При всем разнообразии в строе-

нии и функции рта рыбы могут быть объединены в несколько типов (рис. 122):

1) рот хватательный — большой, с острыми зубами как на челюстных костях, так часто на сошнике и небных костях. Жаберные тычинки короткие, редкие, служащие только для предохранения жаберных лепестков от повреждения пищей, но не

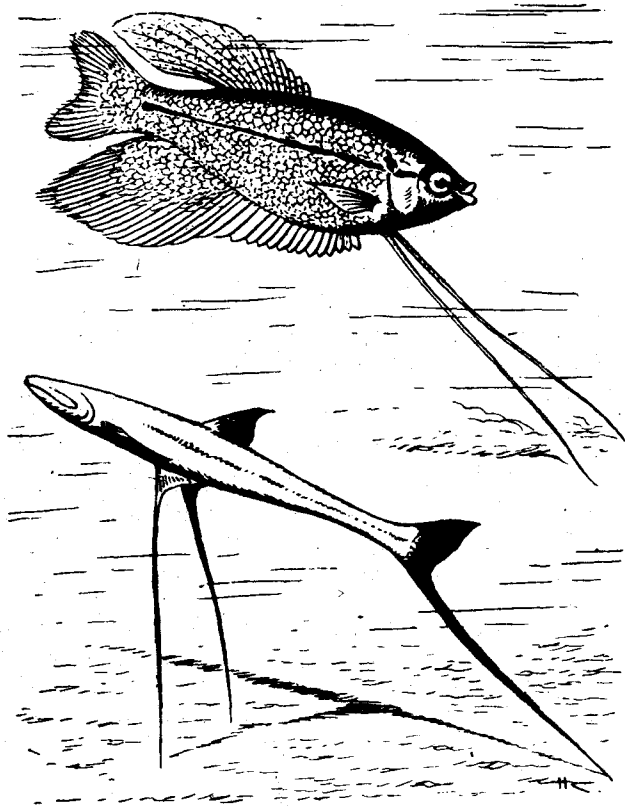


Рис. 120. Удлиненные лучи плавников, служащие органами осязания. Вверху — гурами *Osphronemus* (Perciformes); внизу — *Benthosaurus* (Scopeliformes)

для отцеживания пищевых объектов; кишечник, как правило, короткий, желудок обычно обособлен; к этой группе относятся хищники: судак, сом, щука и многие другие;

2) рот в виде присоски — челюстей нет, зубы в виде ороговевших бугорков; на языке тоже есть «зуб», который и служит основным органом вгрызания; к этой группе относятся полупаразиты — максины и миноги;

3) рот всасывательный — в виде более или менее

длинной трубки, иногда выдвижной, как правило, без зубов; служит обычно для питания донными беспозвоночными, реже беспозвоночными толщи воды; к этой группе относятся, например, *Mormyridae*, лещ, морские иглы и ряд других;

4) рот дробящий — иногда в виде клюва (кузовки), с мощными зубами в виде пластин (скаты, орляки) или шипов

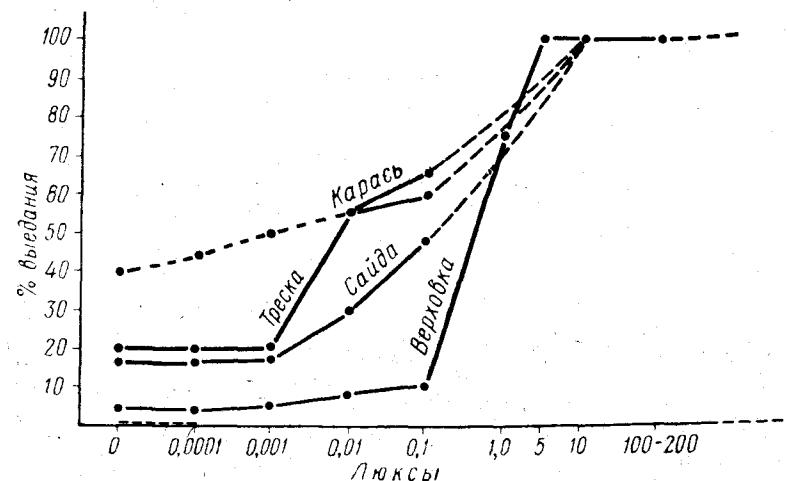


Рис. 121. Интенсивность выедания бокоплавов треской и сайдой, а также дафний — обыкновенным карасем и верховкой при разных освещенностях (за 100% принято выедание при 100 люксах) (из Гирса, 1960)

(зубатки); служит, как правило, для раздробления твердых панцирей беспозвоночных — моллюсков, иглокожих, кораллов;

5) рот планктоноед — обычно большой или средней величины, как правило, невыедливой; зубы мелкие или вовсе отсутствуют; жаберные тычинки длинные, действующие как сито (рис. 123). К этой группе относятся сельди, сиги, некоторые карповые и др.;

6) рот перифитноед, питающегося растительными обрастаниями, — расположен на нижней стороне головы, имеет вид поперечной щели; нижняя губа несет обычно острый режущий край, иногда одетый роговым чехликом; зубов, как правило, нет; к этой группе относятся подуст, храмуля, некоторые маринки и т. п.

Эти основные типы строения рта связаны между собой рядом переходов. Как исключение, у некоторых рыб в связи с переходом к паразитическому образу питания ротовое отверстие редуцируется; так, самцы многих *Ceratiidae*, как, например, глубоководной рыбы *Edriolichnus schmidtii* Regan, сростаются кожей ротового отверстия и языка с телом самки и питаются за

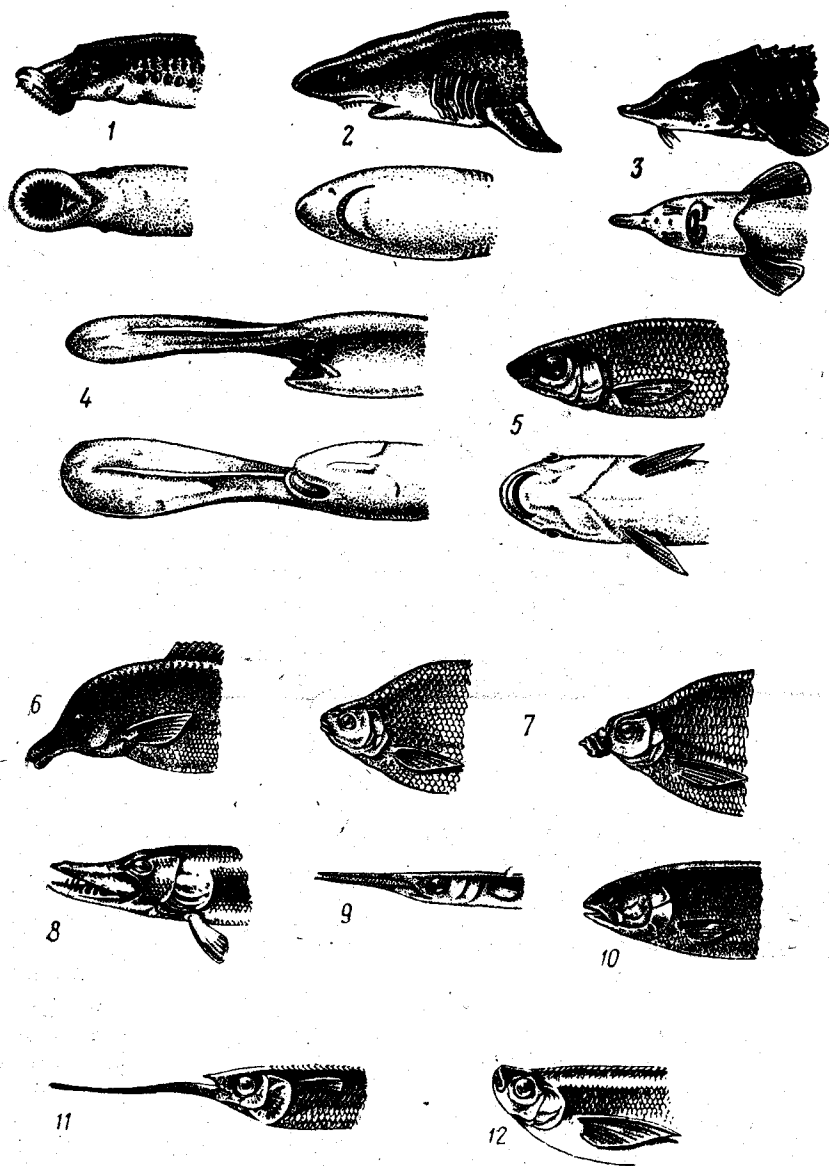


Рис. 122. Различные типы ртов у рыб и круглоротых:
1 — минога; 2 — акула; 3 — осетр; 4 — веслонос; 5 — подуст; 6 — мормирус; 7 — лещ; 8 — щука; 9 — сарган; 10 — лосось; 11 — полурыл; 12 — чехонь

счет тех соков, которые поступают из кровеносных сосудов самки. Кишечник у этих рыб дегенерирует. Самки же питаются нормально, как и другие рыбы, и органы пищеварения у них не претерпевают изменений.

В связи с характером питания различается не только строение, но и положение рта (рис. 124). Рот может быть верхний,



Рис. 123. Жаберные тычинки планктоноядных и хищных рыб (слево направо): невского сига *Coregonus lawareti* (L.); муксуна *Coregonus muksun* (Pall.); судака — *Lucioperca lucioperca* (L.). Первые два вида питаются раковым планктоном. Для сравнения дана жаберная дужка хищника-судака

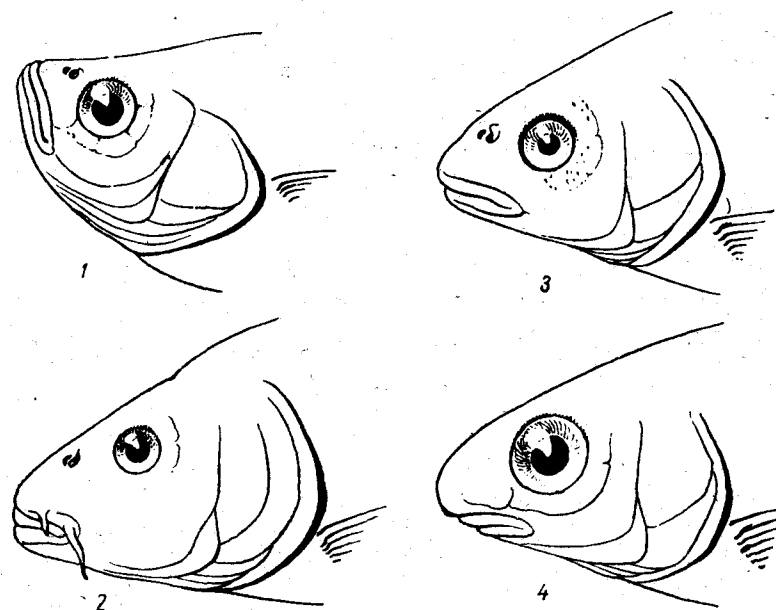


Рис. 124. Различное положение рта у карповых рыб (сверху вниз):
1 — верхний рот — чехонь *Pelecus cultratus* L.; 2 — конечный рот — сазан *Cyprianus carpio* L.; 3 — полунижний рот — вобла *Rutilus rutilus caspicus* (Jak.); 4 — нижний рот — остролучка *Capetobrama kuscharewitschi* (Kessl.)

т. е. лежать выше оси тела (у чехони); конечный, расположенный на оси тела (у ельца, сельдей и многих других рыб); нижний, расположенный с нижней стороны тела (у скатов, осетровых и многих других).

Способ захвата пищи рыбами весьма различен. Большинство хищников хватает свою добычу целиком, иногда поперек тела, слегка придавливая и затем выбрасывает, чтобы снова схватить с головы. Некоторые хищники, например африканский чешуйчатник — *Protopterus*, пиранья — *Rooseveltiella*, выкусывают куски мяса у своей жертвы. Очень многие бентосоядные и планктоноядные рыбы всасывают свою пищу вместе с током воды в ротовую полость. Наконец, рыбы, питающиеся растительными обрастаниями, соскабливают их при помощи своей обычно приостренной нижней губы. Некоторые кузовки и карповые рыбы, питающиеся сидячими животными, откусывают их от субстрата.

Строение глотки также тесно связано с особенностями питания рыб. Как указывалось, число и строение жаберных тычинок может быть весьма различным — от немногочисленных небольших жестких бугорков у хищных рыб до сложной сети частых тычинок у толстолобика — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), питающегося планктонными водорослями. У кефалей — *Mugilidae* — мускулистая глотка приспособлена для спрессовывания пищевого комка, состоящего из детрита и растительности. У ряда рыб развиваются зубы на глоточных костях. У некоторых они имеются и на верхне- и нижнеглоточных костях, как, например, у губанов — *Labridae*, или только на нижнеглоточных, как, например, у карповых — *Cyprinidae*.

Э. Геккель (1843) [Васнецов (1939)] разделяет нижнеглоточные зубы карповых по характеру строения, связанного с их функцией, на четыре типа: 1) выдолбленные — *excavati*, тип усач, 2) жевательные — *masticatorii*, тип сазан, 3) крючковые с жевательной площадкой — *uncinato submolares*, тип лещ, 4) крючковые без жевательной площадки — *uncinato conici*, тип голавль и жерех (рис. 125). В свою очередь, эти типы подразделяются на ряд более дробных. Над нижнеглоточными зубами на нижней стороне мозгового черепа у карповых рыб имеется образование из рогового эпителия в виде небольшой мозоли — так называемый жерновок. В сочетании с жерновком и работают нижнеглоточные зубы.

Глоточные зубы меняются и в онтогенезе рыбы в связи с возрастными изменениями в составе пищи. У личинок леща и сазана они конические, у взрослого леща — крючковые с жевательной площадкой, а у взрослого сазана — жевательные.

С особенностями ротового и глоточного аппарата тесно связано и строение кишечника. Хищники имеют большой рот, короткие и редкие жаберные тычинки, большой желудок, обычно

большое число пилорических придатков и короткий кишечный тракт. Связь между числом жаберных тычинок и пилорических придатков хорошо видна на примере каспийских сельдей (табл. 24).

Размеры желудка у рыб находятся в теснейшей связи с характером питания и, в первую очередь, с величиной добычи. У рыб, заглатывающих крупную добычу или потребляющих сра-

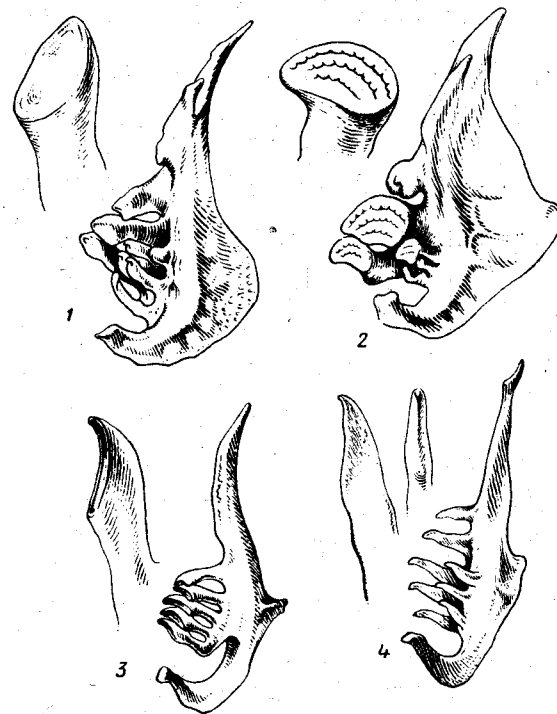


Рис. 125. Глоточные зубы карповых рыб:
1 — аральский усач *Barbus brachycephalus* Kessl.; 2 — сазан *Cyprinus carpio* L.; 3 — лещ *Abramis brama* (L.); 4 — жерех *Aspius aspius* (L.).

зу большое количество корма, желудок обычно большой. У хищных рыб в желудке происходит не только разрушение пищевого комка и его частичное переваривание, но нередко и убивание жертвы, причем в этом процессе важную роль играет соляная кислота. Функция часто многочисленных у хищников пилорических придатков, видимо, прежде всего связана с нейтрализацией пищи, переходящей из желудка в кишечник, ибо, как известно, в желудке рыб реакция кислая, а в кишечнике — щелочная.

В пилорических придатках также происходит всасывание, кроме того, они несут ферментативную функцию. Число пилори-

Таблица 24

Связь между характером питания и числом тычинок и пилорических придатков у каспийских сельдей (по Световидову, 1953)

Вид сельди	Среднее число жаберных тычинок	Среднее число пилорических придатков	Характер пищи
Долгинка <i>Caspialosa brashnikovi</i>	34,2	51,2	Рыба
Большеглазый пузанок <i>Caspialosa saposhnikovi</i>	30,4	45,9	Рыба
Бешенка <i>Caspialosa kessleri</i>	72,4	48,2	Рыба и планктон
Волжская сельдь <i>Caspialosa volgensis</i> . . .	125	44,3	Рыба и планктон
Каспийский пузанок <i>Caspialosa caspia</i>	116,0	40,8	Планктонные ракообразные

ческих придатков в связи с характером питания варьирует и в пределах одного и того же вида. Так, питающийся преимущественно рыбой белый байкальский хариус имеет в среднем 19,1 пилорических придатка, а питающийся бокоплавками и ручейниками черный хариус — 15,3 (Световидов, 1953).

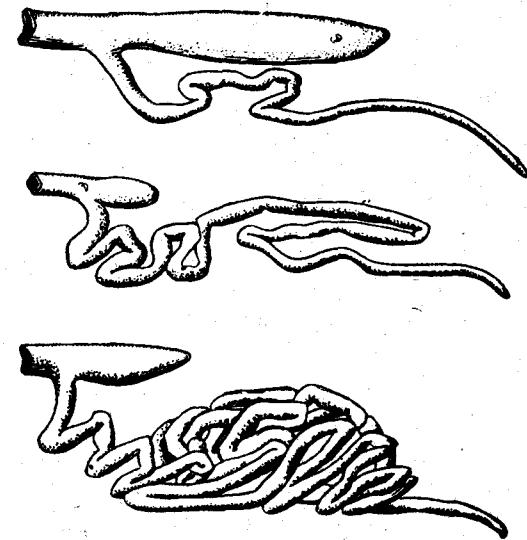


Рис. 126. Кишечники различных представителей семейства Cichlidae (Perciformes) (сверху вниз): хищник — *Cichla temensis* Gumboldt; животноед — *Geophagus brasiliensis* Quoy et Gaimard; растительноядный — *Tilapia heudeloti* Dumeril (из Pellegrin, 1921)

С характером питания тесно связана и длина пищеварительного тракта. У рыб, не имеющих желудка (карповые), у животнойядных кишечник составляет менее 100% от длины тела, а у растительноядных — более 100%. У взрослых карповых рыб относительная длина кишечника варьирует от 60% длины тела у индийской *Chela bacaila* Нап. до 1500% у амурского толстолобика — *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) (Дас и Мойтра, 1958). Сходная картина наблю-

дается и у рыб, имеющих желудок. Как видно из приведенного рис. 126, у разных представителей семейства Cichlidae хищник *Cichla temensis* Gumb. имеет наибольший желудок и короткий кишечник, а у растительноядного *Tilapia heudeloti* Dumeril желудок маленький, а кишечник длинный.

Увеличение всасывательной поверхности кишечника достигается у рыб не только путем его удлинения. У древних рыб (акулы, осетровые, костные ганоиды) увеличение всасывающей поверхности кишечника достигается за счет спирального клапана; у некоторых других рыб, например, у питающегося во взрослом состоянии детритом амурского подуста — *Xenocypris macrolepis* Blkr. — за счет образования продольных складок в кишечнике.

Существенные изменения происходят в строении и функции кишечника по мере роста рыбы. Так, у личинки толстолобика —

Hypophthalmichthys, питающейся зоопланктоном, кишечник короткий, составляющий менее 100% длины тела (рис. 127), а у взрос-



Рис. 127. Возрастные изменения кишечного тракта белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) (из Веригина, 1950)

1 — кишечник личинки длиной 8 мм (III этап); 2 — кишечник личинки длиной 9 мм (IV этап); 3 — кишечник личинки длиной 11 мм (конец IV этапа); 4 — кишечник личинки длиной 14,5 мм (конец V этапа); 5 — кишечник малька длиной 15,5 мм (начало VI этапа); 6 — кишечник малька длиной 58 мм (конец VI этапа); 7 — кишечник малька длиной 52 мм (начало VII этапа); 8 — кишечник особи длиной 243 мм; а — вид слева; б — вид справа; б — вид его слева с отвернутыми на ту же сторону петлями правой стороны

лого толстолобика, он, как отмечалось выше, в 15 раз превышает длину тела (Веригин, 1950). Естественно, что характер действия ферментов у мирных и хищных рыб также различен (табл. 25).

Ферменты кишечного тракта хищных и мирных рыб
(по Вундер, 1936)

Характер питания	Орган	Ферменты, переваривающие		
		углеводы	жиры	белки
Хищные рыбы (с желудком)	Желудок	—	—	Пепсин, соляная кислота
	Пищеварительные железы	Амилаза	Липаза	Трипсин
	Кишечник	—	—	Энтерокиназа, эрепсин
Мирные рыбы (без желудка)	Пищеварительные железы	Амилаза, мальтаза	Липаза	Трипсин
	Кишечник	—	—	Энтерокиназа, эрепсин

У хищных и мирных рыб различается не только характер распределения ферментов, но и сила их действия. Так, у сазана — *Cyprinus caprio* L. — переваривающая углеводы амилаза действует в 150 раз сильнее, чем у щуки.

Меняется активность ферментов и у одной и той же рыбы. У хищных рыб сильно возрастает кислотность соков желудка после заглатывания жертвы. Так, например, у керчака — *Myoxocephalus scorpius* L. — в пустом желудке pH=4,0—7,4, а в желудке, наполненном пищей, pH снижается до 2,8—2,2, т. е. кислотность резко возрастает.

Варьируют у рыб и некоторые другие свойства ферментов: так, у близких форм Арктики и умеренных широт изменяется холодоустойчивость некоторых ферментов (трипсин), которые, как правило, у холодноводных рыб более холодостойки, чем у рыб, живущих в более теплых водах (Коштоянц и Коржуев, 1934). Наблюдаются изменения ферментативной активности и в онтогенезе рыбы. Так, у личинок сазана в кишечнике появляются специальные клетки, которые выделяют ферменты, переваривающие ракообразных (*Cyclops* и *Daphnia*) еще до развития поджелудочной железы, выделяющей у взрослых рыб необходимые ферменты.

У мирных и хищных рыб различен не только химизм пищеварительного процесса, но не одинакова и механика разрушения пищевого комка. В то время как у хищных рыб разрушение пищевого комка происходит только в желудке (треска, бычки *Cot-*

tidae), у мирных рыб разрушение пищевого комка, даже при наличии желудка, как, например, у речной камбалы — *Pleuronectes flesus* L., — происходит и в кишечнике (Карпевич и Бокова, 1936—1937).

Величина кусков пищи, заглатываемых разными видами хищных рыб, также сильно варьирует. Иногда, особенно у глубоководных рыб, как, например *Chiasmodon*, жертва может в два и более раза превышать размеры хищника. Отношение величины кормового объекта и хищника даже у одного и того же вида бывает подвержено сильным изменениям. Обычно у большинства хищников по мере их роста число кормовых объектов, находящихся одновременно в желудке, уменьшается, а относительная величина отдельного съеденного организма увеличивается.

Так, молодь щуки на первых этапах активного питания потребляет в пищу планктонных ракообразных и успешно развивается за их счет. Но очень скоро расход энергии на добывание ракообразных у щуки начинает превышать их калорийность, и щука переходит на питание молодью рыб. Если щуку искусственно задержать на питании планктонными ракообразными, то она постепенно перестает расти и в конце концов погибает. И у взрослой щуки по мере роста происходит дальнейшее увеличение относительных размеров жертвы (рис. 128).

У некоторых других рыб, наоборот, относительный размер пищевых объектов по мере роста уменьшается. Так, мы уже говорили, что личинки толстолобика питаются планктонными ракообразными, а взрослые — планктонными водорослями, главным образом, диатомовыми.

Линейные размеры пищи теснейшим образом связаны и с ее формой. Хищные рыбы потребляют, например, прогонистых рыб, несколько больших размеров, чем высокотелых.

Количество потребляемого рыбой корма зависит от ряда причин, из которых основными являются калорийность потребляемого корма и количество энергии, затрачиваемое рыбой на его добывание. О ценности для данного вида рыбы того или иного корма судят по величине кормового коэффициента.

Кормовой коэффициент — это отношение съеденного рыбой корма к приросту веса. Так, для взрослого судака — *Lucioperca*

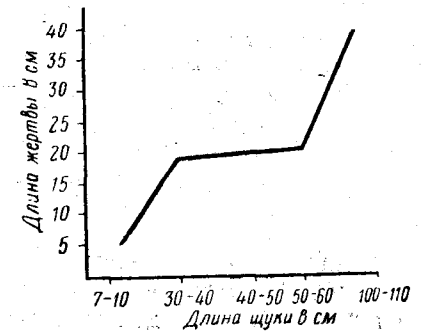


Рис. 128. Изменение относительных размеров жертвы у щуки по мере ее роста

lucioperca L.— при питании рыбой прирост единицы веса достигается при потреблении семи весов пищи. Вобла — *Rutilus rutilus caspicus* (Jak) — при питании моллюсками дает прирост единицы веса при потреблении 40—43 единиц корма, а при питании смешанным кормом (ракообразные + моллюски) — 20—26.

Кормовой коэффициент сильно меняется и в связи с концентрацией кормовых организмов. Так, кормовой коэффициент молоди севрюги при концентрации 1 030 диапомусов на литр равен 8,8, а при концентрации 5 134 рачков на литр — 4,1 (Карзинкин, 1952). Кормовой коэффициент сильно меняется по мере роста рыбы. С ростом у рыбы соотношение поддерживающей и продуцирующей части корма меняется в пользу поддерживающего. Продуцирующий корм идет на увеличение массы тела рыбы. Поддерживающим называется корм, за счет которого обеспечивается обмен веществ, но не происходит прироста тела.

У молоди осетра — *Acipenser guldenstädtii* Brandt. — кормовой коэффициент при кормлении ракообразными с ростом рыбы меняется следующим образом (Карзинкин, 1952):

Возраст рыбы от начала внешнего питания (в сут- ках)	3—11	21	31	36	74—81
Кормовой коэффициент .	2,1	2,7	2,8	4,0	5,1
Коэффициент продуктив- ного действия	2,5	2,3	2,4	3,0	2,5

Однако для суждения о действительной ценности кормов и их усвоении более правильное представление дает коэффициент продуктивного действия, который представляет собою количество питательных веществ, продуцирующее единицу прироста соответствующих веществ. Этот коэффициент обычно выражается как отношение сухого веса съеденного корма к приросту сухого веса рыбы.

Кормовой коэффициент и продуктивное действие кормов зависит и от того, какой процент съеденной пищи усваивается. При обильном питании усваивается обычно меньшая часть корма, чем при скудном питании.

Для суждения о накормленности рыбы обычно пользуются индексом наполнения кишечника, который представляет собою отношение сырого веса содержимого пищеварительного тракта к весу тела рыбы. Причем одни исследователи выражают эту величину в процентах (Никитинский, 1929 и др.), а другие — в десяти тысячных долях (Зенкевич, 1933; Шорыгин, 1952 и др.).

Для представления же об интенсивности питания рыбы необходимо знать не только величину индекса наполнения, но так-

же суточный ритм питания и скорость прохождения пищи через кишечник (Новикова, 1949).

Суточный ритм питания зависит, как указывалось выше, от способа ориентировки рыбы на пищу, но он очень тесно связан и с поведением кормовых объектов. От поведения кормовых объектов в значительной степени зависит не только ритм питания, но и суточная динамика состава пищи. Так, в Аральском море лещ ночью интенсивно поедает выползающих к поверхности грунта личинок хирономид, которые днем уходят в более глубокие слои грунта, и днем он ест преимущественно бокоплавов, которые ночью поднимаются от дна в поверхностные слои воды. Ритмика в питании имеет место как у рыб, питающихся крупной добычей, так и у рыб, поедающих мелкий корм.

Но периодичность в потреблении корма у разных рыб оказывается различной. Так, у воблы потребление корма происходит примерно каждые четыре часа (Бокова, 1940), а у хищных рыб, заглатывающих крупную добычу, перерывы в потреблении пищи могут быть больше суток.

Количество потребляемого за день корма зависит, так же как и годовой рацион, от качества корма. Так, сеголетки щуки съедают в день циклопов в количестве 160—175% своего веса, энхитрей — 150—330%, мотыля — 150—250%, бокоплавов — 110—120%, рыбы — 30—50% (Scholz, 1932). Взрослая каспийская вобла при температуре воды 20°С потребляет моллюсков Dreissena в количестве — 28, 43% веса своего тела, а ракообразных Mysidae — 17% (Бокова, 1940).

Интенсивность потребления корма находится в теснейшей связи с состоянием самой рыбы. Очень многие рыбы прекращают питание во время размножения. Нагулявшаяся упитанная рыба обычно питается менее интенсивно, чем худая. Так, например, в Аральском море осенью лещ, коэффициент упитанности которого — 2,3, имеет индекс наполнения кишечника в среднем 197‰, а лещ, коэффициент упитанности которого 2,5, имеет индекс наполнения в среднем всего 86‰, т. е. питается вдвое менее интенсивно. Как известно, многие проходные рыбы прекращают питание во время миграции вверх по реке (см. выше).

Сезонная ритмика в потреблении пищи вырабатывается и как приспособление к изменению абиотических условий. Как отмечалось выше (см. стр. 273), ухудшение кислородных условий в подледный период вызывает прекращение питания бентосоядных рыб. Интенсивность питания меняется и в связи с изменениями кормовой базы. Так, например, в дельте Волги взрослый обыкновенный сом — *Silurus glanis* L. — съедает от 62 до 68% своего годового рациона в течение одного весеннего месяца. Такая концентрация интенсивного питания связана с подходом воблы в низовье Волги на нерест. У неполовозрелого сома наиболее интенсивное питание, в отличие от взрослого, приходится

не на весну, а на лето: его пищей служит, в первую очередь, молодь других рыб (Фортунатова, 1955) (рис. 129). Таким образом, обеспеченность рыбы пищей меняется в течение года и с этим в значительной степени связана сезонная ритмика питания.

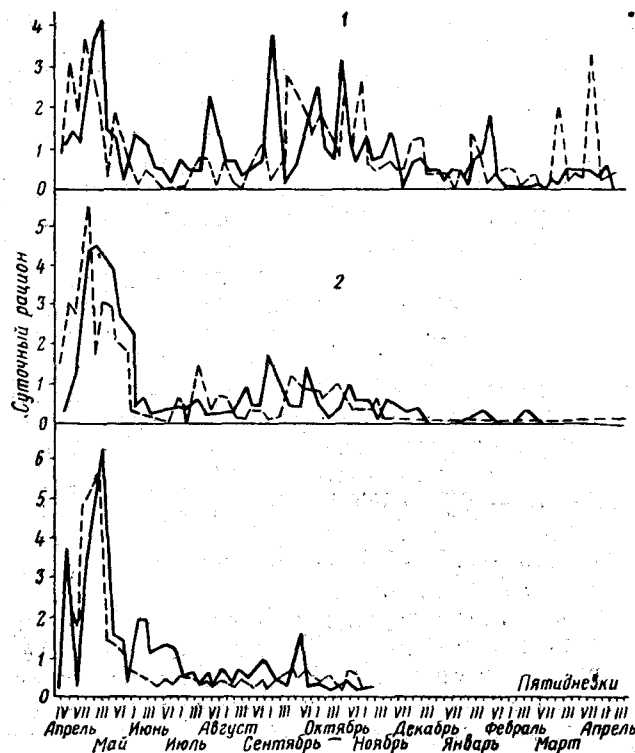


Рис. 129. Сезонная ритмика питания некоторых хищных рыб в дельте Волги (по Фортунатовой, 1955):
1 — щука; 2 — судак; 3 — сом. Сплошной линией обозначен рацион питания в 1949—1950 гг., пунктирной в 1948—1949 гг.

Под обеспеченностью пищей¹ надо понимать не только присутствие в водоеме доступных для потребления рыб кормовых организмов, но и наличие условий, обеспечивающих рыбе возможность усвоения корма и построения из него своего тела.

Если вид формировался в условиях стабильной кормовой

¹ Термин «конкуренция из-за пищи» я считаю неудачным антропоморфизмом, не отражающим сущности биологического явления. В человеческом обществе конкуренция возникает на почве избытка продукта, а в животном мире увеличение напряженности пищевых отношений происходит при недостатке корма.

базы при высокой обеспеченности пищей, то он оказывается стенофагом, т. е. приспособлен питаться узким ассортиментом кормов. Стенофагия обеспечивает виду меньший расход энергии на отыскание, захватывание и усвоение корма. Но в то же время стенофагия связана с ограничением кормовой базы вида. Ибо вид стенофаг, приспособленный к узкому ассортименту кормов, в то же время лишен возможности питаться другими видами корма. Эврифагия вырабатывается как приспособление к нестабильной кормовой базе. Вид эврифаг может питаться более разнообразными кормами, но на добывание каждого вида корма он тратит больше энергии, чем вид стенофаг. Эврифагия и стенофагия есть разные формы обеспечения популяции пищей.

Изменение спектра питания наблюдается у одной и той же популяции в течение года. Обычно период наиболее интенсивного питания приходится на момент появления какого-либо массового корма, который и составляет основу питания. Так, например, у муксуна — *Coregonus muksun* (Pall.) — в летний период спектр питания состоит из семи основных компонентов при индексе наполнения кишечника 58,5; зимой же, когда имеет место основной нагул, в пище имеется всего три компонента, а индекс наполнения поднимается до 112,0 (Пирожников, 1950). Сходная картина отмечена в питании сома в дельте Волги (см. выше).

Сезонные изменения удельного веса воздушных насекомых в пище воблы в Аральском море

Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
33,08	0,08	1,64	8,3	53,0%

В Аральском море лещ весной и осенью держится ближе к берегу и потребляет, главным образом, находящихся там моллюсков, а летом вдали от берега переходит на питание бокоплавами. Вобла в Аральском море вдали от берега летом воздушных насекомых почти не потребляет, так как наличие вертикальной стратификации температуры лишает ее возможности подниматься к поверхности воды; осенью и весной, когда температура воды у дна и у поверхности одинакова, вобла ночью поднимается к поверхности, где питается падающими в воду воздушными насекомыми, главным образом, комарами-толкунцами.

При высокой обеспеченности пищей все рыбы в кормящейся стае питаются сходно; при ухудшении же этих условий рыбы, различающиеся по строению органов, связанных с добыванием пищи, переходят на питание разными кормами. Так, например, все особи обыкновенного пескаря — *Gobio gobio* (L.) — в условиях высокой обеспеченности пищей питаются одним и тем же кормом (рис. 130), а в случае ухудшения этих условий коротко-

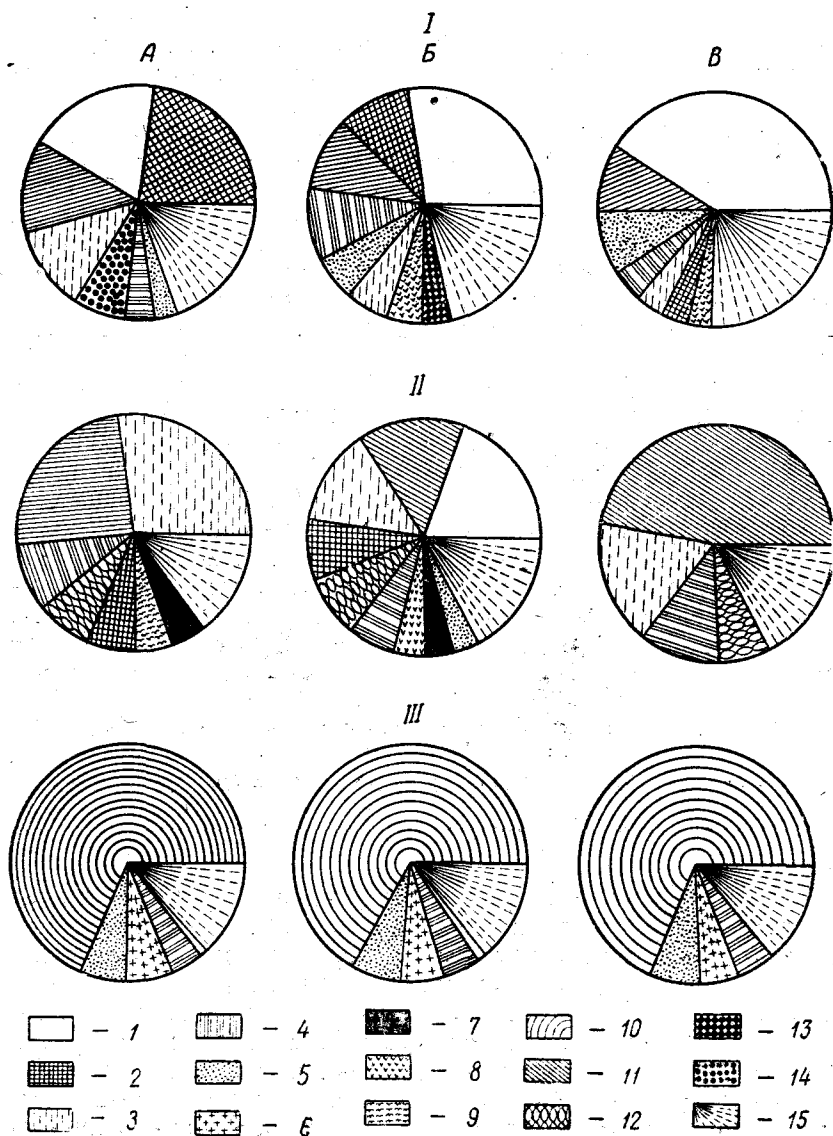


Рис. 130. Спектры питания пескарей в р. Москва (из Никольского и Пикуле-вой, 1958):

I — спектр питания самок в начале июня; II — спектр питания самцов в начале июня; III — спектр питания самок в конце июня. А — «короткоусые» пескари; Б — «среднеусые» пескари; В — «длинноусые» пескари:

Chironomidae larvae: 1 — р. *Chironomus*; 2 — р. *Cricotopus*; 3 — р. *Ablabesmyia*; 4 — р. *Tanytarsus*; 5 — р. *Polypedium*; 6 — р. *Cryptochironomus*; 7 — р. *Tienemanniella*; 8 — р. *Orthocladus*; 9 — *Chironomidae*; pupae; 10 — *Oligochaeta* р. *Limnodrilus*, Ephemeropt. larvae; 11 — р. *Ordella*; 12 — прочие Ephemeroptera larvae; 13 — Hemiptera larvae; 14 — Ostracoda; 15 — прочие организмы

усые особи переходят на один вид корма, а длинноусые — на другой (Г. Никольский и Пикулева, 1958).

✓ Существенным приспособлением для расширения кормовой базы популяции является возрастная изменчивость состава пищи, позволяющая виду в целом осваивать различные корма. Смена корма в онтогенезе не есть только приспособление к увеличению обеспеченности пищей, но эта смена также обусловлена необходимостью соответствия в строении организма и его пищи.

Как видно из приведенных данных, у бычка — *Neogobius fluviatilis pallasi* (Berg) — с возрастом количество в пище различных ракообразных чрезвычайно сильно меняется: количество бокоплавов по мере роста рыбы сильно возрастает, а удельный вес мизид уменьшается (Киналев, 1937).

Изменение удельного веса различных компонентов пищи с ростом *Neogobius fluviatilis pallasi* (Berg.)

Размеры рыбы (см)	5	— 7	— 9	— 11	— 13	— 15
Бокоплавов (%)	16,8		32,0	35,1	67,1	74,4
Мизиды (%)	24,3		11,8	3,0	5,0	0,0

У большинства видов рыб по мере роста с переходом с одного этапа развития на другой происходит расширение спектра питания — увеличение числа компонентов в пище. Это характерно обычно для бентофагов и планктофагов. Примером, иллюстрирующим это положение, может служить увеличение разнообразия пищи у амурского чебака — *Leuciscus waleckii* Dyb. — по мере роста:

Длина рыб (мм)	5	— 10	— 20	— 30	— 40	взрослые
Число компонентов в пище	2	7	8	8		12

Иная картина наблюдается только у тех растительноядных рыб, у которых в онтогенезе имеет место переход с животного питания на растительное, так что обеспеченность пищей, в отличие от предыдущей группы рыб, оказывается большей у рыб старших возрастов. Примером может служить изменение спектра питания у детритофага — *Xenocypris macrolepis* Blkr., у которого на этапах питания животной и смешанной пищей разнообразие пищи больше, чем при питании детритом:

Размеры рыбы (см)	1,0	— 2,5	— 3,5	— 4,5	— 5,5	— 8,0	— 9,0	— 10	взрослые
Число компонентов в пище	6	4	4	4	—	3	2		2

При снижении обеспеченности пищей у рыб часто происходит увеличение изменчивости роста и размерного состава, в результате достигается расширение спектра питания популяции

в целом, так как мелкие рыбы питаются одним кормом, а более крупные переходят на другую пищу (Поляков, 1958). Это позволяет популяции в целом осваивать больший ассортимент кормов.

Существенным приспособлением к увеличению обеспеченности популяции кормом является расхождение в составе пищи самцов и самок. Часто это расхождение связано и с различиями в строении органов пищеварения, например, в числе пилорических придатков, как у некоторых лососей. У чебачка — *Pseudorasbora parva* Schl. — самцы в большем количестве потребляют личинок комаров родов *Glyptotendipes* и *Gricotopus*, а самки — комаров рода *Limnochironomus*; у леща в Азовском море, как указывалось, самцы в большем количестве поедают *Hypaniola kovalevskii* Annenk., а самки — *Nereis succinea* Leuckart — и личинок хирономид.

Многие рыбы, особенно планктофаги, питаются стаями (см. выше стр. 92); в стае эти рыбы легче находят корм и питаются более интенсивно. Бентофаги и многие хищники, наоборот, в стае питаются менее интенсивно, чем в одиночку. Для леща отмечено (Воробьев, 1937), что его молодь при больших

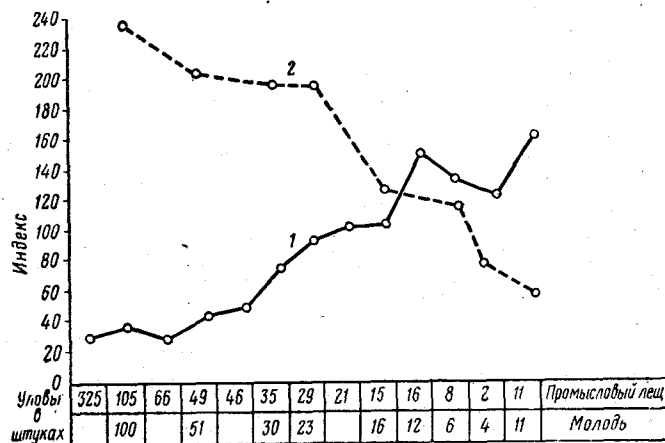


Рис. 131. Изменение интенсивности питания леща в связи с величиной его концентрации на местах питания: 1 — взрослые; 2 — молодь (из Воробьева, 1937)

концентрациях питается более интенсивно, чем при малых, взрослая же рыба, наоборот, снижает интенсивность питания при значительных концентрациях (рис. 131). Как и у леща, у трески с увеличением концентрации взрослых особей уменьшается интенсивность потребления пищи (Зенкевич, 1931).

Золотые рыбки в стае питаются менее интенсивно, чем в оди-

ночку, американский же сомик — *Amiurus nebulosus* Le Sueur. — наоборот (Г. Никольский и Кукушкин, 1943).

Рыба выбирает те кормовые объекты, которые она легче может захватить, т. е. к питанию которыми она приспособлена.

В известной степени условно по отношению рыбы к пище последнюю можно разделить на несколько категорий: 1) основная пища — та, которой рыба обычно кормится, составляет основное содержимое кишечника; 2) второстепенная пища, постоянно встречаемая в кишечнике рыбы, но в менее значительном количестве; 3) случайная пища — лишь изредка попадает в кишечнике рыбы. Кроме вышеуказанных видов пищи, необходимо выделить вынужденную пищу, на которую рыба переходит в результате отсутствия основной.

Для определения избирательности рыбы по отношению к тому или иному виду пищи вычисляется индекс выбора, получаемый путем деления процента объекта питания в кишечнике рыбы на процент этого объекта в том сообществе, где рыбы кормятся (для планктоноядных рыб — в улове планктонной сетки, для бентосоядных — в пробе, взятой дночерпателем, и для хищников — в улове тралом). Если индекс выбора больше единицы — это значит, что кормовой объект рыбой выбирается, если же меньше единицы, то избегается (Шорыгин, 1939; Желтенкова, 1939 и др.). Но при пользовании индексом выбора к нему нельзя подходить механически — необходимо учитывать ряд факторов, часто искажающих истинную картину. В первую очередь, нужно обратить внимание на качество орудий лова, которыми производится сбор. Так, например, медленная тяга трала позволит более быстрым рыбам уйти из него, что исказит соотношение видов жертв в сообществе, а тем самым индекс выбора. Дночерпатель, опускаемый на дно, очень часто разгоняет током воды придонных животных, главным образом, ракообразных, что также искажает действительное соотношение кормовых объектов. Все же во многих случаях, пользуясь индексом выбора, удается получить весьма интересные данные. Так, например, для судака в открытых частях Аральского моря основным кормом является чехонь, индекс выбора которой дает огромную величину — 24,2; в то же время для леща в пище судака индекс выбора получается равным 0,37, т. е. лещ судаком в качестве пищи явно избегается. У каспийской воблы излюбленными объектами питания являются *Dreissena* (индекс — 13,5), *Adacna minima* (7,3) и *Cogorhiidae* (39,3).

Естественно, что индекс выбора зависит и от поведения кормового объекта, и от абиотических условий, в которых рыба кормится, и от состояния самой рыбы. Так, например, разные рыбы, питающиеся бентосом, проникают на разную глубину в толщу грунта. Из наших пресноводных рыб наиболее глубоко

в грунт проникает сазан (Суетов, 1939) (рис. 132). Естественно, что доступность корма зависит и от плотности грунта. В более мягкие грунты рыба может проникать более глубоко (рис. 133). Обеспеченность рыбы пищей, а тем самым и величина стада

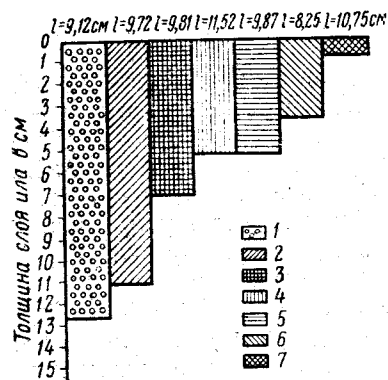


Рис. 132. Проникновение в толщу грунта различных видов бентосоядных рыб (из Суетова 1939):

1 — карп; 2 — ерш; 3 — линь; 4 — лещ; 5 — плотва; 6 — карась; 7 — окунь

возможным (Карзинкин, 1935, 1952), хотя, конечно, величина биомассы кормовых объектов несомненно является одним из показателей рыбной продуктивности водоема. Подробно методика изучения питания и пищевых отношений рыб рассмотрена в «Руководстве по изучению рыб в естественных условиях» (1961).

Вопросы, связанные с питанием рыб, имеют огромной важности хозяйственное значение. С ними приходится сталкиваться при разрешении почти всех главнейших проблем, связанных с вопросами сырьевой базы рыбной промышленности.

Рациональное прудовое хозяйство немислимо без знания основных воп-

росов питания рыб. Нормы посадки рыбы в пруд, необходимость и величина подкорма, изменение величины подкорма в течение сезона нагула рыбы и целый ряд других вопросов неразрывно связаны с биологией питания рыбы.

Рыбохозяйственная таксация водоемов не может быть успешно проведена, если не будут учтены кормовые ресурсы водоемов, их распределение и сезонная динамика, а также использование их рыбами.

Акклиматизационные работы по заселению водоема как рыбами, так и кормовыми объектами должны проводиться только после детального изучения пищевых взаимоотношений и кормовой базы рыб в водоеме.

Поисковые работы, проводимые для выяснения распределения в море промысловых рыб, сейчас в значительной степени базируются на знании распределения кормовых объектов.

Построение рациональной эксплуатации стада промысловой рыбы оказывается невозможным без знания характера использования рыбой ее кормовой базы и характера ее взаимоотношений как с рыбами, потребляющими те же корма, так и с хищниками.

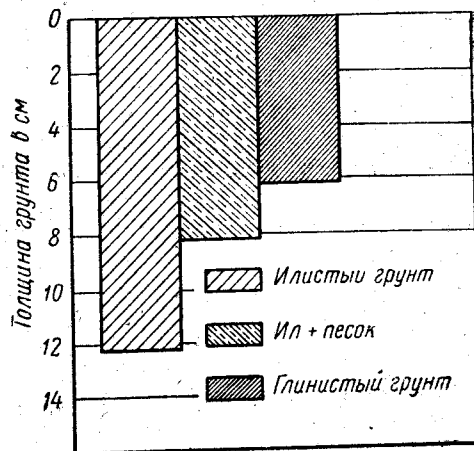


Рис. 133. Проникновение карпов в толщу различных грунтов при поисках корма (из Суетова, 1939)

ЗНАЧЕНИЕ РЫБЫ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВАНИЯ РАЦИОНАЛЬНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

Рыба имеет в жизни человека огромное значение, являясь важнейшим видом белковой пищи и давая некоторые другие виды полезной продукции. Общий мировой вылов рыбы и других водных организмов достиг сейчас огромной величины — более 300 млн. ц. В белковом рационе человека в разных странах рыба составляет от 17 до 83%. В экономике очень многих стран рыба играет важнейшую роль. Мировой вылов рыбы все увеличивается.

С 1938 по 1960 г. вылов рыбы увеличился почти вдвое (см. табл. 26). Основной мировой улов рыбы получается за счет морских вод, пресные воды дают только около 10% мирового улова (правда, по качеству пресноводные рыбы стоят, как правило, выше морских). На первом месте по величине уловов стоят сельдевидные рыбы, которые дают за разные годы от 23 до 26% мирового улова, далее следуют тресковые — 15—18%. Благополучие многих народов связано с рыбным хозяйством. Человек оказывает на ихтиофауну как прямое, так и косвенное влияние. Прямое влияние выражается в форме и размерах вылова, а косвенное — через изменения режима водоема.

Вылов оказывает на стадо промысловой рыбы очень большое воздействие. Разрежая стадо, вылов изменяет условия питания оставшейся части стада. Чрезмерный вылов нарушает самовоспроизводство стада и приводит к перелову.

Перелов в биологическом смысле есть такое состояние стада, когда вследствие чрезмерного вылова количество имеющих возможность размножаться производителей при оптимальных (средних) условиях не обеспечивает воспроизводство стада, т. е. когда воспроизводительная способность популяции не может компенсировать убыль в результате вылова.

Перелов в экономическом смысле — такое состояние стада объекта промысла, когда в результате чрезмерного вылова пого-

Таблица 26

Мировой улов по данным ФАО

	1938	1948	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	Примечание
Общий мировой улов	20,31	19,39	24,10	24,70	26,39	28,31	29,83	30,81	32,13	35,60	37,73	в млн.
Африка	0,44	0,70	1,44	1,57	1,59	1,69	1,82	1,94	1,98	2,10	2,23	метрич. тонн
Сев. Америка	3,15	3,59	3,46	3,52	3,89	3,95	4,33	3,98	3,99	4,27	4,05	
Южн. Америка	0,23	0,43	0,59	0,57	0,65	0,81	0,89	1,15	1,60	2,91	4,32	
Азия	9,35	6,95	9,69	9,96	10,42	11,57	11,93	13,36	14,22	15,38	10,06	
Европа	5,54	6,14	6,93	6,99	7,47	7,69	8,14	7,74	7,61	8,06	7,89	
Океания	0,08	0,09	0,10	0,11	0,11	0,10	0,10	0,11	0,11	0,12	0,13	
СССР	1,52	1,49	1,89	1,98	2,26	2,50	2,62	2,53	2,62	2,76	3,05	

Ежегодник, т. XII, 1960

Ежегодник, т. V, 1954—55

ловье стада сокращается настолько, что промысел становится нерентабельным, т. е. расходы на добычу рыбы начинают превышать ее стоимость.

Примеры сокращения стада промысловой рыбы в результате чрезмерного вылова довольно многочисленны. Характерным примером является история промысла суповой акулы у тихоокеанского побережья США или история промысла тигрового плоскоголова — *Neoplatycephalus microdon* Ogilby — у берегов Австралии.

Косвенное влияние человека на ихтиофауну весьма разнообразно. При вырубании лесов в водоохранной зоне меняется режим стока. Весенний паводок становится более высоким и коротким, а затем наступает значительное обмеление реки, что отражается, в первую очередь, на летне- и осеннерестующих рыбах и на условиях зимовки рыб в реке. Перегораживая реки плотинами и создавая водохранилища, человек, с одной стороны, нарушает условия воспроизводства проходных рыб, преграждая им доступ к местам размножения и уничтожая часто самые нерестилища, так как они оказываются в зоне подпора водами водохранилища и часто заиливаются. С другой стороны, в образовавшихся водохранилищах часто оказываются более благоприятные условия для жизни лимнофильных рыб, чем в прежнем русле, и численность стада этих рыб увеличивается. В то же время условия жизни реофильных рыб часто ухудшаются, и они вынуждены перемещаться в притоки или уходить выше подпора водохранилищем. Наконец, с образованием водохранилищ на реках резко меняется режим стока — в связи с этим изменяются условия размножения полупроходных рыб, например, в низовьях Волги и Дона — таких как лещ, сазан, судак и др. Площади полоев, где происходит нерест, сокращаются, продолжительность их заливания меняется, что, естественно, отражается на воспроизводстве этих рыб. Меняется также и общий объем стока, в связи с чем в замкнутых морях и озерах (Каспий, Арал и др.) может иметь место падение уровня, а в приустьевых участках морей и лиманов, куда впадают зарегулированные реки, повышается соленость. Изменяется также и биосток. Значительная часть биогенных элементов аккумулируется в водохранилищах и перестает выноситься реками в море, в связи с чем кормовая база рыб этих приустьевых районов сильно снижается. Подобное явление имело место, например, в Азовском море в результате строительства Цимлянского гидроузла. Естественно, что снижение кормности отражается на темпе роста, жирности, плодовитости и других свойствах промысловых рыб.

Существенное отрицательное влияние оказывает на рыб и загрязнение водоемов различными веществами (см. выше стр. 79). Загрязнение приводит как к нарушению условий размножения, так и к нарушению обмена веществ у рыбы и гибели

кормовых для рыб организмов. В ряде случаев имеет значение загрязнение водоемов механическими отбросами, например продуктами лесосплава. Отрицательное влияние лесосплава особенно сильно сказывается на тех реках, где нерестуют лососи.

Имеется и много других форм влияния человека на ихтиофауну и рыбные ресурсы водоемов. Соединяя каналами разные бассейны, человек способствует расселению водных организмов. Так, например, по Суэцкому каналу в Средиземное море проникли 12 видов рыб от берегов Эритреи (Экман, 1935). Этим же путем шло расселение и других животных. Не только водохранилища, но и многочисленные другие искусственные водоемы — пруды, ирригационные каналы и др., заселяются рыбами, становятся их местообитанием. Тем самым человек способствует увеличению численности рыб и области их распространения.

Поскольку в белковой пище человека рыба имеет столь большое значение, то, естественно, человек заинтересован вести рыбное хозяйство так, чтобы оно давало максимальную возможную продукцию, т. е. человек заинтересован в организации рационального рыбного хозяйства.

Под рациональным рыбным хозяйством понимается такое ведение хозяйства, при котором обеспечивается получение с рыбохозяйственных угодий максимальной рыбной продукции наиболее высокого качества с минимальной затратой сил и средств. При этом обеспечивается расширенное воспроизводство стада промысловой рыбы. Максимальная продукция является не разовой, а устойчиво повторяющейся из года в год. Надо иметь в виду, что определенному уровню состояния хозяйства соответствует и свой определенный максимум продукции. Чем совершеннее форма ведения рыбного хозяйства, тем выше и производительность рыбохозяйственных угодий, выше продуктивность стада промысловых рыб. Рациональное рыбное хозяйство должно строиться на научной основе.

Ихтиология и, в первую очередь, экология рыб должны обеспечить разработку основных вопросов биологических оснований рыбного хозяйства. Все звенья хозяйственного использования и воспроизводства рыбных ресурсов должны базироваться на знании образа жизни рыбы.

Для обеспечения получения высоких уловов необходимо взять под свой контроль факторы, определяющие как убыль, так и пополнение стада.

Основные причины убыли стада рыбы — это поедание хищниками, гибель от болезней и уничтожение рыб человеком, в первую очередь, путем вылова. Как указывалось выше, популяция каждого вида приспособлена к определенной относительной величине смертности (естественно колеблющейся в зависимости от состояния популяции), поэтому, чем меньше на популяцию промыслового вида воздействие хищников, тем больше

возможное изъятие путем вылова. Следовательно, за счет ограничения воздействия хищников на популяцию промыслового вида часто можно значительно повысить выход промысловой продукции.

Однако нельзя примитивно подходить к решению этой проблемы. Нельзя считать, что если в кишечнике хищника попадает промысловая рыба, то он безусловно подлежит уничтожению. Обычно хищники питаются не только промысловой рыбой, но часто и непромысловыми видами, которые находятся в противоречивых отношениях из-за пищи с промысловой рыбой. Уничтожая хищника, мы таким образом снимаем его воздействие как с промысловых, так и с непромысловых рыб, влияющих на кормовую базу промысловой рыбы. Так, например, в некоторых водоемах Камчатки гольцы — *Salvelinus* — питаются как молодью нерки — *Oncorhynchus nerka* (Walb.), так и колюшкой — *Pungitius pungitius* (L.). Уничтожение гольцов часто приводит к резкому ухудшению условий нагула молоди нерки. Поэтому во многих случаях необходимо идти не путем уничтожения хищников, а путем защиты от них молоди. Способы защиты могут быть различными. В одних случаях можно создавать специальные укрытия для молоди промысловых рыб в виде завалов из камней или заграждений из хвороста, как это делается в некоторых озерах США; в других — необходимо затруднить доступ хищников к местам концентрации молоди. Например, в Амуре серьезным врагом молоди лососей рода *Oncorhynchus* является ленок — *Brachymystax lenok* (Pall.), который питается молодью лососей короткий промежуток времени, главным образом, в момент ее ската из нерестовых рек в море. В это время важно затруднить доступ ленок в мелкие нерестовые реки, куда он идет весной из крупных равнинных рек, в которых проводит зиму. После же ската основной массы молоди проходных лососей ленок, наоборот, будет приносить пользу, поедая в нерестовых притоках многочисленных здесь голянов — *Phoxinus*, питающихся в значительной степени теми же кормами, что и молодь лососей в реке. А поскольку и сам ленок является ценной промысловой рыбой, то его уничтожение тем более нецелесообразно.

В некоторых случаях, особенно когда хищник является стенофагом, питается преимущественно промысловой рыбой, а сам представляет малую промысловую ценность, необходимо ограничение его численности. Особенно важно проводить отлов хищников в то время и в тех местах, где они наиболее интенсивно питаются промысловыми рыбами, например, в дельте Волги в местах выпуска молоди промысловых рыб из нерестово-выростных рыбхозов или в лимане Амура перед устьями нерестовых лососевых рек во время ската молоди лососей. За счет регламентации воздействия хищников (включая и хищников из беспозвоночных животных) можно значительно повысить продуктив-

ность стада промысловой рыбы. Однако разработку мер ограничения воздействия хищников можно осуществлять только на основе знания экологии промысловой рыбы, в первую очередь, ее биотических связей, и экологии хищников, потребляющих в пищу промысловую рыбу, продуктивность стада которой мы предполагаем повысить.

В некоторых случаях существенную роль в системе мероприятий по повышению продуктивности стад промысловой рыбы может играть снижение гибели от болезней. Правда, массовая гибель рыб от болезней обычно не носит регулярного характера, а выражается в виде эпизоотий и носит эпизодический характер. Но иногда вспышки эпизоотий могут нанести очень существенный урон стаду промысловой рыбы. Массовая гибель рыб от болезней имеет место обычно, когда меняются и какие-либо биотические или абиотические связи рыбы. Поэтому контроль за возможностью возникновения эпизоотий и их профилактика должны быть усилены особенно в то время, когда меняются условия жизни рыбы.

Паразитарные и другие заболевания рыб отражаются на продуктивности стада рыбы гораздо сильнее косвенно — через изменения темпа роста и воспроизводительной способности особей. Эта форма влияния имеет, пожалуй, много большее значение, чем непосредственная гибель рыб от болезней. Исключение, конечно, составляют рыболовные заводы и прудовые хозяйства.

Очень важным методом повышения продуктивности стада промысловой рыбы является правильная организация рыболовства. Лов, при котором уничтожается отложенная икра и выведшаяся молодь, а также лов, приводящий к массовой гибели рыбы, например глушение взрывчатыми веществами или отравление, наносят большой урон хозяйству и значительно снижают продуктивность стад промысловых рыб. В большинстве стран с развитым рыболовством имеется специальное рыбохозяйственное законодательство, запрещающее вредные способы и орудия лова. Первые рыбохозяйственные законы возникли очень давно. В Индии рыбохозяйственное законодательство возникло еще до нашей эры. В России первые законы об охране рыбы были изданы при Петре Первом.

Правильная организация рыболовства, обеспечивающая высокую продуктивность стада промысловой рыбы, должна включать не только запреты лова способами, приводящими к массовой гибели рыб и уничтожающими приплод, но и ряд других мероприятий. Очень важной мерой, повышающей продуктивность промысла, является вылов рыбы, когда она достигла наиболее рентабельных для вылова размеров и возраста.

Для того, чтобы обеспечить максимальную, устойчивую из года в год продуктивность стада объекта промысла и наиболее высококачественную продукцию, необходимо определить, при

каком размерном и возрастном составе стада наиболее рационально используются рыбой ее корма и достигается наибольший выход продукции. Для большинства видов рыб, особенно с значительной продолжительностью жизни, максимум вылова должен приходиться далеко не на первую достигшую половозрелости возрастную группу. Например, при переносе основного вылова аральского леща с особей 4-летнего возраста на шестилеток и семилеток, при полном прекращении вылова трехлеток, можно получить прирост вылова леща по весу более чем на 30%. Но для того, чтобы предлагать подобную перестройку вылова леща, необходимо выяснить некоторые вопросы, а именно:

1. Насколько велика естественная смертность в период с 4-до 7-летнего возраста и не приведет ли такое передвижение среднего возраста леща промысловых уловов к большим потерям от естественной смертности. Для аральского леща мы можем ответить на этот вопрос отрицательно.

2. Как отличается потомство, получаемое от лещей разного возраста? Не приведет ли такое изменение в возрастном составе стада к ухудшению качества потомства? Для окончательного ответа на этот вопрос, естественно, необходимо проведение специального исследования, но, судя по размерам икринок у леща разного возраста, мы уже сейчас можем сказать, что до 12-летнего возраста аральский лещ, видимо, дает полноценные половые продукты и повышение размеров допускаемого к вылову леща не дает ухудшения качества потомства.

3. Какой необходим половой состав стада для обеспечения полноценного потомства? Мы знаем, например, что если самцов на нерестилищах не хватает, то снижается количество оплодотворенных икринок, а в некоторых случаях (окунь), видимо, меняется и соотношение полов в потомстве. Так как самцы и самки у большинства рыб бывают разных размеров, то, сдвигая средние размеры рыбы в промысловых уловах в ту или иную сторону, мы будем менять и соотношение полов в стаде. Этот момент необходимо учитывать.

Таким образом, задача биолога — спроектировать желательный размерный и возрастной состав уловов. Это необходимо, в первую очередь, для рыб с длинным жизненным циклом, нерестующих несколько раз в жизни. Для рыб с коротким жизненным циклом и, обычно, однократным нерестом (хамса, килька, бычки, дальневосточные лососи, проходные каспийские сельди) за счет перестройки возрастного состава улова из половозрелого стада обычно нельзя обеспечить значительного (а часто и никакого) прироста выхода продукции.

Реализация промыслом спроектированного желательного размерного состава стада достигается через подбор соответствующих орудий лова (рис. 134), имеющих определенных размеров ячею; организацию лова в определенных местах, где держится

рыба необходимых размеров и т. д. Соответственно, в правилах рыболовства должны быть определены минимальные размеры разрешаемой к добыче рыбы — так называемая «промысловая мера». Для большинства промысловых рыб с длительным жизненным циклом (свыше 6—7 лет) современная промысловая мера должна быть увеличена. Соответственно промысловой мере должны быть установлены и минимальные размеры ячеи как в отцеживающих орудиях лова (невода, тралы, кошельковые невода и др.), так в сетных ловушках (ставные невода, вентеря, скипасти и др.) и объячеивающих орудиях лова (ставные и плавные «жаберные» сети). В некоторых случаях (например, при морском лове лососей) необходимо устанавливать и минимальный размер крючков для лова ярусом. В первом приближении для определения минимальных допустимых размеров ячеи можно пользоваться номограммой Ф. И. Баранова (1933) (рис. 135). Однако размеры добываемых рыб зависят не только от высоты тела, но связаны и с рядом других моментов. Размеры добываемых одной и той же ячеей рыб меняются и в связи с изменением их упитанности, т. е. в течение года. Для отцеживающих орудий отбирающее действие ячеи меняется от того, как раскрыто и сшито орудие лова. Поэтому выяснение характера отбирающего действия (селективности) орудий рыболовства является важной задачей исследований биолога-рыбохозяйственника.

Важнейшим методом повышения продуктивности стад промысловых рыб является вылов рыбы, когда она находится в наиболее товарно ценном состоянии. У большинства рыб их жирность и упитанность очень сильно меняется по сезонам. Это особенно резко выражено у проходных рыб, совершающих большие миграции без потребления пищи, а также у рыб, имеющих переыв в питании во время зимовки.

Так, например, у осенней кеты в устьях Амура содержится жира 11%, а на нерестилищах — только 3%, и качество икры, получаемой в лимане, много выше, чем в среднем течении Амура. У крупной трески количество жира печени в начале лета после нереста составляет всего 3,5% от веса тела, а у нагулявшейся трески зимой оно возрастает до 5,6%. У леща Аральского моря (Бервальд, 1956) только за счет переноса основного вылова с весны на осень достигается прирост в весе улова на 15—20%. К этому надо прибавить большую разницу в жирности. Осенью и в начале зимы аральский лещ много жирнее, чем весной и летом.

Таким образом, перед рыбным хозяйством и ихтиологами стоит задача разработки такого сезонного графика лова и дислокации промысла в пространстве, при которых максимум вылова давал бы наиболее высокосортную рыбу. Для лососей это связано с концентрацией рыболовства в устьях рек и на путях подхода к устьям рек в море. Для леща в этих целях необходим

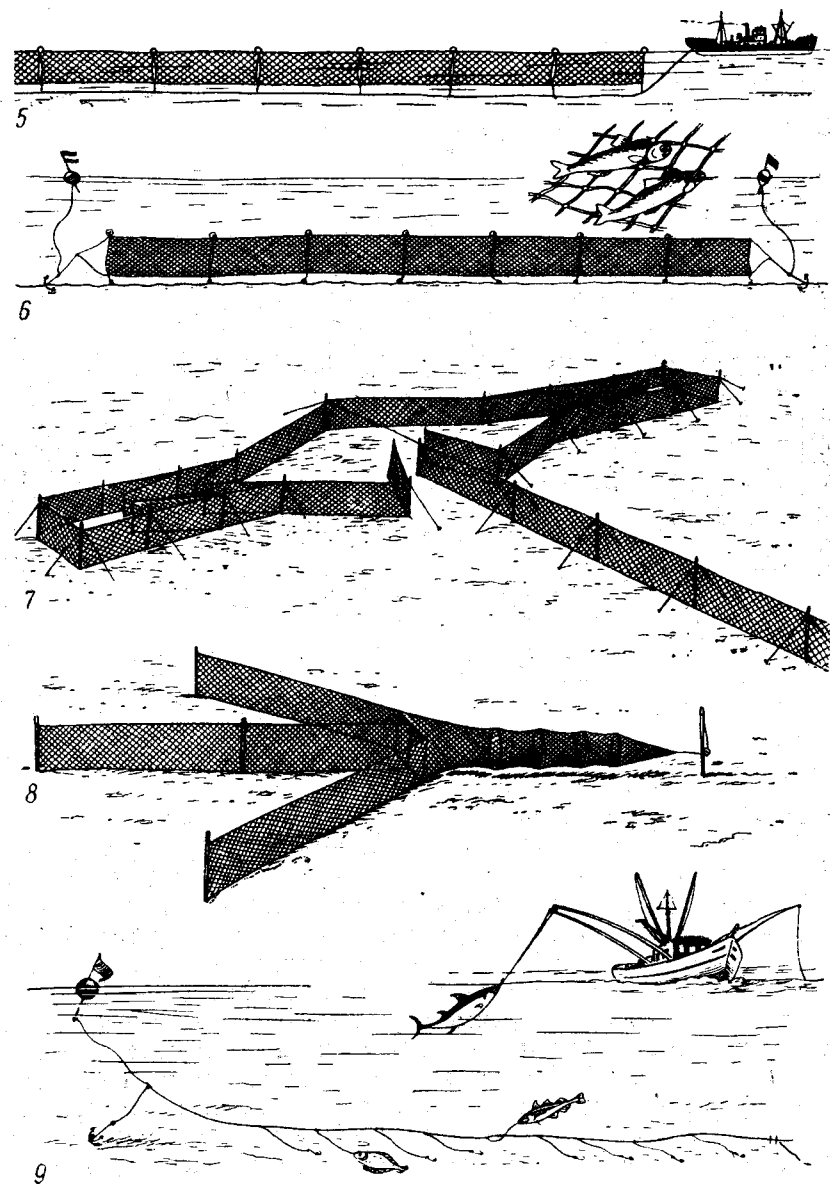
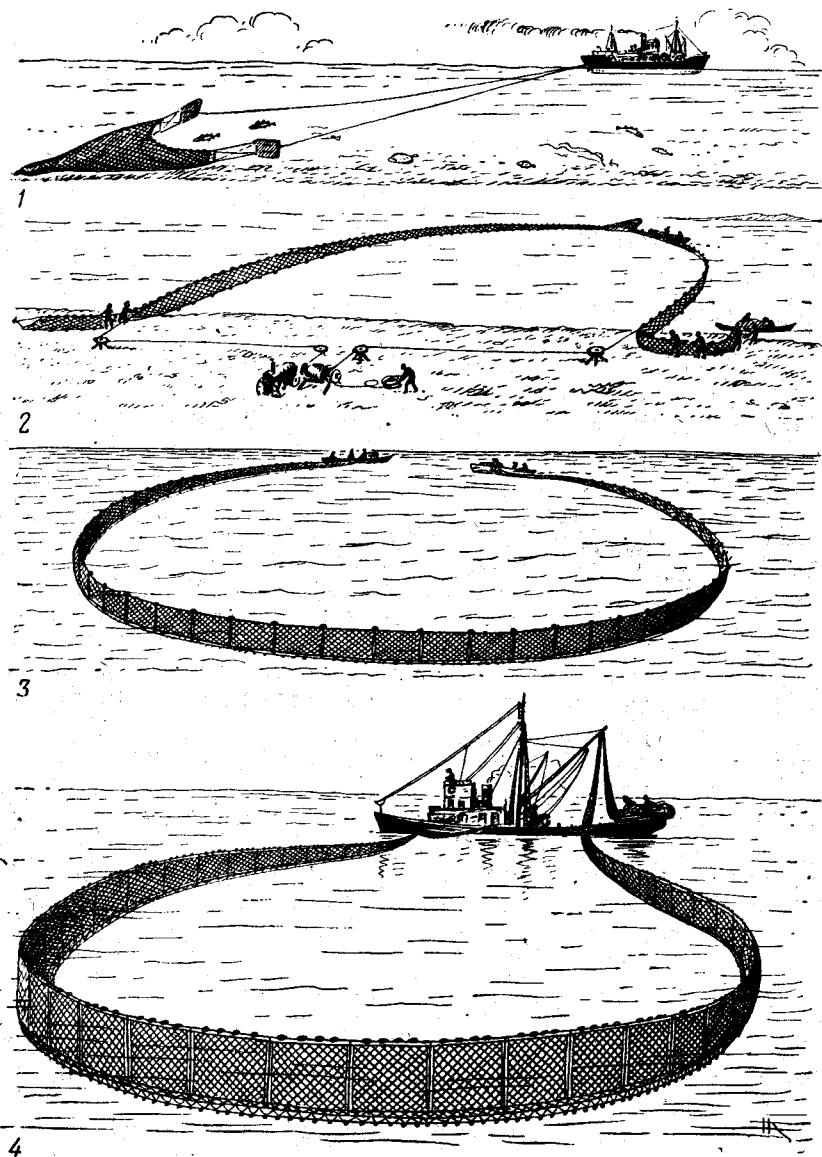


Рис. 134. Различные
Отцеживающие: 1 — трал; 2 — береговой невод; 3 — обкидной невод; 4 — кошельковый
невод; (крючки); 8 — ярус;

типы орудий лова.
невод. Объясняющие: 5 — дрейфтерная сеть; 6 — ставная сеть. Ловушки: 7 — ставной
9 — троллинг

перенос основного вылова со второго и третьего кварталов года на четвертый и первый. Разработка сезонного графика лова и дислокации промысла требует проведения широкого круга экологических исследований.

При организации рационального рыболовства необходимо обеспечить не только изъятие высококачественной рыбы в максимальном количестве, но и обеспечение необходимого пополнения стада. Причем

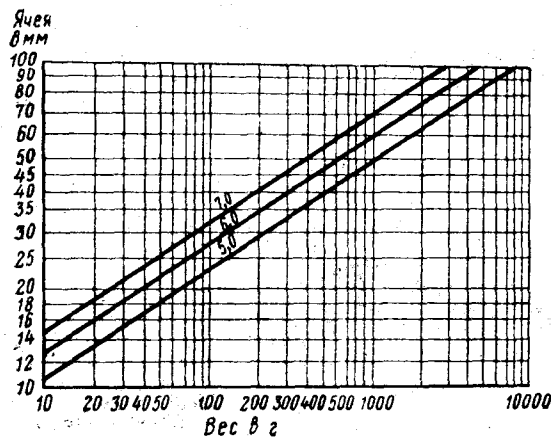


Рис. 135. Номограмма Ф. И. Баранова для определения соотношения размера ячеи и рыбы с разной формой тела

важно обеспечить и качество пополнения, которое не должно состоять из заморышей. Задача заключается в том, чтобы все нерестовые площади были заполнены производителями, которые свободно могли бы их достигнуть. При этом качество пропущенных на нерестилища производителей должно быть высоким. Как известно, состав ходового стада у боль-

шинства промысловых рыб сильно меняется по мере хода. Меняется не только соотношение полов (в начале хода часто преобладают самцы, а в конце — самки), но и возрастной состав, даже морфологические признаки (у дальневосточных лососей, например, меняется число позвонков). Это совершенно необходимо учитывать при организации ступенчатого запрета на нерестовых реках, пропуская на нерестилища ту или иную часть стада. Очень важно обеспечить проход на места размножения высококачественных производителей.

В связи с этим необходимо изучение селективности промысла в отношении качества производителей и разработки мер по обеспечению прохода к местам нереста нужного маточного стада. Поскольку селекцией орудиями лова, а также путем пропуска на нерестилища рыб определенной части хода мы можем изменить состав нерестового стада и тем самым иногда ухудшить качество потомства, то естественно, что на этот момент и в исследованиях, и в практике необходимо обратить серьезное внимание.

Большое значение для успешного воспроизводства промысловых рыб имеет охрана мест нереста в целях обеспечения нор-

мального размножения, инкубации икры и развития молоди, пока молодь держится на нерестилищах. Успешное воспроизводство промысловых рыб должно достигаться не только путем запрета лова в определенное время на местах нереста, но, для некоторых видов рыб, и путем снижения общего вылова в период размножения — за счет увеличения вылова в другие сроки.

Важнейшим способом, обеспечивающим необходимое пополнение, является охрана от вылова молоди и неполовозрелых особей. Использование промыслом молодых неполовозрелых особей в большинстве случаев является нерациональным. Это относится, в первую очередь, к лову на местах нагула, а также и к лову на местах зимовки.

Важным вопросом при построении рационального рыбного хозяйства является такая организация рыболовства, при которой популяция промысловой рыбы вылавливается после того, как она в основном завершит период нагула и использует свою кормовую базу. Если же основная масса стада вылавливается до начала периода нагула, то кормовая база оказывается недоиспользованной промысловым видом и часто за счет его кормовой базы развивается менее ценный вид. Ряд таких примеров известен и для пресноводных водоемов и для морских вод. Например, в результате интенсивного вылова в заливе Петр Великий изменилось соотношение видов камбал, причем более ценные виды заменились менее ценными. Падение уловов зимней камбалы — *Pseudopleuronectes americanus* Walb. — основного объекта тралового рыболовства Новой Англии — шло параллельно с ростом удельного веса в уловах малого ската — *Rajaster erinacea* Mitchill. Оба эти вида питаются сходной пищей. Основным объектом их питания является амфипода *Leptocheirus*. Освободившиеся пищевые ресурсы зимней камбалы были использованы малым скатом (Г. Никольский, 1958). Для того, чтобы избежать замены более ценного вида менее ценным, необходимо при интенсификации промысла одного вида одновременно проводить интенсификацию промысла других, менее ценных видов, питающихся сходной пищей.

Таким образом при организации рационального рыболовства, обеспечивающего высокую продуктивность, стада промысловых рыб, необходимо, кроме ежегодного установления допустимой величины вылова, проводить следующие мероприятия:

1. Вылов рыб такого размера и возраста, при котором обеспечивается наибольшая рыбная продукция высокого качества и наиболее рационально используется корм.

2. Обеспечение необходимого пополнения стада, достаточно по количеству и высококачественного, что достигается путем пропуска необходимого количества высококачественных производителей на нерестилища, сохранения нормального хода размножения производителей и развития молоди.

3. Вылов рыбы в тех местах и в то время года, когда она достигла высокого качества и где держатся наиболее упитанные и жирные особи.

4. Вылов рыбы в то время, когда она в основном закончила период нагула и использовала свою кормовую базу.

Эти мероприятия должны найти свое отражение и в рыбохозяйственном законодательстве, основная цель которого заключается в обеспечении получения обильной и высококачественной рыбной продукции с наших рыбохозяйственных угодий. В тех случаях, когда тот или другой вид является объектом промысла ряда стран, необходима организация в международном масштабе (путем соответствующих соглашений) правильной эксплуатации его стада. Подобного рода соглашения имеются между рядом стран.

Однако при построении рационального рыбного хозяйства нельзя ограничиваться только правильной организацией убыли путем регламентирования рыболовства и уменьшения влияния хищников и болезней на популяцию промысловой рыбы. Существеннейшее значение имеет также управление воспроизводством и ростом биомассы стада.

Управление воспроизводством промысловых рыб приобретает особое значение в условиях зарегулирования стока, строительства плотин и создания водохранилищ, но оно важно и в районах, где нет гидростроительства. За счет улучшения условий размножения обеспечивается большее пополнение, а тем самым становится возможным и увеличение вылова. Работы по улучшению воспроизводства стада промысловой рыбы должны идти в двух основных направлениях: путем улучшения естественных условий размножения и путем искусственного разведения рыб на рыбоводных заводах и в рыбоводных хозяйствах (Черфас, 1956).

За счет естественного нереста воспроизводятся и еще многие годы будут воспроизводиться почти все морские и значительная часть пресноводных рыб. Однако условия естественного воспроизводства во многих местах значительно ухудшаются человеком: естественные нерестилища загрязняются (например, места размножения у некоторых сельдей в прибрежной зоне моря или ряда речных рыб), на нерестилищах нарушается необходимый гидрологический режим и ухудшается их кормность. Иногда затрудняется доступ к естественным нерестилищам, причем это может иметь место не только в условиях гидростроительства, а и в случае пересыхания рек в межень или в результате строительства запоней, бонов и др.

Мелиорация естественных нерестилищ имеет значение не только при ухудшении их. Как хорошо известно, естественные условия размножения подвержены сильным изменениям, что приводит к значительным колебаниям урожайности в разные годы. Так, например, в ряде районов Дальнего Востока в суровые

и малоснежные зимы происходит массовое промерзание нерестовых бугров и гибель икры лососей, что вызывает значительное уменьшение величины пополнения. Создание более высокого уровня воды в реке зимой путем строительства временных подпорных плотин, закрывающихся после окончания нереста; снегозадержание на льду нерестовых рек и ряд других мер могут снизить вредное влияние суровой малоснежной зимы. Для воспроизводства многих рыб существенный вред наносится уничтожением субстрата для откладки икры. Недостаток нерестового субстрата может иметь место и без вмешательства человека, например в маловодные годы, когда не заливается прибрежная растительность, служащая местом откладки икры фитофильных рыб (сазан). Такие явления имеют место, например, на Дунае, Амуре и других реках.

Использование в промысловых целях морских водных растений, например, zostеры, может нарушать условия размножения некоторых форм океанической сельди. Часто недостаток нерестового субстрата может создаваться в водохранилищах в связи с колебаниями их уровня. Недостаток нерестового субстрата может иметь место иногда и у литофильных рыб (лососи, рыбец, осетровые), когда их нерестилища заиливаются или загрязняются.

Для компенсации сокращения естественных нерестилищ создаются различного типа искусственные нерестилища. Для фитофильных рыб нерестилища могут быть стационарными или плавучими (рис. 136). Плавучие нерестилища имеют особое значение в условиях сильных колебаний уровня воды, когда стационарные нерестилища оказываются мало пригодными. Для рыб, устраивающих гнезда, в качестве нерестового субстрата могут использоваться плетеные корзины.

Искусственные нерестилища для литофильных рыб особенно важны в условиях гидростроительства. Это могут быть или специальные каналы, или искусственные галечные участки в русле, или корзины с галькой. Для литофильных рыб, закапывающих икру в грунт, особенно важным является обеспечение необходимого режима подруслового потока. Кроме создания искусственных нерестилищ, важным методом повышения эффективности естественного размножения служит абиотическая и биотическая мелиорация, задача которой — обеспечить более благоприятный абиотический и биотический режим на нерестилищах.

Абиотическая мелиорация должна обеспечить доступ необходимого количества производителей к местам размножения путем расчистки завалов, прочистки протоков и устранения других препятствий. Путем абиотической мелиорации создается благоприятный режим для развивающейся икры и личинок (достаточное насыщение воды кислородом, проточность и т. д.). Наконец, в задачи абиотической мелиорации входит обеспечение перехода подросшей молоди с нерестилищ к местам откорма. Это дости-

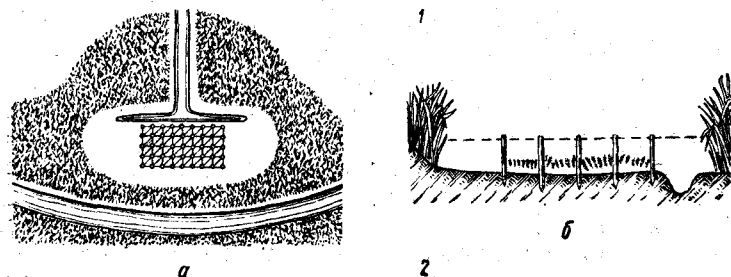
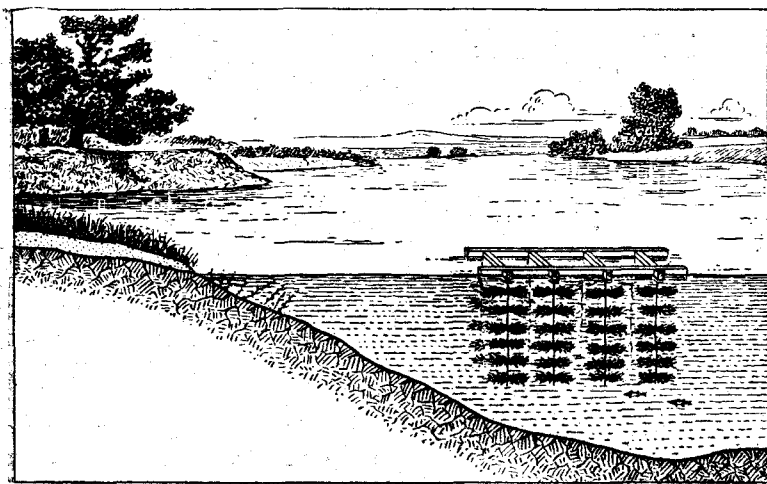


Рис. 136. Различные типы искусственных нерестилищ:
1 — плавучее нерестилище для фитофильных рыб; 2 — стационарное нерестилище (для леща): а — план, б — разрез

тается и путем прочистки засоренных протоков с нерестилищ и путем спуска молоди в основное русло из отшнуровавшихся водоемов и при помощи ряда других способов.

Повышение эффективности естественного размножения достигается также и при помощи биотической мелиорации. Важным звеном биотической мелиорации является защита икры и молоди от поедания хищниками и болезней, о чем говорилось выше. Также существенным, хотя еще недостаточно разработанным методом биотической мелиорации является улучшение кормности нерестовых водоемов. Это достигается в первую очередь путем удобрения водоемов, т. е. обеспечением более благоприятных условий для существования кормовых для молоди организмов. В настоящее время очень большие перспективы имеет применение зеленых удобрений (Г. Карзинкин и С. Карзинкина, 1955).

Естественно, что биотическая и абиотическая мелиорации

должны проводиться не изолированно, а в виде единого комплекса. В тех случаях, когда естественное воспроизводство нарушается и путем мелиоративных мероприятий не удастся обеспечить достаточного пополнения стада промысловой рыбы, приходится переходить на ее искусственное разведение.

Самый простой, но иногда довольно эффективный способ — это отлов молоди в естественных водоемах и выращивание ее до более жизнестойких стадий. Таким путем достигается повышенное по сравнению с естественным выживание молоди и в первую очередь защита молоди от хищников. Однако этот способ может иметь значение только в том случае, когда естественное размножение выращиваемой промысловой рыбы не нарушено. Этот способ применяется иногда и для выращивания товарной рыбы, например, так называемых «домашних рыб» (белый и черный амур, белый и пестрый толстолобик) в Китае или отловленной в естественных водоемах молоди сазана в ряде стран.

Широко распространен также способ, когда в искусственных водоемах происходит нерест промысловых рыб, молодь подращивается до этапа ската и затем выпускается в естественные водоемы. Таким образом строится искусственное воспроизводство полупроходных промысловых рыб — леща, сазана и др. в рыбноводных хозяйствах дельты Волги, низовьев Дона, Кубани и ряда других рек. Также важной формой рыбноводства является такая, при которой человек ведет весь процесс от момента получения зрелых продуктивных икры и молок от производителей, оплодотворения икры, ее инкубации до выпуска жизнестойкой молоди с рыбноводного завода в естественный водоем. Таким образом осуществляется разведение, главным образом, проходных рыб — осетровых, например, на Куре, лососей на севере и Дальнем Востоке, сигов и некоторых других (Черфас, 1956). При подобного типа разведении часто приходится осуществлять выдерживание производителей до созревания у них половых продуктов, а иногда и стимулирования отдачи половых продуктов путем инъекции гормона гипофиза. Инкубация икры проводится в специальных рыбноводных аппаратах, устанавливаемых в особом помещении или выставляемых в русло реки. Молодь обычно подращивается до покатного состояния в особых бассейнах или прудах. При этом молодь подкармливается искусственными или естественными кормами. На многих рыбноводных заводах имеются специальные цеха по выращиванию живых кормов — ракообразных, малошютинковых червей, мотыля. Эффективность работы рыбноводного завода определяется тем, какова жизнестойкость выпускаемой с завода молоди, т. е. величиной промыслового возврата. Естественно, чем выше применяемая биотехника рыбноводства, тем выше его эффективность.

Существенным путем повышения продуктивности водоемов является повышение обеспеченности пищей рыб и повышение

использования рыбами кормовой базы водоема. Кроме удобрения водоемов, повышение обеспеченности рыбы пищей достигается путем, например, привлечения насекомых к водоемам, создания на берегах прудов ветрозащитных посадок, затрудняющих сдувание насекомых, в частности, комаров-толкунцов, от водоемов и т. д.

Чем ближе к первым звеньям пищевой цепи стоит полезный биопродукт (в данном случае — рыба), тем выше выход продукции с водоема. Так, например, на звене пищевой цепи «мирная рыба — хищная рыба» происходит потеря в весе в 5—10 раз. Повышение продуктивности водоема за счет сокращения числа звеньев пищевой цепи может быть достигнуто только при достаточно полном использовании всех пищевых ресурсов предыдущих звеньев пищевой цепи. Естественно, что в природе крайне редко максимальная продукция с водоема может быть получена только за счет второго звена пищевой цепи, т. е. за счет растительноядных и детритоядных рыб. Как правило, часть растительности и детрита не может быть использована промысловыми рыбами и служит пищей беспозвоночных или непромысловых рыб, которые в свою очередь служат пищей планктоноядных, бентосоядных и хищных рыб. Значительная часть органического вещества, продуцируемого растениями, минует рыбу, образуя иловые отложения, а частично используется в пищу беспозвоночными и даже вредными для рыб животными. Таким образом, обычно наибольшая продуктивность водоема достигается путем поликультуры, когда хозяйство строится на рыбах, питающихся разными кормами. Примером очень удачного набора рыб для поликультуры являются китайские «домашние рыбы» (рис. 137). В этом сочетании белый толстолобик использует фитопланктон, пестрый толстолобик — главным образом, зоопланктон, белый амур — высшую донную растительность и черный амур — донных беспозвоночных (Веригин, 1961).

В некоторых случаях нам приходится строить хозяйство и на хищнике, т. е. на последнем звене пищевой цепи. Так, например, во многих озерных хозяйствах прибалтийских республик, Польши, ГДР и ФРГ основная продукция получается в виде щуки. Это оказывается необходимым в случаях, когда за счет бентоса и планктона озера могут кормиться только малоценные рыбы, такие как мелкая плотва и окунь, дающие весьма низкокачественную продукцию.

Во многих случаях повышение продуктивности водоема может быть достигнуто путем вселения и акклиматизации в водоем новых промысловых рыб, а иногда и кормовых для рыб животных. Акклиматизацию можно вести «на вытеснение», когда в водоем вселяется более ценный промысловый объект, питающийся сходными кормами с менее ценным промысловым или непромысловым видом местной фауны. В других случаях в водо-

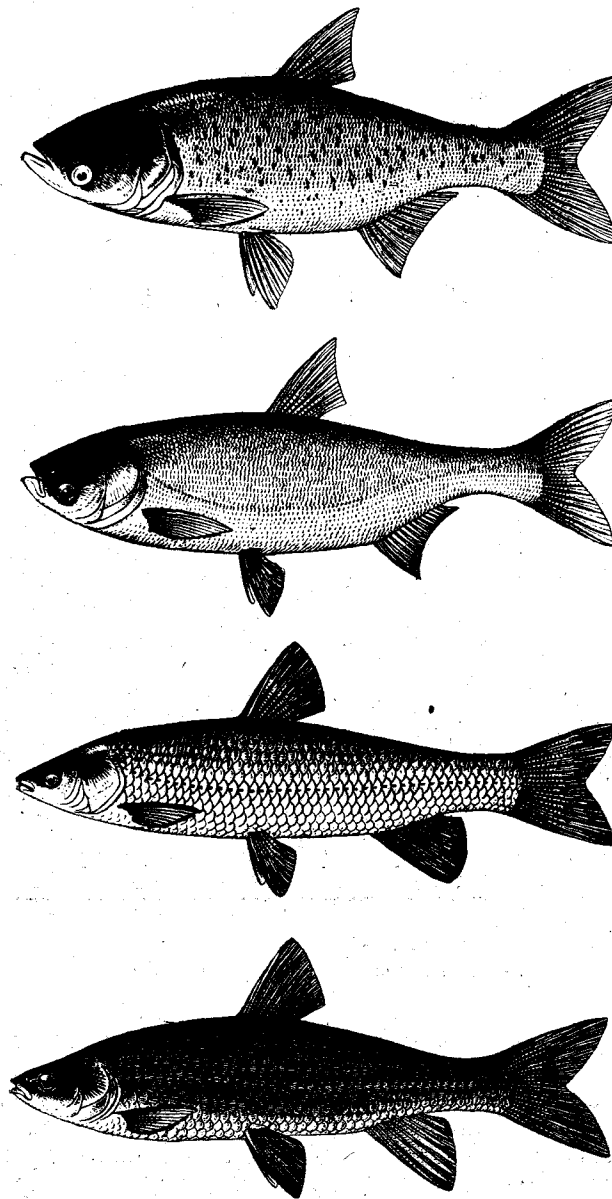


Рис. 137. Китайские «домашние» рыбы (сверху вниз): пестрый толстолобик — *Aristichthys nobilis* Richardson; белый толстолобик *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.); белый амур — *Ctenopharyngodon ibella* (Val.); черный амур — *Mylopharyngodon piceus* Richardson

ем вселяется промысловый вид, который питается кормами, не используемыми местной фауной. При этом в водоеме устанавливаются новые пищевые связи, образуется новая пищевая ниша. В нашей стране проведен ряд удачных акклиматизационных мероприятий промысловых рыб: аральский шип вселен в Балхаш, севанская форель — в Иссык-Куль, рипус — в озера Урала, сиви — в озеро Севан, кефали — в Каспий и др.

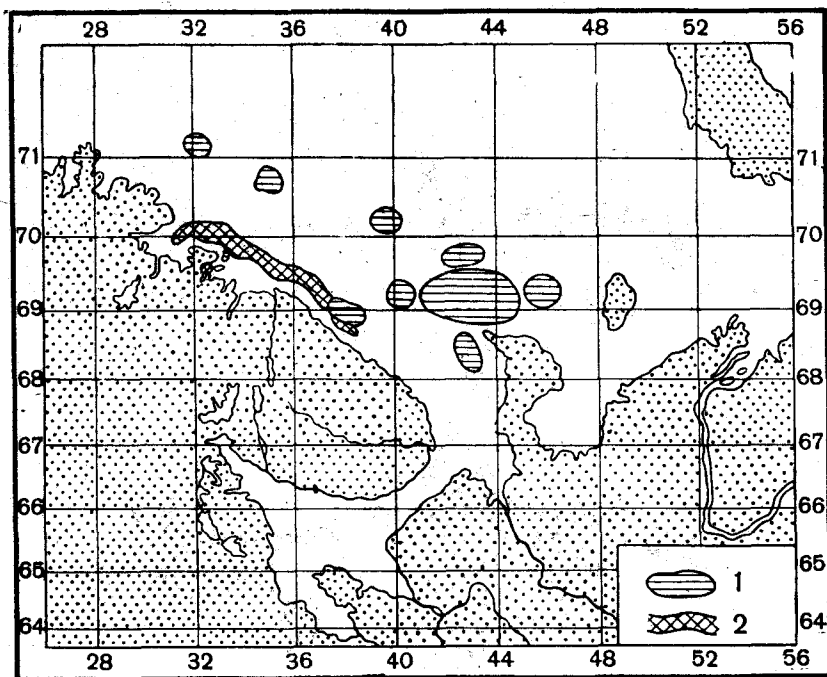


Рис. 138. Карта Н. Копытова:
1 — рыбные банки; 2 — районы лова ярусом

Таковы основные методы повышения продуктивности водоемов. Естественно, что для их осуществления, так же как и для организации правильной эксплуатации стада промысловой рыбы, необходимо проведение большой исследовательской работы. Биологические рыбохозяйственные исследования, как и любые другие, дают тем больший эффект, чем на более правильной теоретической основе они базируются.

Современная прогрессивная теория биологической продуктивности водоемов исходит из представления о продуктивности водоемов как результате взаимодействия организмов, их среды и формы хозяйства. Проблема продуктивности водоемов должна

решаться как биолого-экономическая проблема. Важнейшим элементом, определяющим продуктивность водоемов, является форма хозяйства. Конечно, природные свойства водоема и рыб, его населяющих, также имеют весьма важное значение в обеспечении величины получаемой с водоема продукции, но форма хозяйства в большинстве случаев является определяющей.

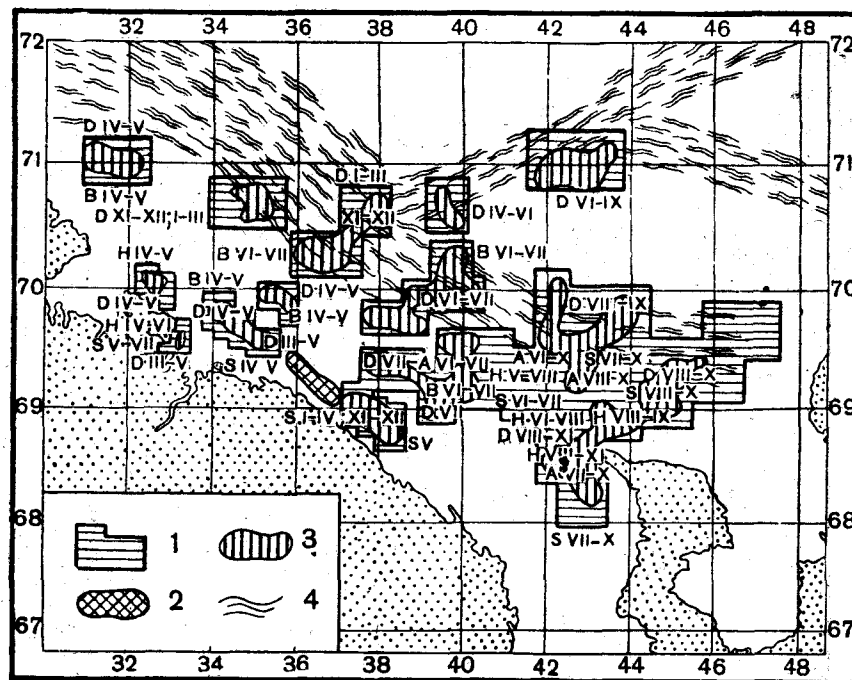


Рис. 139. Карта С. В. Аверинцева:
1 — рыбные банки; 2 — районы лова ярусом; 3 — места, наиболее богатые рыбой; 4 — струи теплового течения. А — пикша; В — морской окунь; D — треска; H — палтус; S — морская камбала. Римскими цифрами показаны месяцы появления рыбы в данном районе

Одной из важнейших черт, определяющих рациональное рыбное хозяйство, является получение с рыбохозяйственных угодий продукции с наименьшей затратой сил и средств. Это должно достигаться за счет применения совершенных орудий и способов лова, быстрого нахождения промысловых скоплений рыб и сокращения рабочего времени, затрачиваемого на непроизводительный труд. Первой ориентировкой для промыслового флота в водоеме служат промысловые карты, куда наносится распределение рыбы, а также абиотических (температура, соленость) и биотических элементов среды (кормовые поля и т. д.), с которыми промысловая рыба связана (рис. 138, 139, 140).

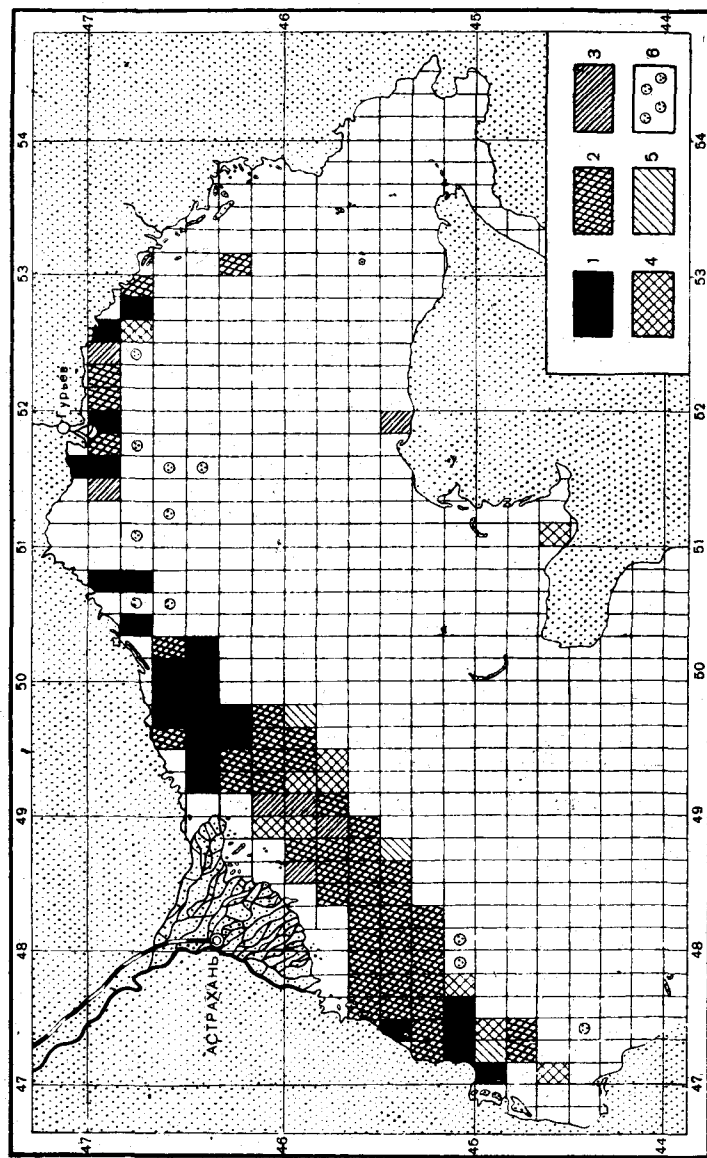


Рис. 140. Карта промысловой разведки Северного Каспия:

1 — улов более 500 кг на 100 сетей за переборку; 2 — улов 251—500 кг; 3 — улов 151—250 кг; 4 — улов 51—150 кг; 5 — улов 1—50 кг; 6 — улова нет

Поскольку рыбы ведут подвижный образ жизни, то направлению флота в район промысла должна предшествовать разведка промыслового скопления. В каждом крупном промысловом районе у нас имеется специальная служба промысловой разведки, в задачу которой входит обнаружение скоплений промысловых рыб и наводка на них рыболовного флота (Марти, 1948). Для поиска рыбы используются самые различные средства: опытные ловы различными орудиями, обнаружение рыбы при помощи гидроакустических приборов, поиск скоплений пелагических рыб с самолета и ряд других способов. Естественно, что разведка рыбы базируется на знании закономерностей распределения и перемещений рыб и на опыте, накопленном промышленностью. Совершенствование разведки и поиска связано с проведением больших исследований в области изучения миграций и стайного поведения рыб.

Однако мало обнаружить скопление рыбы — ее надо поймать с минимальной затратой сил и средств. Конструирование, совершенствование и применение орудий лова невозможно без знания ряда сторон образа жизни рыбы и, в первую очередь, ее стайного поведения и особенностей ее органов чувств, при помощи которых рыба ориентируется на орудия лова.

Устройство, размеры, цвет, материал и ряд других свойств орудий лова, а также районы их применения связаны с образом жизни той рыбы, которая служит объектом добычи.

Для повышения уловистости современных типов орудий рыболовства, для разработки новых орудий и способов лова нужна большая совместная исследовательская работа техников и биологов. Одна техника без биологии полноценно решить этой задачи не может.

В деле разработки биологических основ рационального рыбного хозяйства биологическая рыбохозяйственная наука и, в первую очередь, ихтиология должны решить ряд важнейших вопросов. Ведущей проблемой нашей науки сейчас является проблема динамики численности стада рыбы, т. е. проблема воспроизводства, роста и убыли популяции. Задача ученых — выявить те закономерности, которым этот процесс подчиняется, и разработать методы управления им в целях повышения продуктивности стада промысловых организмов. Это может быть достигнуто, однако, при условии, что интересы рыбного хозяйства будут учитываться другими отраслями хозяйства (рис. 141).

Другой важнейшей проблемой, разрабатываемой нашей наукой, является проблема поведения и распределения рыб, т. е. проблема выявления приспособительного значения стай рыб, реакции рыб на различные раздражители, в том числе выяснение поведения рыб в зоне действия различных орудий лова.

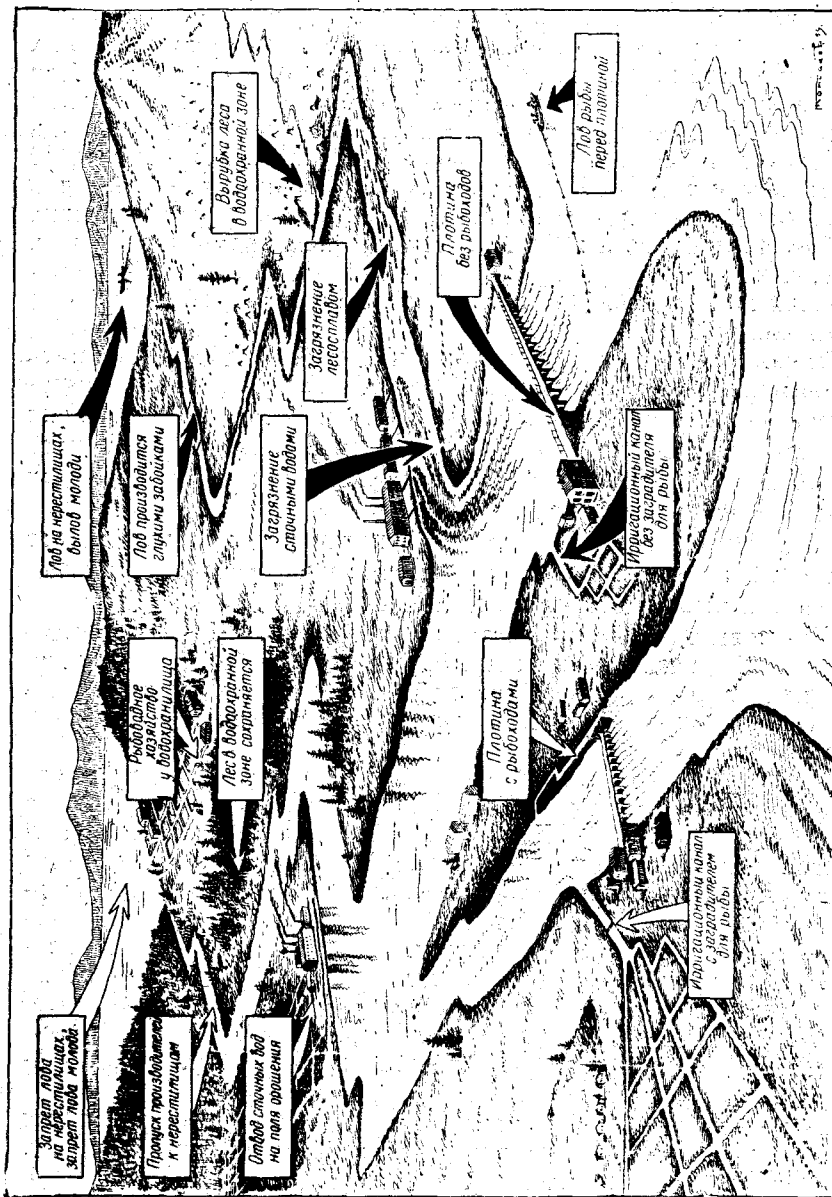


Рис. 141. Правильное (белые стрелки) и неправильное (черные стрелки) ведение хозяйства

Разработка этой проблемы дает материал для совершенствования разведки рыбы, конструирования и эксплуатации орудий рыболовства и т. д.

Успех в развитии исследований в области этих ведущих проблем может быть обеспечен только в том случае, если они будут разрабатываться на основе прогрессивной теории, если наряду с решением конкретных частных вопросов будут исследоваться и общие проблемы. Одним словом, успешное решение стоящих перед ихтиологией проблем возможно только на основе принципа единства теории и практики, на основе современной прогрессивной теории — диалектического материализма.

ЛИТЕРАТУРА

- Алявдина Л. А. 1929 — Свободно живущие нематоды в качестве пищи волжских рыб. Русск. гидробиол. журнал, т. VIII, № 4—5.
- Алявдина Л. А. 1951 — Состояние и распределение нерестилищ осетра и севрюги на участке р. Волги Саратов — Камышин. Труды Саратовского отд. Касп. филиала Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. I.
- Андрисяшев А. П. 1939 — Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд. ЛГУ.
- Андрисяшев А. П. 1944 — Определение естественного удельного веса рыб. Докл. АН СССР, т. XLIII, № 2.
- Андрисяшев А. П. 1953 — Древнеглубоководные и вторичноглубоководные формы рыб и их значение для зоогеографического анализа. «Очерки по общим вопросам ихтиологии».
- Андрисяшев А. П. 1954 — Рыбы Северных морей СССР. Изд. АН СССР.
- Андрисяшев А. П. 1963 — Обзор фауны рыб Антарктики. «Исследования фауны морей», П.
- Анохина Л. Е. 1962 — О кольцах и нерестовых отметках на чешуе беломорской сельди. «Вопросы ихтиологии», т. II, вып. 1 (22).
- Ассман А. В. 1957 — Микроорганизмы как донаторы витаминов для питания молоди рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 9.
- Бабурин Е. А. 1955 — Особенности строения и функция глаз у рыб. Труды Совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд. АН СССР.
- Баранов Ф. И. 1933 — Техника промышленного рыболовства.
- Барач Г. П. 1952 — Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи). Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.
- Белопольский Л. О. 1957 — Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. Изд. АН СССР.
- Барсуков В. В. 1961 — О зависимости темпа роста рыб от числа особей в поколениях. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 11.
- Барсуков В. В. 1962 — Способны ли рыбы к активному полету. «Природа», № 6.
- Белявская Л. И. и Константинов А. С. 1956 — Питание личинок *Procladius chapeus* Meig. (Chironomidae, Diptera) и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 7.
- Бервальд Э. А. 1956 — Воздействие промысла на продуктивность стада леща Аральского моря. «Вопросы ихтиологии», вып. 7.
- Берг Л. С. 1935 — Семга, ее биология и промысел. Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XX.
- Берг Л. С. 1937 — Новые данные о биологии лосося *Salmo salar* L. Успехи современ. биол., т. VI, вып. 1.
- Берг Л. С. 1948—1949 — Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. АН СССР, т. I—III.

- Берг Л. С. 1953 — Яровые и озимые расы у проходных рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии».
- Берг Л. С. 1955 — Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Труды зоол. ин-та АН СССР, т. XX.
- Берг Л. С., Богданов А. С., Кожин Н. И., Расс Т. С. (ред.). 1949 — Промысловые рыбы СССР. Пищепромиздат.
- Биохимия рыб (сборник статей), 1953.
- Бирман И. Б. 1951 — О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значение для разработки биологических оснований рыбного хозяйства. Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.
- Богословский А. С. 1955 — Коловратка может быть причиной гибели карпа и других рыб. «Рыбное хозяйство», № 2.
- Бодрова Н. В. и Краюхин Б. В. 1958 — О реакции рыб на воздействие электрическим током. Труды Совещания по физиологии рыб. Изд. АН СССР.
- Бодрова Н. В. и Краюхин Б. В. 1959 — К вопросу о «видовой» чувствительности рыб к электрическому току. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 5.
- Бодрова Н. В., Краюхин Б. В. 1960 — О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб. Труды Ин-та биол. водохранилищ, т. 3 (6).
- Бокова Е. Н. 1940 — Потребление и усвоение корма воблой. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XI.
- Бокова Е. Н. 1955 — Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XXXI.
- Борисов П. Г. 1955 — Поведение рыб под воздействием искусственного света. Труды Совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд. АН СССР.
- Борисов П. Г. и Богданов А. С. 1955 — Сырьевая база рыбной промышленности СССР. Пищепромиздат.
- Борисов П. Г., Овсянников Н. С. 1958 — Определитель промысловых рыб СССР. Пищепромиздат.
- Бородулина Т. Л. 1953 — Биология и рыбохозяйственное значение речной крачки. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 9.
- Боруцкий Е. В. 1950 — Материалы о питании амурского подуста *Xenocypris macrolepis* Bleeker. Труды Амурской ихтиол. экспед., т. I.
- Боруцкий Е. В. 1960 — О кормовой базе. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 13.
- Боруцкий Е. В., Ключарева О. А. и Никольский Г. В. 1952 — Донные беспозвоночные Амура и их роль в питании амурских рыб. Труды Амурской ихтиол. экспед., т. III.
- Брем А. 1939 — Жизнь животных. Рыбы земноводные, пресмыкающиеся. Биомедгиз.
- Бэр К. М. 1854 — Материалы для истории рыболовства в России и принадлежащих ей морях. Ученые записки АН СССР, т. IV.
- Васнецов В. В. 1934 — Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. Зоол. журн., т. XIII, вып. 3.
- Васнецов В. В. 1939 — Эволюция глоточных зубов карповых рыб. Сб. памяти акад. А. Н. Северцова. Изд. АН СССР.
- Васнецов В. В. 1941 — Функция плавников костистых рыб. Докл. АН СССР, т. XXXI, № 5.
- Васнецов В. В. 1947 — Рост рыб как адаптация. Бюллетень Моск. о-ва, исп. природы, вып. 1.
- Васнецов В. В. (ред.) 1948 — Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 — Целостность экологии вида у рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 а — Этапы развития костистых рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 б — О закономерностях роста рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 в — Происхождение нерестовых миграций проходных рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 — Закономерности развития и динамики численности рыб. Труды Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд. АН СССР.

Васнецов В. В. 1953 — О морфологии. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Веригин Б. В. 1950 — Возрастные изменения молоди толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) в связи с ее биологией. Труды Амурской ихтиол. экспед., т. I.

Веригин Б. В. 1961 — Итоги работы по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах. Вопросы ихтиологии, т. I, вып. 4(21).

Винберг Г. Г. 1956 — Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск. изд. Белорусск. гос. ун-та.

Владимиров В. И. 1953 — Биология личинок дунайской сельди и их выживаемость. Труды ин-та гидробиологии АН УССР, № 28.

Владимиров В. И. 1957 — К биологической классификации рыб: проходные, полупроходные. Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 8.

Вовк Ф. И. 1955 — О методе реконструкции роста рыб по чешуе. Труды биол. станции «Борок», вып. 2.

Воробьев В. П. 1957 — Питание леща Азовского моря. Зоол. журн., т. XVI, вып. 1.

Воскобойников М. М. 1928 — Аппарат дыхания у рыб. Труды III-го съезда зоологов, анатомов и гистологов.

Галкин Г. Г. 1958 — Атлас чешуи пресноводных костистых рыб. Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз., т. XLVI.

Гербильский Н. Л. 1953 — Внутривидовые биологические группы осетровых и значение их познания для развития осетроводства в связи с гидростроительством. Труды Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд. АН СССР.

Гирса И. И. 1960 — Влияние освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб. Труды ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 13.

Головинская К. А. и Ромашов Д. Д. (при участии Мусселиус В. А.) 1947 — Исследование по гиногенезу у серебряного карася. Труды Всероссийск. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз., т. IV, Воронеж.

Головинская К. А. и Ромашов Д. Д. 1958 — Действие ионизирующей радиации на развитие и размножение рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 11.

Грбачек Я. 1953 — Химические вещества как возбудители реакции бегства у головастиков жабы и у плотвы. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Григораш В. А. 1961 — Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания. Труды Совещ. по дин. числ. рыб. Изд. АН СССР.

Гюльбадамов С. Б. 1958 — Применение электрического тока в рыболовстве. Изд. ВНИРО.

Данильченко О. П. 1958 — Проникновение радиоактивного стронция — 90 из воды в организм рыбы. «Рыбное хозяйство», № 2.

Дас С. Н. и Мойтра С. К. 1958 — О вариациях пищеварительного тракта в зависимости от пищи у пресноводных рыб Индии. «Вопросы ихтиологии», вып. 10.

Державин А. Н. 1922 — Севрюга (*Acipenser stellatus*). Биологический очерк. Изв. Бакинской ихтиол. лабор., т. I.

Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. 1954 — Зародышевое развитие осетровых рыб. Изд. АН СССР.

Дзюбан Н. А. 1959 — Новые данные о питании некоторых Cyclopidae. Труды Мосрыбвтуза, т. II.

Дислер Н. Н. 1953 — Эколого-морфологические закономерности развития осенней кеты р. Амур. Труды Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд. АН СССР.

Дислер Н. Н. 1955 — Особенности строения органов чувств боковой линии и их роль в поведении рыб. Труды Совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд. АН СССР.

Дислер Н. Н. 1960 — Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. Изд. АН СССР.

Догель В. А. 1952 — Паразитарные заболевания рыб. КОИЗ.

Долгопольская М. А. 1946 — Баянусы как вредители рыбного хозяйства. «Природа», № 3.

Дрягин П. А. 1949 — Половые циклы и нерест. рыб. Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз., т. 28.

Дрягин П. А. 1952 — О полевых исследованиях размножения рыб. Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. хоз. т. XXX. Пищепромиздат.

Желтенкова М. В. 1939 — Питание воibly в северной части Каспийского моря. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. X.

Жукова А. И. 1957 — Значение микроорганизмов для кормовой базы рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 9.

Закс М. Г. и Соколова М. М. 1961 — О механизмах адаптации к изменениям солёности воды у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.). «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 2(19).

Зайцев В. П. и Рапаков Д. В. 1960 — Использование подводной лодки для научных рыбохозяйственных исследований. Сов. рыбхоз. исследования в морях Европейского Севера. М.

Зайцева Г. Я. 1953 — Питание дунайской сельди. Труды Ин-та гидробиологии АН УССР, № 28.

Замахаев Д. Ф. 1940 — Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XIV.

Замахаев Д. Ф. 1959 — О типах размерно-половых соотношений у рыб. Труды Мосрыбвтуза, вып. 10. Пищепромиздат.

Зашев Г. 1962 — Ихтиология. София.

Зацепин В. И. 1939 — Питание пикши (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной. Труды Полярн. ин-та рыбн. хоз. и океанографии, вып. 3.

Зенкевич Л. А. (ред.) 1931 — Материалы по питанию рыб Баренцева моря. Докл. I Сессии Гос. океаногр. ин-та, № 4.

Зенкевич Л. А. 1933 — Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом. Зоол. журн., т. XII, вып. 4.

Зенкевич Л. А. 1947 — Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. Изд. «Сов. наука».

Зенкевич Л. А. 1955 — Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз.

Зернов С. А. 1949 — Общая гидробиология. Изд. АН СССР.

Золотницкий Н. Ф. 1910—1916 — Аквариум любителя, т. I и II.

Зотин А. И. 1953 — Изменение прочности яйцевых оболочек зародышей осетровых рыб во время развития. Докл. АН СССР, т. XCII, № 2.

Зотин А. И. 1954 — Особенности секреции фермента вылупления у зародышей осетровых и лососевых рыб. Докл. АН СССР, т. XCV, № 5.

Зотов А. Ф. 1958 — Исследования антибактериальных свойств вытяжек, полученных из рыб (сообщ. I и II). «Вопросы ихтиологии», вып. 10 и 11.

Зуссер С. Г. 1953 — Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб. Журн. общ. биологии, т. XIV, вып. 2.

- Зуссер С. Г. 1961 — Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. Тр. Всес. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XLIV.
- Ивлев В. С. 1938 — Влияние температуры на дыхание рыб. Зоол. журн., т. XVII, вып. 4.
- Ивлев В. С. 1953 — Метод оценки популяционной плодовитости рыб. Труды Латв. отд. ВНИРО, т. I.
- Идельсон М. С. и Воинов И. К. 1938 — Питание озерной лягушки на пойменных водоемах дельты Волги и ее значение в истреблении молоди рыб. Труды Волго-Касп. рыбохоз. станции, т. VIII, вып. 1.
- Иоганзен Б. Г. 1955 — К изучению плодовитости рыб. Труды Томского гос. ун-та, т. СXXXI, Томск.
- Кагановский А. Г. 1939 — Дальневосточная сардина. Дальгиз.
- Калабухов Н. И. 1956 — Спячка животных. Изд. «Сов. наука».
- Камшилов М. М. 1955 — Питание гребневика *Beroe cucumis* Fab. Докл. АН СССР, т. СII, № 2.
- Караваяев Г. А. 1958 — Инструкция по мечению рыб. Изд. ВНИРО.
- Карзинкин Г. С. 1952 — Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С. 1958 — Физиология рыб и ее задачи в рыбном хозяйстве. Труды Совещания по физиологии рыб.
- Карзинкин Г. С. и Карзинкин С. Г. 1955 — Удобрение прудов водной растительностью. Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С. и Шеханова И. А. 1957 — Некоторые принципиально новые положения в проблеме удобрения водоемов. Труды Совещания по рыбоводству.
- Карпевич А. Ф. 1958 — Настоящее и будущее Азовского моря. «Природа», № 1.
- Карпевич А. Ф. и Бокова Е. А. 1936—1937 — Темпы переваривания у морских рыб. Зоол. журн., т. XV, вып. 1 и т. XVI, вып. 1.
- Киналев Н. М. 1937 — Питание бычков (*Gobiidae*) в Северном Каспии. Зоол. журн. т. XVI, вып. 4.
- Кирпичников В. С. 1935 — Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. II.
- Кирпичников В. С. 1958 — Холодостойкость и зимоустойчивость молоди карпа, сазана и их гибридов. Труды Совещания по физиологии рыб. Изд. АН СССР.
- Кирпичников В. С. и Берг Р. Л. 1952 — К проблеме повышения зимоустойчивости сеголетков карпа, сазана и их гибридов. Зоол. журн. т. XXXI, вып. 4.
- Киршенблат Я. Д. 1952 — Действие стероидных гормонов на самок вьюна. Докл. АН СССР, т. LXXXIII, № 4.
- Киселев О. Н. и Соловьев Б. С. 1961 — Результаты наблюдений за поведением рыб из глубоководного гидростата. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 4(21).
- Клейнбергер С. Е. — Млекопитающие Черного и Азовского морей. Изд. АН СССР.
- Ключарева О. А. 1956 — О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 2.
- Книпович Н. М. 1939 — Гидрология морей и солоноватых вод. Пищепромиздат.
- Кожов М. М. 1954 — Вертикальное распределение планктона и планктонных рыб озера Байкала. «Вопросы ихтиологии», вып. 2.
- Константинов А. С. и Константинова Н. С. 1957 — Организация разведения живых кормов (энхетренд и хирономид) на рыбоводных заводах. Труды Совещания по рыбоводству. Изд. АН СССР.
- Константинова Н. С. 1958 — Динамика основных биологических показателей леща северной части Аральского моря. «Вопросы ихтиологии», вып. 10.
- Коржув П. А. 1938 — Осморегуляция у водных животных. Успехи современ. биол., т. IX, вып. 3.
- Костин И. А. 1953 — Ядовитость маринок. «Вопросы ихтиологии», вып. 1.
- Кошелев Б. В. 1961 — Изменение половых циклов у рыб с одновременным икрометанием в связи с изменением условий существования. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 4(21).
- Коштоянц Х. С. 1940, 1957 — Основы сравнительной физиологии, т. I и II. Изд. АН СССР.
- Коштоянц Х. С. и Коржув П. А. 1934 — Трипсин холоднокровных и теплокровных животных. Зоол. журн., т. XIII, вып. 1.
- Крохин Е. М. 1954 — Исследование количественных сапрофитных бактерий в Дальнем озере. «Микробиология», т. XXIII, вып. 1.
- Крыжановский С. Г. 1949 — Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб. Труды ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 1.
- Крыжановский С. Г. 1953 — Особенности зрелых яиц костистых рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 1.
- Крыжановский С. Г. 1956 — Материалы по развитию сельдевых рыб. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 17.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н., Смирнова Е. И. 1953 — Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 10.
- Крыжановский С. Г., Смирнов А. И., Соин С. Г. 1951 — Материалы по развитию рыб Амура. Труды Амурской ихтиол. экспед., т. II.
- Крыхтин М. Л. 1951 — Некоторые данные о влиянии паразитического ракообразного *Livoneca amurensis* Gerstfeldt на стадо амурского чебака (*Leuciscus waleckii* Dyb). Труды Амурской ихтиол. экспед., т. II.
- Крыхтин М. Л. и Смирнов А. Г. 1962 — О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей. «Вопросы ихтиологии», т. II, вып. 1 (22).
- Кузнецов И. И. 1928 — Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. Изв. Тихоок. научно-пром. станции, т. II.
- Ланге Н. О. 1950 — Строение и развитие кишечника вьюновых. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 3.
- Лапин Ю. Е. 1961 — Типы нерестовых популяций и некоторые вопросы методики исследования динамики численности рыб. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 4(21).
- Леб Ж. 1926 — Организм как целое с физико-химической точки зрения.
- Лебедев В. Д. 1959 — Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западносибирской низменности. «Вопросы ихтиологии», вып. 12.
- Лебедев В. Д. 1959а — О причинах возникновения миграций европейского речного угря в водах Атлантики. «Научные доклады высшей школы», серия «Биологические науки», № 3.
- Лебедев Н. В. 1940 — Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы. Зоол. журн., т. XIX, вып. 4.
- Лебедев Н. В. 1946 — Элементарные популяции рыб. Зоол. журн., т. XXV, вып. 2.
- Леванидов В. Я. 1951 — К вопросу о питании ленка (*Brachymystax lenok* Pall.) в предгорных притоках Амура. Зоол. журн., т. XXX, вып. 1.
- Линдберг Г. У. 1934 — К систематике гамбузии. Паразитол. сб. IV.
- Липин А. Н. 1950 — Пресные воды и их жизнь.
- Лишев М. Н. 1950 — Питание и пищевые отношения хищных рыб в бассейне Амура. Труды Амурской ихтиол. экспед., т. I.
- Ляйман Э. М. 1939 — Болезни рыб. Пищепромиздат.

- Мазилкин И. А. 1957 — Биологический метод борьбы с сапролегнией. Труды Совещания по рыбоводству. Изд. АН СССР.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1957 — Использование ультрафиолетового излучения в борьбе с вредными насекомыми в прудовых условиях. Труды Совещания по рыбоводству. Изд. АН СССР.
- Макарова Н. П. 1961 — О некоторых закономерностях жиронакопления у сазана. Труды Совещ. по дин. числ. рыб. Изд. АН СССР.
- Макеева А. П. 1956 — Об одной из причин преднерестовой гибели горбуши в реках. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 11.
- Максунов В. А. 1956 — К морфологии и биологии щуки Фархадского водохранилища. Изв. Отд. ест. наук АН Тадж. ССР, вып. 15.
- Малюкина Г. А. 1960 — Слух некоторых черноморских рыб в связи с экологией и особенностями строения их слухового аппарата. Журн. общ. биологии, т. XXI, № 3.
- Малюкина Г. А. и Протасов В. Р. 1960 — Слух. «голос» и реакции рыб на звуки. Усп. соврем. биол., т. 50, вып. 2(5).
- Мантейфель Б. П. 1959 — Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. «Вопросы ихтиологии», вып. 13.
- Мантейфель Б. П. 1961 — Вертикальные миграции морских организмов (П). Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 39.
- Мантейфель Б. П. и Радаков Д. В. 1960 — Об изучении адаптивного значения стайного поведения рыб. Усп. современ. биол., т. I, вып. 3(6).
- Маркевич А. П. 1951 — Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд. АН УССР.
- Маркевич А. П. 1956 — Паразитические веслоногие рыб СССР. Изд. АН Укр. ССР.
- Марти Ю. Ю. 1948 — Промысловая разведка рыбы. Пищепромиздат.
- Мартышев Ф. Г. 1958 — Прудовое рыбоводство. Изд. «Сов. наука».
- Милановский Ю. Е. и Рекубратский В. А. 1960 — О методах изучения стайного поведения рыб. Научные доклады высшей школы, серия «Биологические науки», вып. 4.
- Милинский Г. И. 1938 — Биология и промысел морской камбалы (*Pleuronectes platessa*) Баренцева моря. Труды Полярн. ин-та рыбн. хоз. и океанографии, вып. 2.
- Минкина А. Л. 1946 — К вопросу о действии железа и алюминия на рыб. Труды Моск. зоопарка, т. III.
- Минкина А. Л. 1949 — О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб. Труды Моск. зоопарка, т. IV.
- Мионов А. Т. 1948 — Электрические токи в море и действие тока на рыбу. Труды Морск. гидрофиз. ин-та АН СССР, т. I. Изд. АН СССР.
- Мовчан В. А. 1948 — Экологические основы интенсификации роста карпа. Изд. АН Укр. ССР.
- Моисеев П. А. 1946 — Промысловые камбалы Дальнего Востока, Примиздат.
- Моисеев П. А. 1958 — Новые данные о влиянии термоядерных взрывов на рыболовство. «Рыбное хозяйство», № 7.
- Моисеев П. А. 1960 — Некоторые данные о поведении тихоокеанской трески в различных зоогеографических районах. Зоол. журн. т. XXXIX, вып. 4.
- Монастырский Г. Н. 1924 — Видоизменение доски Эйнара Леа. Труды Научн. ин-та рыбн. хоз., т. I.
- Монастырский Г. Н. 1926 — К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи. Сб. по методике изучения возраста и роста рыб.
- Монастырский Г. Н. 1930 — О методах определения линейного роста рыб по чешуе. Труды Научн. ин-та рыбн. хоз., т. V, вып. 4.
- Монастырский Г. Н. 1940 — Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки. Труды Всесоюзн. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XI.
- Монастырский Г. Н. 1952 — Динамика численности промысловых рыб. Труды Всесоюзн. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XXI.
- Монастырский Г. Н. 1953 — О типах нерестовых популяций у рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.
- Мосевич Н. А. 1947 — Зимние заморные явления в реках Обь-Иртышского бассейна. Изв. Всесоюзн. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXV, вып. 1.
- Мосевич Н. А., Драгулин М. Г., Кушнарева В. С. и Мосевич М. В. 1952 — Сточные воды сернокислотных заводов, их влияние на водные организмы и нормирование их сброса. Изв. Всесоюзн. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз., т. XXXI.
- Наумов Н. П. 1961 — Экология животных. Изд. «Высшая школа».
- Никитинский В. Я. 1929 — Питание некоторых озерных рыб, в нерестовый период. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, вып. 6—7.
- Никольский А. М. 1902 — Гады и рыбы.
- Никольский Г. В. 1934 — Аральский сазан; материалы по систематике, биологии и промыслу. Труды Аральской Рыбохозяйственной станции, т. III.
- Никольский Г. В. 1938 — Рыбы Таджикистана. Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1940 — Рыбы Аральского моря. Изд. МОИП.
- Никольский Г. В. 1943 — К истории ихтиофауны бассейна Белого моря. Зоол. журн., т. XXII, вып. 1.
- Никольский Г. В. — О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 3.
- Никольский Г. В. 1950 — О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов. Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.
- Никольский Г. В. 1953 — О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1953 а — Основные закономерности формирования и развития речной ихтиофауны. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1953 б — О теоретических основах работ по динамике численности рыб. Труды Всесоюзн. конф. по вопросам рыбн. хоз.
- Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. Изд. «Сов. наука».
- Никольский Г. В. 1955 — О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1955 — О биологическом значении стаи у рыб. Труды совещания по вопросам поведения и разведки рыб. Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1956 — Рыбы бассейна Амура. Изд. АН СССР.
- Никольский Г. В. 1956 а — Сведения по экологии животных в индийском эпосе «Махабхарата» и «Рамаяна». Вопр. истории естествознан. и техн., вып. 2.
- Никольский Г. В. 1958 — О биологических основах регулирования рыболовства. «Вопросы ихтиологии», вып. 11.
- Никольский Г. В. 1961 — О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особой облавливаемого стада промысловой рыбы. Труды Совещ. ихтиол. комис., вып. 13.
- Никольский Г. В. 1961 — О причинах флюктуаций численности рыб. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 4(21).
- Никольский Г. В. 1962 — Вид и видообразование. Изд. «Знание», серия VII, вып. 5.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959 — Об особенностях динамики стада некоторых форм атлантической сельди. Журн. общ. биологии, вып. 3.
- Никольский Г. В. и Белянина Т. Н. 1959 — Влияние отбирающего

- действия облавливающих орудий лова на качественный состав облавливаемой популяции рыбы. Изд. АН СССР, сер. биол., вып. 6.
- Никольский Г. В., Кукушкин А. А. 1943 — К вопросу о влиянии плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами. Зоол. журн., т. XXII, вып. 2.
- Никольский Г. В., Пикулева В. А. 1958 — О приспособительном значении видовых признаков и свойств организмов. Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 7.
- Никольский Г. В. и Соин С. Г. 1954 — О биологических основаниях лососевого хозяйства бассейна Амура. «Природа», № 4.
- Новикова Н. С. 1949 — О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях. Вестник Моск. гос. ун-та, № 9.
- Новикова Н. С. 1956 — Поведение воблы Северного Каспия на местах откорма. «Вопросы ихтиологии», вып. 7.
- Нусенбаум Л. М. 1958 — О поведении рыб в электрическом поле в связи с проблемой их охраны при гидростроительстве. Труды Совещания по физиологии рыб. Изд. АН СССР.
- Овен Л. С. 1960 — О специфике порционного икрометания и о плодовитости черноморской султанки *Mullus bardatus ponticus* Essipov. «Вопросы ихтиологии», 1953. Изд. АН СССР.
- Павлов Д. С. 1959 — Опыты по питанию налима *Lota lota* L. «Научные доклады высшей школы», серия «Биологические науки», вып. 4.
- Павловская Р. М. 1955 — Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. Труды Азово-Черноморского н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанографии, вып. 16.
- Павловский Е. Н. 1931 — Ядовитые животные СССР. Медгиз.
- Паракецов И. А. 1958 — О защитном значении шипов и колючек у рыб. Журн. общ. биологии, т. XIX, вып. 6.
- Перминов Г. Н. 1936 — Обзор видов р. *Eumicrotremus*. Вестник Дальневосточного филиала АН СССР, № 18.
- Петров В. В. и Петрушевский Г. К. 1929 — Материалы по структуре чешуи у сазана (*Cyprinus carpio*). Изв. отд. прикладной ихтиол. и научн. промысл., т. IX, вып. 3.
- Петрович П. 1939 — Насекомые — вредители прудовых хозяйств. «Слепянка» и «Волма» и меры борьбы с ними. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 5.
- Пирожников П. Л. 1950 — О питании сиговых в приустьевых районах. Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.
- Поляков Г. Д. 1950 — Пособие по гидрохимии для рыбоводов. Пищепромиздат.
- Поляков Г. Д. 1958 — Истощение как одна из причин гибели сеголетков карпа во время зимовки. Труды Совещания по физиологии рыб. Изд. АН СССР.
- Поляков Г. Д. 1958 а — О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков. Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 3.
- Поляков Г. Д. 1961 — Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств популяций рыб. Труды Совещ. по дин. числ. рыб. Изд. АН СССР.
- Поляков Г. Д. 1963 — Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяций рыб с условиями питания. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, т. XXXXII.
- Прозоровская М. Л. 1952 — К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике. Докл. Всесоюзн. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, вып. 1.
- Протасов В. Р. 1961 — О реакциях рыб на свет, в связи с особенностью их световосприятия. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 3(20).
- Протасов В. Р. 1961 — Зрение рыб. «Природа», № 5.
- Протасов В. Р. и Романенко Е. В. 1961 — О характере звуков, издаваемых некоторыми рыбами Черного моря. Докл. АН СССР, т. 139, № 3 и т. CXXXIX, № 3.
- Протасов В. Р., Голубцов К. В. 1960 — Некоторые функциональные особенности глаза трески *Gadus morhua* и керчака *Myoxocephalus scorpius*. Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 13.
- Пучков Н. В. 1954 — Физиология рыб. Пищепромиздат.
- Радаков Д. В. 1956 — Изучение поведения рыб во время лова. «Вопросы ихтиологии», вып. 6.
- Радаков Д. В. 1958 — О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды (*Pollachius virens* L.). «Вопросы ихтиологии», вып. 11.
- Радаков Д. В. 1961 — Об особенностях оборонительного поведения стай некоторых пелагических рыб. Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 39.
- Расс Т. С. 1948 — Мировой промысел водных животных. Изд. «Сов. наука».
- Расс Т. С. 1950 — Замечательный случай биологической связи рыбы и краба. «Природа», № 7.
- Расс Т. С. 1953 — Значение строения икринок и личинок для систематики рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.
- Родионова Л. А. 1959 — Питание пузырчатки животными организмами «Научные доклады высшей школы», серия «Биологические науки», вып. 3.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. Изд. АН СССР.
- Руководство по методике исследований физиологии рыб. 1962. Изд. АН СССР.
- Рыбкин Н. И. 1958 — О способности карасей зарываться в грунт. «Рыбн. хозяйство», № 8.
- Савченко П. 1886 — Атлас ядовитых рыб. СПб.
- Сальников Н. Е. 1957 — Зимовки средиземноморского малого буревестника *Puffinus puffinus yelconan* (Acerbi) в Черном море и связь их с распределением хамсы. «Вопросы ихтиологии», вып. 8.
- Самохвалова Г. В. 1935 — Влияние рентгеновских лучей на половую железу и вторичные половые признаки *Lêbistes reticulatus*. Труды по динамике развития, т. X.
- Самохвалова Г. В. 1938 — Влияние рентгеновских лучей на рыб (*Lêbistes*, меченосцев и карасей). Виолг, журн., т. VII, № 5—6.
- Световидов А. Н. 1950 — Об особенностях строения плавательного пузыря сельдевых. Докл. АН СССР, т. XXIV, № 3.
- Световидов А. Н. 1953 — О зависимости между количеством пилорических придатков и характером питания рыб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд. АН СССР.
- Световидов А. Н. 1953 а — О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых. Труды Конф. по вопросам рыбн. хоз. Изд. АН СССР.
- Северцов С. А. 1941 — Динамика населения и приспособительная эволюция животных. Изд. АН СССР.
- Сигов В. А. 1947 — Биометрические критерии жизнеспособности первозимующих карпов. Труды Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз., т. IV, Воронеж.
- Скадовский С. Н. 1955 — Экологическая физиология водных организмов. Изд. «Сов. наука».
- Скокова Н. Н. 1955 — Питание большого баклана в дельте Волги. «Вопросы ихтиологии», вып. 5.
- Смирнов А. И. 1954 — Влияние механических воздействий на развивающуюся икру горбуши. Докл. АН СССР, т. XCVII, № 2.
- Смирнов А. И. 1954 а — Вопросы рационализации биотехники разведения лососей на Сахалине. Труды Совещания по вопросам лососевого хоз. Дальнего востока. Изд. АН СССР.

- Смирнов А. И. 1959 — Функциональное значение преднерестовых изменений покровов лососей (на примере рода *Oncorhynchus*). Зоол. журн., вып. 5.
- Соин С. Г. 1953 — О развитии неоплодотворенной икры лососевых рыб. «Рыбное хозяйство», № 5.
- Соин С. Г. 1959 — Эмбрионально-личиночный период развития верхогляда. «Вопросы ихтиологии», вып. 13.
- Солдатов В. К. 1928 — Рыбы и рыбный промысел.
- Солдатов В. К. 1934—1938 — Промысловая ихтиология, т. I и II.
- Спановская В. Д. и Григораш В. А. 1961 — Суточный ритм питания некоторых карповых рыб. «Вопросы ихтиологии», т. I, вып. 2(19).
- Строганов Н. С. 1938 — Выживаемость спермы волжской сельди в разных внешних условиях. Зоол. журн., т. XVII, вып. 2.
- Строганов Н. С. 1962 — Экологическая физиология рыб. Изд. Моск. университета.
- Суворов Е. К. 1948 — Основы ихтиологии. Изд. «Сов. наука».
- Суворов Е. К. 1948 а — Промысловые водоемы СССР. Изд. ЛГУ.
- Суетов С. В. 1939 — Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами. Труды Лимнологич. станции в Косине, вып. 22.
- Сушкина А. П. 1932 — Некоторые данные по биологии баклана в связи с его вредом для рыбного хозяйства.
- Сушкина А. П. 1940 — Питание личинок проходных сельдей в р. Волге. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XIV.
- Тарасов Н. И. 1956 — Море живет. Изд. МОИП.
- Теплова Е. Н. и Теплов В. П. 1933 — Питание щуки в бассейне Верхней Печоры. «Вопросы ихтиологии», вып. 1.
- Тихонов В. Н., Паракецов И. А. 1955 — Материалы к познанию образа жизни крупной ставриды Черного моря. Труды Азово-Черноморского н.-и. ин-та рыбн. хоз. и океанографии, т. XVI. Крымиздат.
- Томилин А. Т. 1957 — Звери СССР и прилежащих стран, т. IX. Китообразные. Изд. АН СССР.
- Турдаков Ф. А. 1939 — Элементы экологии рыб. р. Зеравшана. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 3.
- Фортунатова К. Р. 1955 — Методика изучения питания хищных рыб. Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб.
- Фортунатова К. Р. и Чугунова Н. И. 1960 — Зависимость сохранности меток от поведения и условий обитания рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 15.
- Холодов Ю. А. 1958 — Образование условных рефлексов на магнитное поле у рыб. Тр. Совещания по физиологии. Изд. АН СССР.
- Чепракова Ю. И. 1960 — Некоторые данные по влиянию концентрации солей железа на развитие и выживание икры рыб. «Вопросы ихтиологии», вып. 14.
- Черкас Б. И. 1956 — Рыбоводство в естественных водоемах. Пищепромиздат.
- Чугунова Н. И. 1931 — Биология судака Азовского моря. Труды Азово-Черноморской экспед., вып. 9.
- Чугунова Н. И. 1940 — К методике изучения возраста воблы по чешуе. Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз. и океанографии, т. XI.
- Чугунова Н. И. 1959 — Руководство по методике определения возраста и роста рыб. Изд. АН СССР.
- Чугунова Н. И. 1961 — Приспособительное значение изменений структуры чешуи рыбы путем образования годичных и добавочных колец и нерестовых отметок. Докл. АН СССР, т. XXXXI, № 6.
- Чугунова Н. И., Ассман А. В. и Макарова Н. П. 1961 — Рост и динамика жирности у рыб как приспособительные процессы. Тр. Ин-та морфологии животных. АН СССР, вып. 39.

- Шамардина И. П. 1957 — Этапы развития щуки. Труды Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 16.
- Шеханова И. А. 1958 — Методика массового мечения молоди осетровых рыб радиоактивным фосфором.
- Шмальгаузен И. И. 1935 — Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. «Рост животных».
- Шмидт П. Ю. 1947 — Миграции рыб. Изд. АН СССР.
- Шнитников А. В. 1961 — О находках живых рыб в донных отложениях сухих озер. Труды лабор. озераведения АН СССР, т. XIV.
- Шорыгин А. А. 1939 — Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 1.
- Шорыгин А. А. 1952 — Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.
- Шпарлинский В. 1959 — Мировое рыболовство. «Рыбное хозяйство».
- Шубников Д. А. 1959 — О различной реакции самцов и самок анчоусовидной кильки на электрический свет. Зоол. журн., т. XXXVIII, вып. 5.
- Шулейкин В. В. 1953 — Физика моря. Изд. АН СССР.
- Шульман Г. Е. 1959 — Химический состав азовской хамсы в преднерестовый, нерестовый и предмиграционный периоды годового жизненного цикла. «Вопросы ихтиологии», вып. 13.
- Шульман Г. Е. 1960 — Динамика содержания жира в теле рыб. Успехи современ. биол., т. XIX, вып. 2.
- Элтон Ч. 1934 — Экология животных. Биомедгиз.
- Юдин А. Г. 1948 — Практическое значение определения упитанности первозимующего карпа. «Рыбное хозяйство», № 1.

* * *

- Alm G. 1924. — Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna und Flora in ihrer Bedeutung für die theor. und angew. Limnologie. I. Verh. d. Int. Ver. f. Theor. u. angew. Limn.
- Allee W. and Bowen E. 1932 — Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among gold fishes. J. Exp. Zool.
- Allen K. 1938 — Some observations on the biology of the trout (*Salmo trutta*) in Windermere. Journ. Anim. Ecology, VII, 2.
- Annandale N. 1919 — Notes on Fish of the genus *Discognathus* from India and Persia. Rec. Ind Mus., Vol. XVIII, part I.
- Anonymous, 1959 — «Night-gewed» fishes. J. Wash. Acad. Sci., 49, L. 33.
- Azevedo, Dias et Vieira: 1938 — Biologia do Saguiru (Characidae, Curimatinae). Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 33, 4.
- Beak T. 1958 — Toleration of Fish to toxic Pollution. Journ. Fish. Res. Board of Canada, Vol. XV, No. 4.
- Beebe. 1936 — On the world's greatest fishing ground. Bull. New York Zool. Soc., Vol. 39.
- Beebe. and Tee Van. 1928 — The fishes of Port-an-Prince Bay Haiti. «Zoologica», 10.
- Black E. 1958 — Energy stores and metabolism in relation to muscular activity in fishes. The investigation of fish-power problems.
- Brauer A. 1906—1908 — Die Tiefseefische. Wiss. Erg. Valdivia Exped.
- Breder C. 1942 — On the Behavior of Young *Oligoplites saurus*. (Bl. Schn.). Copeia, No. 4.
- Bridge T., Boulenger G. 1922 — Fishes. The Cambridge Nat. Hist.
- Brown C. 1938 — Observations on the life-history and breeding habits of the Montana grayling. Copeia, No. 3.
- Brown M. 1957 — The physiology of Fishes. Vol. I Metabolism Vol. II Behavior, New York.
- Bruun A. 1935 — Flying fishes (Exocoetidae) of the Atlantic. Dana Report, No. 6.

- Bull H. 1936 — Studies on conditioned responses in fishes. Part VII. Temperature discrimination in teleosts. J. Marine Biol. Assoc. United Kingdom, 21 (1).
- Carpenter K. 1930 — The lethal action of soluble metallic salts on fishes. Journ. Exp. Zool., Vol. LVI, No. 4.
- Clark F. 1928 — The Weight Length Relationship of the California Sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro. Fish Bulletin, No. 12.
- Cunningham J. and Reid D. 1932 — Experimental researches on the emission of oxygen by the pelvic filaments of the male *Lepidosiren* with some experiments on *Symbranchus marmoratus*. Proc. Royal Soc. London, 110 B.
- Ekman S. 1935 — Tiergeographie des Meeres.
- Ellis M. 1937 — Detection and measurement of stream pollution. Bull. U. S. Bureau of Fisheries, 48 (22).
- Fish M. 1954 — The character and significance of Sound production among fishes of the Western North Atlantic. Bull. Bingh. Ocean. collect., Vol. XIV, part. 3.
- Fauvel P. 1923 — Polychètes errantes. Faune de France, vol. V.
- Fowler H. 1936 — Marine fishes of West Africa, Vol. I and II.
- Franz Joseph Steif von Westphallen. 1956 — Vergleichendes Wachstum und Nahrungsuntersuchungen an Plötzen holsteinischer Seen. Zeitschrift für Fischerei B. V. Heft 1/2.
- Fulton T. 1902 — Rate of growth of sea fishes. Fish. Scotl. Sci. Invest. Rept., 20.
- Goodrich E. 1930 — Studies on the structure and development of vertebrates.
- Graham M. 1929 — Victoria Nyanza and its fisheries. Crown Agents for Colonies.
- Gray J. 1933 — Directional Control of Fish Movement. Proc. of the Royal Society. Ser. B., Vol. CXIII.
- Grasse P. (ed.), 1958 — Traite de Zoologie v. XIII, fasc. 1—3.
- Greene C. 1904 — Physiological studies of the Chinook salmon. Bull. U. S. Bur. Fisheries, 24.
- Griffin D. 1950 — Underwater sounds and the orientation of marine animals a preliminary Survey. ONR Techn. rep. 3 — Cornell University (non vidi).
- Harald Earl S., 1961 — Living Fishes of the World. New York.
- Hardy A. 1924 — Herring in relation to its antimate environment Fishery Invest. Ser II, Vol. VII. No. 3.
- Hardy Sir Alister., 1959 — Fish and Fisheries. The open sea, part II.
- Helland Hansen and Nansen. 1909 — The Norwegian Sea. Rep. on Norwegian Fishery and Marine Investigations, Vol. II, part. I.
- Herre A. 1936 — Some habits of Amphiprion in relation to sea anemones. Copeia, N. 3.
- Hesse R. 1924 — Tiergeographie auf Ökologischer Grundlage.
- Hjort J. 1914 — Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. Rap. Proc. Verb., Vol. XX.
- Hora S. 1930 — Ecology Bionomics and evolution of the torrential fauna with special reference to the organs of attachment. Phil. Trans. Royal Soc., Ser. B, Vol. CCXVIII.
- Hora S. 1933 — Respiration in Fishes. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., Vol. XXXVI, No. 3.
- Hora S. 1934 — A note on the Biology of the Precipitating Action of the Mucus of Boro Fish *Phisoodonophis boro* (Ham. Buch.) Journ. Asiatic Soc. Bengal, Vol. XXIX. No. 4.
- Hora S. 1934 a — Wanderings of the Bombay — Duck Harpodon nehereus (Ham. Buch.) in Indian Waters. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., Vol. XXXVII, N. 3.
- Hora S. 1945 — Analysis of factors influencing the spawning of Carps. Proc. Nat. Inst. Sci. of India, Vol. XI, No. 3.
- Hora S. and Misra K. 1936 — Sexual Dimorphism in the Carp *Labeo dero* (Hamilton). Rec. Ind. Mus., Vol. XXXVIII.
- Hubbs C. 1922 — Variation in the number of Vertebrae and other meristic characters of Fishes correlated with the temperature of water during Development. American Naturalist, Vol. LVI.
- Kleerekoper H. and Sibakin K. 1956—1957 — An investigation of the electrical «Spike» potentials produced by the Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) in the water surrounding the head region. Journ. Fish. Res. Board. Canada, vol. XIII, No. 3, Vol. XIV, No. 2.
- Kulkarni C. 1940 — On the systematic position structural modification Bionomics and Development of a remarkable new family of Cyprinodont Fishes from the Province of Bombay. Rec. Ind. Mus., Vol. XLII, Pt. II.
- Kulkarni C. 1943 — Breeding habits and early stages of the Courami (*Osphronemus gourami* Lac.). Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., Vol. XLIV, No. 2.
- Kyle H. 1926 — The biology of fishes, London.
- Kyle H. und Eherenbaum E. 1926—1929 — Tierwelt der Nord - und Ostsees. Pisces.
- Lea E. 1910 — On the methods used in the herring investigations. Publ. de Circ., No. 33.
- Lebour M. 1920 — The food of post-larval fish. Journ. marine biol. associat. Vol. XI, No. 4, 1918, Vol. XII, 1919; XII, No. 2.
- Levestad H., Andersen P., Scholander P. 1957 — Physiological Response to Air Exposure in Codfish. Science, Vol. CXXVI, No. 3272.
- Liao Hsiang Hua and Shih Leu Chang. 1956 — Contribution to the biology and control of *Bothriocephalus gowkongensis* Jeh. A tapeworm parasitic in the young grasscarp — *Ctenopharyngodon idellus* C. Val. Acta hydrobiologica sinica 2.
- Loeb J. 1910. Die Tropismen.
- Matsubara K. 1955 — Fish morphology and hierarchy, p. III.
- Margets A. and Holt S., 1948 — The Effect of the 1939—1945 War on the English North Sea Trawl Fisheries. Rapports et Procès verbaux des réunions, Vol. CXXII.
- Meek A. 1916 — The migrations of Fish, London.
- Miller R. 1943 — The status of *Cyprinodon macularius* and *Cyprinodon nevadensis*. Two desert fishes of Western North America. Occ. pap. Mich. Mus. of Zool., No. 473.
- Miller R. 1945 — Effect of *Triacnophorus* on Growth of two Fishes. Journ. Fish. Res. Board of Canada, Vol. VI, No. 4.
- Morawa I. 1956 — Die regionale Verteilung des Fettes bei verschiedenen Süßwasserfischarten. Zeitschrift für Fischerei, B, V, Helt 1/2.
- Neave F. 1953 — Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia. Journ. Fish Res. Board of Canada, Vol. IX. No. 9.
- Norman J. 1958 — A History of Fishes, London.
- Parker H. and Boeseman M., 1954 — The basking shark *Cethorinus maximus* in winter. Proc. Zool. Soc. London. Vol CXXIV.
- Pellegrin J. 1921 — Les poissons des eaux douces de l'Afrique du Nord Française etc. Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc., I, 2.
- Reibisch J. 1902 — Eizahl bei Pl. platessa und Alterbestimmung dieser Form aus den Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Fische - Eiern. Wissensch. Meeresuntersuch. N. F, VI, Bd. Abt.
- Rounsefell G. 1930 — Contribution to the Biology of the Pacific herring *Clupea pallasii* and the condition of the fishery in Alaska. Bull. U. S. Bur. Fisheries, 45.
- Rounsefell G. and Dahlgren E., 1935 — Races of herring *Clupea pallasii* in South-eastern Alaska. Bull. U. S. Bur. Fisheries 47.
- Rounsefell G. Everhart W., 1953 — Fishery science, New York.

- Rupp R. 1955 — Beaver — Trout relationship in the headwaters of Sunhaze Stream Maine. Trans. Amer. Fisher. Soc., Vol. LXXXIV.
- Schaperclaus W. 1954 — Fischkrankheiten. Acad. Verl. Berlin.
- Scheuring L. 1929 — 1930 — Die Wanderungen der Fische. Ergeb. der Biologie, Bd. 5—6.
- Scholz C. 1932 — Experimentale Untersuchungen über die Nahrungswertung des ein- und zweisommerigen Hechtes. Zeitschr. für Fischerei. Bd. 30.
- Schultz L. 1948 — The ways of Fishes, New York.
- Snyder I. 1931 — Salmon of the Klamath River California. Fish Bull., No. 34.
- Squires H. 1957 — Squid *Illex illecebrosus* (Le Sueur) in the Newfoundland Fishing Area. Journ. Fish. Res. Board Canada. Vol. XIV, No. 5.
- Stensiö E. 1927 — The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitzbergen, part I. Fam. Cephalaspidae Skrift. of Svalb., No. 12.
- Sterba Gunter, 1959 — Susswasserfische aus aller Welt. Leipzig.
- Sumner F. 1933 — The differing effects of different parts of the visual field upon the chromatophore responses of fishes. Biol. Bull. Vol. LXV.
- Taning A., 1944 — Experiments on meristic and other characters in fishes. Medd. Komm. Havunderseng Kjob. Fiskeri, Vol. II, b. 3.
- Tempelman W. and Hoder V. 1958 — Variation with Fish Length, Sex, Stage of Sexual Maturity and Season in the Appearance and Volume of the Drumming muscles of the Swimm Bladder in Haddock — *Melanogrammus aeglefinus* (L.). Journ. Fish. Res. Board Canada. Vol. XV, No. 3.
- Tester A. 1940 — A specific Gravity Method for determining Fatness (Condition) in Herring (*Clupea pallasii*). Journ. Fisheries Research Board of Canada. Vol. IV, No. 5.
- Tham Ah. Kow 1950 — The food and feeding relationships of the fishes or Singapore Straits. Fishery Publ. of Colonial Office, Vol. 1, No. 1.
- Thompson W. 1950 — The effect of fishing on stocks of halibut in the Pacific. Publ. Fish. Res. Inst. Univ. of Washington, Seattle.
- Thorson G. 1956 — Marine level - bottom communities of recent seas, their temperature adaptation and their «Balance» between predators and food animals. Transactions of the New York Academy of Sciences, Ser. II, vol. XVIII, No. 8.
- The effects of atomic radiation on oceanography and fisheries. 1957. National Academy of Sciences. Washington, Publication, No. 551.
- Virabandra Rao. 1954 — Biology and Fishery of the Palme — Bay Squid *Sepioteuthis arctipinnus* Gould. Ind. Journ. of Fisheries, Vol. I. No. 1—2.
- Walford L. 1958 — Living resources of the sea, New York.
- Welty I. 1934 — Studies on group behaviour in fishes. Physiological Zoology, VII, 1.
- Whitley C. 1943 — Poisonous and Harmful Fishes Council for Scientific and Industrial Research. Bull. No. 159, Melbourne.
- Willer A. und Schnigenberg N., 1927 — Über den Einfluß des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut. Zeit. Fischerei, 25.
- Winn H. E., Bardach J. E. 1959 — Differential food selection by moray eels and a possible role of the mucous envelope of Parrot fishes in reduction predation Ecology. 40, 2; 296, 298.
- Wunder W. 1936 — Physiologie der Susswasserfische Mitteleuropas. Stuttgart.
- Wright P. 1958 — An Electrical Receptor in Fishes. Nature Vol. CLXXX. No. 4601.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ¹

- Абиотическая мелниорация 313, 314
— среда 6, 13, 15, 16, 95, 319
- Абиотические связи 6, 95, 305
— условия 9, 14, 101, 104, 105, 162, 176, 192, 235, 270, 291, 297.
— факторы 16
- Абиссальные рыбы 14
- Авитаминоз 57
- Акклиматизация 114, 125, 153, 219, 299, 316, 318
- Акомодация зрения 46
- Аккумуляция радиоактивности 63
- Актиния 122
- Аквариумные рыбки 169
- Акула гигантская 277
— голубая 20
— колючая 81
— кунья 191
— полярная 185, 200
— сельдевая 7, 16, 266, 276
— суповая 302
- Акулы 19, 20, 22, 26, 35, 46, 71, 72, 112, 113, 147, 152, 167, 168, 185, 199, 205, 223, 229, 230, 266, 282, 287
— живородящие 185
— икрометные 185
— ископаемые 200
- Амилаза 288
- Амур 263
— белый 28, 117, 127, 132, 177, 269, 273, 315, 317
— черный 6, 130, 317
- Амфибии 142
- Анабиоз 66
- Анальная папилла 185
- Анальное отверстие 23, 90
- Антарктические рыбы 87
- Антенны 135, 136
- Анемона 121, 122
- Анемона морская 121, 122
- Анчоусы 14, 23, 53, 97, 148, 149, 178, 195, 199, 243
— светящиеся 14, 27, 28, 243
— средиземноморские 227
— черноморские 227
- Арапайма 200
- Ареал вида 8, 68
— зимовальный 249
— кормовой 249
— нагульный 249
— нерестовый 249
— распространения 68, 273
- Арктическая зона 273
— фауна 36, 69
- Атерина 28, 41
— американская 177
- Бакланы 144, 145
- Бактерии 114, 115, 128
- Бактерия 29, 115
- Барабулька 28, 29, 30, 152, 178, 263, 278
- Баланусы 134
- Барабанные мышцы 59
- Батипелагические рыбы 14
- Беззубка 131
- Белка 147
- Белки 259, 288
- Белоглазка 266
- Белорыбца 68, 225, 257
- Белуга 60, 147, 158, 160, 170, 194, 195, 200, 256, 272
- Белуха 149
- Бельдюга 38
- Бентические беспозвоночные (см. донные беспозвоночные)
- Бентос 39, 47, 76, 130, 263, 277, 297, 316
- Бентосоядные рыбы (бентофаги) 7, 40, 101, 124, 130, 132, 133, 217, 278, 279, 284, 291, 295, 297, 298, 316
- Беспозвоночные 6, 13, 36, 115, 124, 131, 141, 143, 144, 150, 152, 266, 267, 276, 278, 281, 304, 316.
- Бешенка 250

¹ Выделенные полужирным шрифтом цифры указывают на страницы, где есть рисунки

- Биогенные вещества 37, 133, 302
Биологически кондиционированная вода 103
Биологическое состояние рыбы 15, 64, 95, 98, 254, 270, 271
Биомасса бентоса 39, 137, 217, 218, 268
Биомасса планктона 76, 118, 137, 217, 268
Биосток 302
Биотическая мелиорация 313, 314
— среда 6, 13, 14, 15, 94, 319
Биотический потенциал 162
Биотические взаимоотношения 5, 93
— связи 6, 93, 95, 150, 151, 305
— условия 9, 13, 14, 104, 105, 176
Бобровая плотина 149, 153
Бобры 151, 153
Боковая линия 35, 98, 278
Бокоплав 133, 152, 267, 281, 286, 291, 293, 295
Большероты 28
Бореальный вид 272
Бореально-равнинный комплекс 113, 114
Бореальные элементы 69
Бородавчатка 107
— страшная 108
Брачные изменения 176
Брачный наряд 174, 175, 176
Брачная окраска 175, 179
Брачный период 176
Брызгальце 82
Брызгун 138
Брюшина 57, 128
Брюшная полость 253
Брюшной пояс 41
Быстрянки 31, 267
Буревестники 146, 150
— малые 146
Бычки 14, 15, 22, 26, 28, 37, 40, 41, 51, 74, 86, 101, 113, 145, 149, 170, 178, 180, 185, 199, 225, 245, 261, 268, 295, 306
Бычок байкальский 174

Вальковатый тип формы тела 38
Веберов аппарат 25
Вегенера теория 260
Вентерь 307, 308
Верховка 35, 99, 279, 281
Верхогляд 29, 30
Вертикальная стратификация 293
Вертикальные перемещения рыб 26, 266
Вертикальные токи воды 36
Вес гонад 171, 172, 221
— пищи 221
— порки 171
Вес содержимого кишечника 221
— тела рыбы 220, 221
Весенне-нерестующие рыбы 178, 179
Веслоногие паразитические 135
— пресноводные 135
— рачки 6, 118, 126, 132, 135, 136
Веслонос 282
Веснянки (личинки) 137
Веснянки 138
Ветвистоусые 118
Вирусы 114
Вирусные заболевания 114
Витамины 124, 218, 259
— А (в пище) 218
— D (в пище) 218
— А—А₁ в тканях 259
— А₂ в тканях 259
Внутренние жидкости 71, 72, 73
Внутривидовые группировки 5, 93, 214, 256
— отношения 6, 11, 93, 101, 104
— связи 6, 93, 94, 95, 104
Вобла 6, 15, 36, 65, 96, 101, 130, 133, 142, 145, 156, 171, 172, 177, 178, 182, 183, 195, 200, 202, 203, 205, 207, 224, 225, 239, 261, 267, 269, 276, 278, 283, 290, 291, 293
— каспийская 130, 196, 223, 291, 297
Вобла северокаспийская 160, 184
Водоплавающие птицы 143
Водоросли диатомовые 289
— нитчатые 117
— планктонные 29, 86, 117, 133, 289
Водяная крыса 147
Водянка 115
Водяной ослик 128
— скорпион 139
— уж 143
Водяные клопы 139
Возраст 6, 95, 97, 99, 105, 125, 158, 159, 170, 183, 184, 199, 200, 201, 204, 205, 208, 209, 210, 211, 218, 221, 225, 230, 231, 232, 234, 235, 237, 239, 240, 241, 290, 305, 306, 311
Возраст (определение) 204, 205, 208, 209
Возрастной состав 97, 159, 204, 229, 230, 232, 233, 234, 235, 236, 239, 243, 306, 311
Возрастные группы 159, 210, 229, 230, 232, 235, 237, 240, 243, 306
«Вонзь» 266
Вооруженные рыбы 105, 106
Воспроизводство (стада рыб) 156, 201, 300, 302, 303, 310, 311, 312, 313, 315, 321
Востробрюшка 123, 195
Вторичноглубоководные рыбы 25, 28
Вторичнополовые признаки 62, 154, 173, 175
Выбой 171
Выдра 151, 152
Вылет насекомых 138
Вылов 160, 234, 237, 238, 240, 243, 244, 252, 254, 300, 302, 303, 305, 306, 307, 311, 312
Вырезуб 7, 257
Вырастные пруды 138
Высшие растения 115
Выухоль 152
Вьюн 15, 40, 83, 85, 87, 90
— обыкновенный 197
Вьюновые 25, 26, 89, 174
Гага обыкновенная 145
Гагары 144, 145
Газ плавательного пузыря 23, 24, 25, 26
Газовый рацион 291
Газообмен 65, 77, 79, 80, 93
Газоотделительная железа 25
Гальванонаркоз 62
Гамбузия 57, 170, 186, 199, 229
Ганоиды костные 23, 287
— хрящевые 23, 52
Гельминты 151
Гемальные дуги 69
Гемолиз крови 80
Генеративно-морские рыбы 248
— пресноводные рыбы 248
Гермафродитизм 186
Гибель икры 162, 198, 239, 243, 313
— рыбы 8, 44, 66, 68, 73, 78, 79, 80, 81, 86, 88, 92, 93, 102, 111, 115, 120, 121, 124, 126, 128, 132, 135, 136, 156, 163, 201, 235, 273, 302, 303
Гибриды 275
Гидра 121
Гидроакустические приборы 254, 321
Гидростатические органы 29, 31
Гимнарх 61, 83, 85, 187, 197
Гиногенез 189, 190
Гипертония 72
Гипофиз 173
— гормон 315
Гладыш взрослый 139
— личинка 139
Глаз 45, 46, 47, 48, 49, 51, 53, 192, 259, 261
— содержание витамина 259
— строение 47
— функция 46
Глаза телескопические 49
— стебельчатые 49
Глистная инвазия 137, 147
Глотка 82, 284
Глоточные зубы 7, 58, 196, 284, 285
— зубы выдолбленные 284
— зубы двухрядные 196
— зубы жевательные 284
— зубы конические 284
— зубы крючковидные 284
— зубы однорядные 196
— зубы первичные 196
Глохидии 131, 132
Глубоководные рыбы 14, 26, 27, 28, 48, 49, 50, 51, 54, 60, 104, 173, 253, 262, 279, 281, 289
Гнездо 40, 59, 97, 101, 102, 116, 150, 180, 182, 183, 187, 188, 189, 190, 243, 248, 313
Годовик 210
Годовая отметка 205, 208, 210
Годовой цикл 98, 156, 245
Годовые (годовые) кольца 203, 205, 207, 208, 209, 210, 211, 219
Голоавль 84
Голоц гребенчатохвостый 33
— тибетский 33, 175, 234
Голова 53, 61, 83, 105, 177, 281
Головной мозг 51
Головоногие 131, 148
Голодание 155, 205, 228, 274
Голомянкa 268
— байкальская 262
Голотурия 141, 150
Гольцы 15, 32, 33, 43, 44, 84, 108, 153, 164, 304
Гольян 32, 35, 46, 56, 84, 99, 120, 164, 304
— амурский 54, 55, 99
— обыкновенный 54
Гомотермные 63
Гонады 19, 57, 160, 171, 172, 173, 221, 225, 229
Гоноподий 185, 186
Горбуша 83, 84, 120, 149, 160, 168, 180, 182, 183, 184, 188, 192, 194, 238, 243
Горбылевые 59
Горбыли 58, 59
Горчак колючий 54, 55, 98, 105, 167, 197
— обыкновенный 105, 151, 167, 197
Горчаки 6, 105, 130, 160, 164, 179
Гребневики 121, 123
Грибки 115, 128
Гуанин 54
Губа 32
— нижняя 33, 41, 281, 284
Губаны тихоокеанские 112
Губаны 7, 22, 54, 58, 101, 163, 187, 188, 284

Гурами 188, 280
Густера 142, 143

Давление воды 16, 26
Далия 64

Дамский чулочек 31
Дафния 123, 133, 281

Движение скорость 14, 16, 19, 252, 253

— способы 14, 16, 18, 19, 20

Двойкодышащие 23, 40, 83, 89, 101, 197, 274

— американские 274

— африканские 274

Двукрылые (личинки) 267

Двухгодовик 210

Двухлетка 210, 235,

Двухстворчатые моллюски 7, 130, 131, 141

Дельфины 149, 150, 152

Дельфин обыкновенный 149

Демерсальная икра (см. икра)

Детрит 117, 132, 284, 287, 295, 316

Детритоядные рыбы (детритофаги) 276, 295, 316

Диантомус 126, 290

Динамика возрастного состава 232, 235

— жирности 220, 222, 225, 227, 228

— зрелости 267

— коэффициента упитанности 220, 221, 222, 267

— накопления жира 228, 229

— популяций 5, 229, 242

— стада 11, 114, 159, 238, 239

— численности 9, 11, 239, 321.

Длина головы 48

— рыбы 220, 234

Дночерпатель 297

Добавочные кольца 203, 207, 208, 209

— — 1 типа 207

— — 2 типа 207

— — 3 типа 207

Добавочный орган дыхания 92

Долгохвосты 27

Долгинка 249, 286

Домашние китайские рыбы 315, 316, 317

Донная икра (см. икра)

— фауна 33

Донные беспозвоночные 141, 150, 278, 281, 316

— организмы 207, 277, 278

— рыбы 14, 15, 16, 23, 26, 29, 31, 44, 54, 86, 107, 133

Доска Монастырского 212, 214

Доска Эйнар Леа 211

Доступность корма 298

— пищи 217, 241

Древние группы рыб 23, 28, 287

— или истинно глубоководные рыбы 28

Древний верхнетретичный комплекс 114

Древние ископаемые акулы 185

— высокогорные формы 57

Драки 188

Дрифтерные сети 309

Дрожжи 115

Дыхание 14, 44, 62, 68, 79, 80, 82, 83, 86, 87, 89, 155, 163, 168, 182, 192, 195, 197

— атмосферное 82, 90, 91, 92

— жаберное 83

— кишечное 89

Дыхательный аппарат 82, 111

— ритм 93

Ельцы 32, 207, 284, 267

Ерш 86, 113, 151, 228, 298

— -скорпена 54

Жаберная дужка 283

— крышка 41, 43, 105, 107, 197, 204, 208, 252, 253

— полость 90, 112, 225

Жаберные лепестки 197, 280

— мешки 82

— отверстия 82, 83, 111

— сети 307

— тычинки 277, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286

— щели 82

Жабростомы 135, 136

Жабры 14, 44, 62, 66, 72, 73, 74, 75, 79, 80, 82, 83, 86, 89, 90, 91, 92, 112, 115, 121, 124, 125, 129, 131, 135, 136, 180, 191, 192, 276

— дефинитивные 83, 197

— личиночные 83, 85, 197

— личиночные наружные 197

— ложные 84

Жгутиковые 119, 120

Железистые клетки 107

Железки вылупления 195

Железы бокаловидные 19

— внутренней секреции 246

— кожные 191

— кожные слизистые 19, 49

— ядовитые 108

— слизоотделительные 112

Желток 154, 155, 160, 168, 169, 177, 189, 198, 229, 239, 241, 243, 271, 276

Желточный мешок 28, 83, 191, 197, 263

Желчный пузырь 126

Желудок 90, 91, 144, 181, 192, 280, 285, 286, 287, 288, 289

Желтощек 97

Жерех 69, 97, 267, 285

Жерновок 284

Жертва 93, 94, 105, 106, 107, 109, 279, 285, 289

Живородящие рыбы 38, 164, 179, 185, 190, 192

Живорождение 38, 191, 192, 262

Животоядные рыбы 276, 286

Жизненный цикл 154, 156, 157, 229, 244, 246, 272, 276, 306

Жир 155, 184, 217, 218, 222, 223, 224, 225, 226, 228, 229, 239, 250, 257, 258, 265, 272, 274, 275, 288, 307

Жирность 15, 23, 220, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 241, 246, 250, 254, 262, 270, 272, 274, 302, 307

Жировая капля 28, 29, 169

Жиронакопление 155, 209, 215, 217, 272

Жирные кислоты 223, 275

Жуки 138, 139

— -плавунцы 139

Заболевания бактериальные 114

— вирусные 114

— грибковые 115

— рыбы 115, 119

Забота о потомстве 106, 180, 190

Загрязнение водоемов 302, 303

Закапывание 39, 40

Закапывающиеся рыбы 39, 40

Закладка годовых колец 209, 212

— чешуи 212

Залегание на ямах 97, 269

Заморные водоемы 153

Заморы 81, 88

— летние 88, 89

— зимние 88, 89

Защитные приспособления 21, 55, 57, 93, 100, 105, 106, 107, 108, 110, 115, 270, 279

Звездчатка 41

Звездочет 22, 23

Звуки 57, 59, 60

— «биологические» 58, 60

— механические 58

Звукопроизводящий аппарат 59

Зев 83

Зеленая морская черепаха 143

Землеройки 147

Земноводные 142

Зимовальные скопления 97

Зимовка 15, 94, 95, 96, 97, 100, 114, 155, 156, 173, 215, 217, 223, 228, 235, 242, 244, 245, 246, 253, 254, 262, 264, 266, 267, 268, 269, 271, 272, 273, 275, 302, 307, 311

Зимородки 144

Зимующие рыбы 227, 254, 255, 273

Змеевидный тип формы тела 16, 17, 38

Змееголов 29, 61, 92, 142

Змееголовообразные 29, 30

Змеи 143

— рыбаобразные морские 143

— рыбаобразные пресноводные 143

Змея 107

Золотые рыбки 61, 79, 102, 296

Зоогеографический участок 69

Зоопланктон 8, 101, 114, 268, 287, 316

Зостера 313

Зрачок 49, 51

Зрение 46, 47, 56

— аккомодация 46

— бинокулярное 46

— монокулярное 46

— поле 49

— поле горизонтальное 46

— поле вертикальное 46

Зрительное поле 48

Зубатка малая 133

— пестрая 140

Зубатки 140, 281

Зубы 7, 175, 196, 280, 281, 284, 285

— верхнечелюстные 284

— глоточные 7, 196, 280, 281, 284, 285

— мостовидные 140

— конические 140

— нижнечелюстные 284

— челюстные 58

Игла каспийская 74

Иглокожи 140, 141, 142, 281

Избирательность (пищи) 297

Изотония 73

Икра 6, 28, 34, 37, 38, 39, 40, 41, 59, 64, 78, 80, 97, 98, 101, 102, 104, 115, 116, 131, 135, 136, 138, 142, 143, 150, 151, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 174, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 197, 198, 219, 226, 239, 241, 242, 248, 255, 256, 263,

Икра 277, 305, 306, 307, 311, 313, 314, 315
 — выживаемость 198
 — вынашивание 181, 190, 191.
 — демерсальная 39
 — донная 28, 39, 57, 142, 248.
 — зрелая 160, 167
 — неоплодотворенная 102, 168, 189
 — остаточная 162
 — охрана 181, 248
 — пелагическая 28, 29, 157, 162, 168, 169, 177, 182, 248, 262, 263
 — прилипающая 34
 — размеры 167, 182
 — ядовитая 108
 Икрометание 38, 73, 98, 158, 159, 161, 162, 170, 171, 172, 174, 177, 178, 179, 201, 205, 247, 255, 260, 261, 264, 265, 266.
 — однократное 161
 — порционное 161, 162, 171, 173, 178
 — разовое 173
 Икрожные рыбы 177
 Ильная рыба 18, 97, 116, 187
 Инвазия 128
 — глистная 137, 147
 Индекс выбора пищи 297
 — наполнения кишечника 290, 291, 293
 Индопацифика 121
 Инкубационный период 38, 41, 164, 169, 177, 178, 190, 191, 193
 Инкубация 315
 — икры 174, 192, 311, 315
 Инсектициды 139
 — ДДТ 139
 Интенсивность выедания 138, 287
 — питания 65, 100, 254, 279, 281, 290, 291, 292, 296
 Инфауна 124
 Инфузории 119, 121,
 Истинно глубоководные рыбы 28
 Истощение 136, 201, 202, 207, 257, 267, 275
 — нерестовое 267
 Каймановая щука 111
 Кайра длинноклювая 145, 146
 — короткоклювая 134
 Калянус 132
 Калорийность корма 289
 Калуга 160, 170
 Кальмар 150
 Камбала дальневосточная 262, 272
 Камбала желтоперая 272
 — зимняя 311
 — морская 193, 219, 237, 238, 261, 319
 — полярная 272

Камбала речная 193
 Камбалы 14, 16, 18, 29, 35, 53, 54, 120, 121, 136, 149, 152, 164, 163, 174, 193, 199, 205, 218, 225, 237, 252, 261, 262, 269, 272, 311
 Камышовая вода 243
 Каналы боковой линии 35
 Капилляры артериальные 24
 — венозные 24, 89
 Каракатица 131
 Карась 15, 32, 40, 64, 66, 86, 93, 126, 146, 162, 273, 298
 — обыкновенный 273, 279
 — серебряный 117, 160, 189, 190, 200
 Каратиноиды 168
 Карепроктус 150
 Каретта 143
 Карп 15, 25, 32, 63, 65, 66, 80, 114, 120, 123, 125, 138, 144, 152, 183, 208, 217, 220, 274, 275, 298
 — чешуйчатый 75
 — зеркальный 75
 Карповое хозяйство 136
 Карповые 6, 29, 30, 70, 74, 84, 94, 117, 123, 136, 173, 175, 176, 178, 204, 215, 220, 255, 261, 281, 283, 284, 285, 286, 295
 — амурские 169
 — индийские 179
 Карповые пруды 144
 Карпоед 136
 Карпозубые живородящие 115, 185
 Карпообразные 25, 31, 83
 Карпы зубастые 170
 Касатка 152
 Кашалоты 149
 Керчак 288
 Кета 56, 83, 84, 98, 149, 164, 174, 176, 182, 183, 194, 225, 243, 250, 258, 259
 — летняя 182, 226, 250
 — осенняя 182, 183, 201, 226, 240, 250, 307
 Кефаль 16, 20, 59, 225, 284, 318
 Кижуч 183
 Кили-стабилизаторы 19
 Кильки 55, 306
 — анчоусовидные 55
 — каспийские 100
 Китайский краб 133
 Кит-горбач 150
 — полосатик 150
 — сельдяной 148
 — серый 152

Кит синий 152
 — южный 152
 Китообразные 148, 152
 Киты 148, 251
 — гренландские 152
 — зубатые 148
 — усатые 148, 152, 153
 Кишечная брызжейка 229
 Кишечник 23, 24, 26, 62, 73, 83, 89, 90, 91, 115, 120, 121, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 132, 148, 196, 221, 223, 224, 225, 229, 258, 259, 260, 280, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 293, 297, 304
 Кишечнополостные 13, 121, 122, 123
 — свободно живущие плавающие 121
 — сидячие 121
 Кишечнополостные хищные 121
 Кишечный тракт 33, 75, 80, 258, 285, 287, 288
 Клейкость (икры) 169
 Клеймение рыбы 253
 Клейтрум 202
 Климатический оптимум 69
 Клоака 185
 Клопы 138, 139
 — водяные 139
 «Клочение» 142
 «Клов» 281
 Кожа 14, 19, 44, 53, 54, 61, 62, 74, 83, 89, 91, 108, 112, 113, 120, 121, 125, 128, 135, 136, 276, 281
 Кожный покров 75
 — скелет 42
 Колбочки 47, 51
 Коловратки 123, 276
 Колония 5, 93, 95, 97
 — гнездовая 93, 97, 187
 Кольца на чешуе 202, 203, 204, 205, 207, 208, 209
 — нерестовые 207
 Кольчецы многощетинковые 124, 128
 Колючки 105, 107
 Колюшка южная 144
 Колюшки 116, 151, 187, 188, 190, 304
 Комары (личинки) 138
 — толкунцы 113, 124, 138, 293, 316
 Комменсализм 93, 106, 112, 129, 131, 135, 141
 Компоненты пищи 293, 294, 295
 Конечности 39, 41, 42
 — передние 41
 Концентрация кислорода 65
 Концентрация кормовых организмов 267
 — на местах нереста 296

Концентрация углекислоты 65
 Конь-губарь 130
 Координация движений 80
 Копулин 179, 180
 Копулятивные органы 185, 186
 Копулятивный аппарат 185
 Коралловые рыбы 54, 245
 Кораллы 281
 Корм 8, 65, 93, 104, 113, 114, 123, 124, 137, 141, 152, 161, 168, 169, 177, 198, 199, 216, 218, 219, 241, 248, 265, 267, 271, 276, 277, 278, 279, 285, 289, 290, 291, 292, 293, 295, 296, 297, 299, 304, 306, 311, 313, 316, 318
 — внешний 276, 290
 — живой 124, 315
 — калорийный 218
 — поддерживающий 155, 215, 290
 — продуцирующий 155, 215, 290
 Кормовая база 8, 37, 118, 123, 131, 138, 141, 148, 173, 177, 199, 215, 230, 239, 242, 244, 254, 277, 293, 295, 298, 311, 316
 «Кормовое пятно» 269
 Кормовой ареал 249
 — планктон 176
 Кормовые объекты 39, 99, 101, 113, 124, 137, 140, 145, 218, 271, 289, 291, 297, 298
 — организмы 5, 6, 76, 77, 101, 121, 123, 124, 130, 133, 176, 219, 266, 267, 269, 277, 290, 292, 303
 — поля 101, 319
 — ресурсы 153, 214, 239, 248, 274, 299
 — скопления 100
 Кормящаяся рыба 251
 Корненожки 191, 121
 Корифина 21
 Коромысло 139
 Корюшка 30, 104, 178, 215, 231
 — пресноводная 203
 — проходная 231
 Косатка 187, 197
 — скрипун 97, 174
 Кости 204, 205, 208, 209, 210, 213
 — верхнечелюстные 284
 — глоточные 284
 — небные 280
 — нижнечелюстные 284
 — плечевого пояса 58
 — плоские 204
 — челюстные 280
 Костиазис 119
 Костные ганоиды 23, 287

Костные ганоиды 191
— образования 23
— пластинки 110
Костистые 23, 35, 42, 46, 72, 73, 168, 185
Косяк 5, 95, 100, 251
— омулевый 268
Коэффициент видовой плодовитости 158
— зрелости 171, 172
— жирности 223
— кормовой 289, 290
— порционности 161
— продуктивного действия 290
Коэффициент промыслового возврата 242, 243, 315
— скорости 20
— упитанности 221, 222, 274, 275, 291
— упитанности по Кларк 221
— упитанности по Фультону 221, 222
Краб китайский 133
— плавунец 134
Крабы 134, 135, 150, 164, 180
Красная 201
Красное тело 24, 25
Красноперка 32, 69, 117, 145, 178
— угай 257
Краснуха 114
Крачка полярная 145
Крачки 146
Кроветочная система 25, 126,
Кроветочные капилляры 24, 89
— сосуды 191, 197, 283
Кровообращение
Кровь 20, 72, 73, 81, 82, 87, 92, 93, 108, 112, 119, 120, 124, 125, 127, 128, 136, 180, 197, 259, 262
— температура замерзания 259
— форменные элементы 197
Крокодил нильский 143
Крокодилы 143
Крохаль 143, 151
Круглоротые 39, 56, 61, 71, 72, 111, 185, 229, 255, 279, 282
Круглые черви 123, 127, 128
— свободноживущие 123
Круговорот органического вещества 37, 114
Крышечная кость 202
Кузовки 17, 82, 108, 111, 281, 284
Кумжа 84
Кутора 147, 152
Кутум 177, 257
Лабиринт 25, 205
— слуховой 25, 57

Лабиринтовые 41, 43, 119, 187, 188, 189, 190, 279
Ластогоние 148, 152, 251
Легкие 90
«Легкое» 89, 91
Ленок 137, 147, 304
Лентец широкий 128, 137
Лентовидный тип формы тела 16, 17
Ленточные черви 126, 227, 153
Летальная концентрация кислорода 65
— — углекислоты 65
Летнерестующие рыбы 178, 179, 302
Летучие рыбы 14, 19, 20, 21, 182
— океанические рыбы 169, 263
Лещ 5, 10, 15, 16, 17, 19, 20, 32, 39, 101, 114, 126, 124, 126, 130, 137, 142, 151, 161, 163, 165, 169, 173, 178, 182, 183, 197, 198, 200, 202, 207, 209, 214, 216, 217, 225, 227, 228, 230, 237, 243, 246, 269, 276, 277, 278, 281, 282, 284, 291, 296, 302, 306, 307
— аральский 219, 222, 223, 246, 266, 273, 306
— северокаспийский 232
— восточносибирский 95
Лещевидный тип формы тела 16, 17
Лжепескарь 166
— амурский 174
Лигула 94
Лигулез 126, 147
Лимнофильные рыбы (лимнофилы) 15, 273, 302
Линь 25, 61, 64, 86, 93, 120, 175, 178, 298, 314
Липаза 288
Лиса 265
Литораль 38
Личинки веснянок 137
— водных насекомых 137
— жука-плавунца 151
— комаров-толкунцов 137, 138, 246
— насекомых 277
— воздушных насекомых 293
— поденок 137
— ручейников 137
— рыб 6, 23, 28, 29, 34, 35, 39, 49, 56, 57, 62, 80, 84, 87, 114, 117, 118, 121, 123, 126, 133, 134, 139, 141, 142, 163, 164, 165, 168, 177, 178, 190, 191, 193, 195, 197, 199, 247, 262, 266, 284, 287, 288, 289, 313
— рыб пелагические 29, 30, 31, 87, 118, 134, 263, 266
— свободноплавающие 125, 189.

Личинки стрекозы 137, 139, 151
Литофильные рыбы 163, 164, 168, 169, 179, 180, 197, 273, 313
Ловчие нити 123
Ловушки ставные 307
Логарифмическая доска Монастырского 213, 214
Ложно проходные 261
Лонатонос 43
Лососевые 69, 84, 149, 152, 174, 175, 188, 207, 248, 255, 258, 259
Лососи 8, 15, 16, 20, 31, 41, 54, 56, 64, 70, 96, 101, 102, 163, 168, 172, 173, 177, 178, 180, 182, 183, 188, 189, 193, 194, 197, 201, 203, 204, 205, 207, 220, 225, 242, 245, 247, 249, 252, 255, 256, 296, 304, 307, 313, 315
— атлантические 87, 198, 201, 238, 269
— благородные 255
— дальневосточные 114, 149, 168, 182, 183, 198, 201, 239, 256, 257, 306, 310
— европейские 256
— обыкновенные 201
— проходные 256
Лосман рыба 112, 113
Луна-рыба 14, 16, 17, 19, 20, 29, 35, 82, 157
— тип формы тела 16, 17
Луфарь 152
Лучи анального плавника 185
— брюшного плавника 185
— грудных плавников 43, 58, 205, 279
— непарных плавников 71, 205
— парных плавников 71, 205
— плавников 22, 202, 205, 280
— спинного плавника 51, 174
Люте рыба 76, 133
Лягушка бык 148
— зеленая 142
Лягушки 142, 151
Макрели 134
Макрелешука 14
Макрофиты 117
Малогазость (у рыб) 43
Малоподвижные рыбы 254
Малощетинковые черви 124, 315
Мальки 6, 35, 97, 121, 122, 134, 138, 139, 146, 151, 168, 197, 235
Мальковое кольцо 207, 208, 209
Мальтаза 288
Мантейная полость 130, 141, 164
Маринка балхашская 108
Маринки 15, 31, 108, 281

Маслюк 38
Материнский организм 154, 155, 157, 167, 184, 191, 192
«Матка» 191
Маточное стадо 310
Медведи 151, 152
Медведь белый 152
— бурый 152
Медузы 121, 122, 150
— арктические 122
Межвидовые группировки 5
— отношения 11, 106, 114
— связи 5, 6, 93, 95, 104, 114
Места икрометания 260
— кормежки 96, 244—260, 262, 263, 266, 267
— нагула 96, 156, 245, 246, 249, 262, 263, 264
Метаболизм 102
Метка внутренняя 252, 253
— Гильберта 252
— металлическая 253
— Петерсена 252
— Э. Леа (гидростатическая) 252
Метки 252, 253
Метод логарифмических шкал Монастырского 213, 214
Меч-рыба 19, 21, 266
Меченые рыбы 251, 253, 254
— «биологическое» 253
— групповое 253
— радиоактивными изотопами 253
Меченосцы 174
Меченые рыбы 256
Миграции 11, 16, 62, 64, 69, 73, 101, 155, 156, 157, 215, 223, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 254, 257, 260, 262, 264, 265, 267, 270, 291, 307
— активные 244, 247, 264
— активные кормовые 265
— анадромные 255
— вертикальные 36, 251, 268, 267, 270
— — кормовые 266
— — нерестовые 262
— — пассивные 263
— горизонтальные кормовые 266
— денатантные 255
— зимовальные 15, 156, 227, 244, 245, 246, 254, 255, 256, 270
— кормовые или нагульные 244, 245, 246, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 270
— нерестовые 226, 244, 245, 246, 250, 254, 255, 256, 261, 269, 270
— — катадромные 259, 261, 263

Миграции пассивные 244, 247
 — кормовые 262, 263
 — сезонные 133, 267
 Миграционный путь 94, 97, 101, 226, 246, 247, 249, 250, 253, 254, 256, 264, 265
 Миграционные скопления 96
 Миграционный цикл 244, 245, 246, 248
 — I типа 245
 — II типа 246
 Мигрирующая рыба 245, 248, 249, 251, 253
 Мизиды 295
 Миксина 71, 72, 82, 111, 112, 280
 — обыкновенная 111
 Минога каспийская 256
 — морская 61
 — нельская 256
 — речная 74
 — 39, 56, 60, 82, 117, 185, 226, 255, 256, 279, 280, 282
 Миоцен 68
 Мирные рыбы 102, 125, 126, 132, 151, 267, 287, 288, 316
 Млекопитающие 13, 56, 98, 147, 148, 152, 153, 191
 — водные 147
 — наземные 147
 Многоперы 23, 41, 42, 83, 85, 89, 197
 Многощетинковые черви 124
 — паразитические черви 129
 — сидячие черви 124
 Моевка 145
 Мозг 121, 173
 Мозговая жидкость 126
 Мойва 131, 145, 146, 148, 149, 178
 — атлантическая 160
 — тихоокеанская 160
 Моллюски 6, 7, 125, 129, 130, 131, 132, 133, 141, 151, 164, 179, 180, 197, 277, 281, 290, 291, 293
 — двусторчатые 7, 130, 131, 141
 — донные 129
 — головоногие 131, 148
 — пелагические 129
 Молодь 6, 8, 38, 47, 54, 55, 56, 75, 77, 80, 98, 99, 101, 104, 114, 116, 119, 121, 122, 132, 133, 134, 136, 138, 142, 146, 156, 157, 161, 168, 175, 176, 177, 180, 192, 198, 199, 201, 207, 215, 217, 232, 240, 241, 245, 248, 255, 263, 275, 289, 290, 292, 296, 304, 311, 315
 Молоки 170, 186
 Моногамы 188
 Монофаги 277

Мормирус 282
 Морские глубоководные рыбы 74
 — ежи 141
 — ерши 22, 107, 278
 — звезды 140, 141
 — иглы 15, 111, 121, 140, 191, 281
 — костистые 71, 72, 73
 — рыбы 14, 15, 16, 25, 35, 37, 40, 41, 54, 64, 72, 73, 86, 117, 120, 123, 135, 157, 180, 191, 210, 248, 249, 255, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 269
 — свиньи 149
 — собачки 26, 46, 180
 Морская черепаха 143
 Морской дракончик, или змейка 107
 — карась 31, 61, 186
 — конек 191
 — конек-тряпичник 116
 — период 149
 — петух 42, 43
 — понтический комплекс 113
 — хирург 107
 — чорт 17, 29, 30, 41
 Мотыль 151, 277, 279, 291, 315
 Моча 72, 73, 74
 Мочевина 71, 72
 Мочевой пузырь 125
 Мочеточник 125
 Муксун 158, 261, 283, 293
 Мурена 112, 271
 Мускулатура 42
 — дистальная 42
 — лучей грудного плавника 43
 — проксимальная 42
 Мускульное электричество 109
 Мыши 147
 Мышцы 227, 229
 Навага 104, 149, 178, 193, 217, 225, 240
 Нагул 15, 69, 95, 96, 130, 153, 156, 161, 183, 199, 222, 227, 244, 245, 246, 247, 249, 250, 254, 257, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 270, 275, 293, 304, 311, 312
 Нагульные площади 270
 — скопление 96
 Нагуливающаяся рыба 254
 Наджаберные камеры 90
 — органы 90, 91, 92
 Накормленность рыбы 270, 290
 Налим 61, 64, 84, 87, 172, 178, 248, 279
 — речной 87
 Нарвал 149
 Насекомоядные 148
 — растения 119

Насекомые 137, 138, 139
 — воздушные 138
 — наземные 138
 — хищные 146
 Натуральный раздражитель 16, 64, 179, 246, 254, 270
 Невод береговой 307, 308
 — кошелевый 307, 308
 — обкидной 308, 309
 — ставной 307, 309
 Нельма 158, 261
 Неогеновая иртышская фауна 68
 Нервная система 126, 125, 196
 — трубка 57
 Нервно-мускульный аппарат 80
 Нервы висцерально-черепные мозговые 110
 Нерест 16, 59, 64, 69, 98, 104, 114, 158, 161, 162, 170, 171, 173, 174, 176, 177, 178, 179, 180, 183, 186, 187, 188, 199, 201, 206, 207, 217, 227, 229, 240, 242, 250, 257, 260, 263, 264, 265, 270, 302, 306, 312, 315
 — продолжительность 178
 — сроки 176
 Нерестилища 96, 153, 162, 178, 182, 183, 184, 241, 244, 248, 249, 250, 255, 256, 258, 259, 261, 262, 263, 302, 307, 310, 311, 312, 313
 — искусственные (типы) 313, 314
 — плавучие 313, 314
 — стационарные 313, 314
 Нерестовая площадь 248, 310
 Нерестово-выростные рыбхозы 304
 Нерестовое стадо 233, 240, 310
 Нерестовые бугры 180, 198, 313
 — кольца 207
 — марки 206, 207, 209
 — отметки 207, 232
 — миграции (см. миграции)
 — пруды 139
 — скопления 96
 Нерестовый период 171
 — сезон 183
 — субстрат 6, 67, 94, 130, 179, 180, 313
 Неритические рыбы 14
 Нерка 73, 168, 183, 256, 304
 Ниша 7
 — общая 7
 — частная 7
 — остракофила 7
 — пищевая 106, 113
 — экологическая 106
 Ногперы 27, 30, 41, 173

Ноздри 39
 Ноздря непарная 82
 Номограмма Баранова 307, 310
 Обеспеченность пищей 113, 114, 160, 161, 162, 169, 170, 176, 178, 198, 199, 214, 215, 225, 237, 239, 240, 248, 267, 292, 293, 295, 296, 298, 315
 Обмен веществ 16, 45, 56, 57, 63, 64, 65, 66, 78, 80, 81, 86, 115, 126, 155, 156, 178, 193, 201, 209, 215, 217, 228, 272, 273, 302
 Оболочка икринки 28, 29, 41, 115, 154, 164, 167, 168, 169, 182, 188, 189, 190, 194, 195, 197
 — радужная 46
 — роговидная 168
 — слизистая 46
 Объявляющие орудия лова 254, 307, 309
 Овариальная жидкость 184
 Овогония 172
 Овоциты 171, 172, 173
 Озерные рыбы 273
 Океанические рыбы 14
 Окончательный хозяин 125, 126
 Окраска 45, 53, 54, 55, 57, 98, 99, 105, 116, 174, 175, 253, 260
 — брачная 55, 175, 176, 179
 — донная 54
 — зарослевая 54, 55, 116
 — пелагическая морская 175, 176
 — пелагическая 53, 54
 — покровительственная 93
 — русловая 54
 Окраска стайная 54, 55, 98, 99
 Оксифильные рыбы 33, 86, 270
 Окуновые 24, 170, 172, 178, 215, 228, 229, 240
 Окунеобразные 23, 27, 28, 29, 30, 74, 109, 190
 Окунь 9, 10, 25, 78, 80, 86, 104, 113, 120, 144, 163, 171, 172, 173, 176, 178, 202, 222, 225, 228, 298, 306, 316
 — американский ушастый 63, 93, 240
 — балхашский 241
 — большой желтый 60
 — китайский 29, 30
 — морской 59, 107, 131, 133, 152, 186, 253, 319
 — обыкновенный 8, 54, 104, 180, 228, 241
 Омуль 216, 266, 268
 Ондатра 152
 Онтогенез 47, 276, 277, 284, 288, 295

Оплодотворение 154, 157, 169, 184, 185, 189, 190
 — внутреннее 184, 185
 — наружное 185
 Органы боковой линии 35, 51, 57, 98, 177, 278,
 — вкуса 278, 279
 — выделения 83, 121
 — дыхания 83, 87
 — дыхания добавочные 83, 92
 — дыхания личиночные 83, 195, 197
 — звука 58
 — зрения 16, 45, 47, 48, 49, 55, 98, 100, 178, 277, 278, 279
 — обоняния 278
 — опоры 42
 — осязания 43, 44, 49, 51, 278, 279, 280
 — пищеварения 121, 277, 283, 296
 — плавания 42
 — прикрепления 32
 — равновесия 57
 — свечения 49, 50, 54, 115
 — совокупления 185, 186
 — слуха 25
 — чувства 11, 44, 45, 60, 95, 99, 195, 250, 278, 279
 Орлан-белохвост 144
 — долгохвост 144
 — камчатский 144
 Орланы 151
 Орляки 281
 Орудия лова 62, 99, 100, 204, 307, 308, 309, 321
 — и способы лова 319, 321
 Оседлые рыбы 245
 Осменение 174, 179, 184, 190
 Осенне-зимнерестующие рыбы 178, 302
 Осеннерестующие рыбы 179, 302
 Осетр 75, 124, 133, 202, 225, 282, 290
 — русский 130, 184, 272
 — сибирский 36, 256
 Осетровые 15, 19, 115, 124, 134, 138, 163, 170, 173, 180, 189, 194, 195, 198, 199, 200, 204, 205, 220, 230, 242, 255, 256, 269, 315
 Османы 108
 Осморегуляторные приспособления 71
 Осморегуляторная функция 73
 Осморегуляция 258
 Осмотическое давление 71, 72, 73, 74, 259, 260
 Остракофилы 7, 167, 179, 197
 Остролучка 283
 Откладывающие икру на растительность 157

Открытопузырные 23, 24
 Отметки на чешуе 207
 Отолиты 205, 206, 208
 Отцеживающие орудия лова 100, 243, 251, 307, 309
 Офалина 162
 Офиура 141
 Охрана икры 181, 248
 Оцепенение 273
 Палеолитический человек (остатки пищи) 69
 Палеарктические пресноводные черепахи 143
 Паляия американская 56
 Палочки 47, 51
 Палтус 225, 319
 — тихоокеанский 238
 Панцирный американский сом 97, 111
 Панцирь 23, 82, 110, 111, 112, 135, 140, 150, 164, 180
 Паразитарные заболевания 279, 305
 Паразитизм 94, 106, 112, 127, 129, 135
 — внутривидовой 104, 106
 — межвидовой 111
 Паразитические ракообразные 113, 135
 — черви 124, 137
 Паразитический образ питания 281
 Паразитический самец 103
 Паразиты 6, 93, 94, 111, 112, 119, 120, 124, 125, 126, 127, 128, 131, 135, 136, 137, 141, 153, 253
 — кишечные 94, 125, 126
 — наружные 128, 135
 — полостные 126
 Парение 21, 197
 Партеногенез 189
 Партеногенетическое развитие 189
 Педицеллярный 140, 141
 Пелагическая икра (см. икра)
 Пелагические личинки (см. личинки)
 — ракообразные 131
 — рыбы 14, 15, 28, 37, 57, 87, 97, 101, 107, 131, 144, 145, 153, 321
 — эмбрионы 30
 — яйца 35
 Пелагофильные рыбы 164, 169, 182, 195, 197, 199, 243
 Пелагида 100
 Пеликаны 144
 Пепсин 288
 Первичный скелет 70
 Переваривание пищи 33, 65
 Перелов 300
 Переносчики 137
 Переохлаждение 66
 Перифитон 33, 117
 Период взрослого организма 154

Период личиночный 154, 198
 — неполовозрелого организма 142
 — постэмбриональный 191
 — развития 154, 155
 — старости 154, 155
 — эмбриональный 154, 157
 Периодичность потребления корма 293
 — (периодика) роста 204, 219
 — уловов 238, 242
 Пескарь восьмиусый 28, 169
 — губач 98
 — длинноусый 293, 294
 — короткоусый 294
 — обыкновенный 87, 124, 293
 — среднеусый 294
 Пескари 32, 53, 84, 130, 164, 229, 245, 263, 267, 294
 — дальневосточные 198
 Пескоройка 39, 56
 Песчанка 40, 121, 145, 146
 Печень 115, 126, 223, 229, 265, 307
 Пещерные рыбы 51, 52
 — сомы 51
 Пигмент 50, 57, 168, 192
 — дыхательный 168, 182
 — каратиноидный 168, 182
 — черный 57
 Пигментация 168
 Пигментные клетки 47
 Пикша 52, 54, 55, 59, 101, 122, 124, 129, 131, 133, 136, 150, 225, 277, 319
 — южная 22, 152
 Пилорические придатки 285, 286, 296
 Пинагор 17, 37, 38, 120
 — колючий 37
 Пиранья 148, 284
 Пистолет для мечения 253
 Питание 6, 7, 8, 15, 26, 47, 58, 59, 81, 93, 94, 99, 103, 104, 105, 113, 114, 117, 119, 129, 132, 133, 138, 140, 142, 144, 148, 154, 155, 161, 176, 177, 180, 191, 192, 202, 205, 209, 215, 218, 219, 220, 226, 227, 228, 229, 239, 240, 247, 257, 263, 265, 266, 267, 271, 274, 276, 283, 284, 285, 286, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 298, 299
 — активное 168, 241, 243
 — внешнее 154, 155, 161, 168, 176, 177, 198
 — донное 44, 199, 207
 — животное 295
 — интенсивность 65, 100, 279, 281, 290, 291, 293, 296

Питание объекты 196, 297
 — пассивное 160, 243
 — планктонное 199, 207, 276, 289
 — сезонная ритмика 291, 292
 — смешанное 271, 276, 295
 Питательные соки 276
 Питомники 152
 Пища 6, 7, 19, 33, 36, 39, 44, 47, 56, 62, 65, 74, 76, 77, 93, 94, 104, 105, 106, 112, 113, 114, 115, 117, 119, 121, 122, 123, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 137, 138, 140, 143, 145, 149, 150, 152, 153, 154, 160, 161, 168, 177, 180, 199, 205, 218, 221, 229, 239, 240, 241, 263, 264, 265, 266, 277, 278, 279, 284, 285, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 307, 311, 316
 — второстепенная 291
 — вынужденная 291
 — доступность 217, 241
 — основная 291
 — случайная 291
 — смешанная 276
 — состав 113, 131, 284, 291
 Пищеварительный процесс 288
 — тракт 286
 Пищеварительные железы 288
 Пищевая цепь 316
 Пищевой комок 285, 288, 289
 Пищевые взаимосвязи 5, 103, 113, 155, 210
 — объекты 41, 96, 289
 — отношения 5, 104, 113, 155, 276, 299
 — ресурсы 155, 168, 217, 276, 311, 316
 Пиявка землемер 128
 Пиявки 128, 129
 — рыбы 120, 129
 Плавательный пузырь 22, 23, 24, 25, 26, 28, 57, 58, 59, 89, 91, 92, 128, 260
 Плавник анальный 18, 19
 Плавник спинной 18, 19, 29, 51, 54, 61, 98, 105, 107, 174, 175, 204, 252
 — хвостовой 18, 174
 Плавники 14, 16, 22, 59, 101, 107, 128, 129, 134, 136, 174, 253, 279
 — брюшные 19, 29, 32, 37, 41, 101, 174, 175, 185, 190
 — грудные 18, 19, 21, 22, 41, 42, 43, 82, 107, 136, 174, 175, 279
 — непарные 16, 49, 174
 — парные 49, 174
 Плавниковая складка 31, 83, 197
 Плавные сети 307

- Плавунец окаймленный 138, 139
Плавунцы 138
Плавунчик взрослый 139
— личинка 139
Плавунец жук 151
Планктон 7, 37, 76, 77, 97, 104, 118, 134, 144, 161, 207, 248, 265, 266, 277, 278, 283, 316
Планктонная сетка 297
Планктонные водоросли 29, 86, 117, 133, 289
— организмы 168, 265
— ракообразные 118, 123, 126, 132, 133, 153, 277, 289
Планктоноядные рыбы (планктофаги) 37, 132, 217, 248, 279, 281, 283, 284, 295, 296, 316
Плечевой пояс 21, 22, 41, 58, 185
Плодовитость 6, 8, 105, 106, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 168, 173, 192, 198, 239, 241, 242, 302
Плодовитость абсолютная 157, 158, 159
— видовая 157, 158
— индивидуальная 157, 160
— малая 157, 168
— общая 157
— относительная 157, 159
— средняя 159, 160
Плоский тип формы тела 17
Плотва 25, 32, 65, 86, 99, 113, 117, 126, 127, 169, 172, 173, 178, 213, 228, 298, 316
Плоскоглаз тигровый 234, 302
Поведение рыбы 45, 97, 100, 321
Поганки 144
Подкаменщик большоголовый 38
— вооруженный 106
— керчак 52
— обыкновенный 87
— тихоокеанский 105
Подкаменщики 14, 20, 32, 38, 84, 86, 167, 185
Подпериод икринки 154
— свободного эмбриона (предличинки) 154
Подуст 84, 117, 163, 164, 281, 282
— амурский 115, 117, 276, 287
— чернобрюшка 132
Поджелудочная железа 288
Позвонки 69, 70, 194, 310
Пойкилотермные животные 63
Покатное состояние 315
Покатные особи 258
Ползание по грунту 39
Ползун 41, 43, 92
Полет 20, 21, 22
Полигамы 188
Поликультура 316
Половая функция 154
Половое отверстие 171
Половозрелость 97, 155, 169, 170, 214, 215, 217, 229, 230, 231, 232, 239, 241, 243, 244, 259, 274, 306
Половой цикл 57, 170
Половые железы 56, 62, 154, 155, 170, 171, 173, 178, 186, 217, 246, 270
— органы 34, 154
— продукты 15, 56, 170, 172, 176, 215, 256, 306, 315
Полостная жидкость 71, 72, 273
Полупаразитический образ жизни 82, 111
Полупаразиты 280
Полупроходные рыбы 15, 261, 269, 315
Полурыл 282
Поморник короткохвостый 145
Понто-Арал-Каспийская провинция 68
Популяция 9, 11, 57, 94, 95, 156, 159, 160, 162, 163, 169, 170, 173, 174, 178, 180, 190, 197, 199, 201, 218, 219, 225, 229, 230, 231, 234, 235, 237, 239, 240, 241, 242, 243, 252, 293, 295, 296, 300, 303, 304
— нерестовая 156, 230, 231, 235
— — I типа 230
— — II типа 230, 231
— — III типа 230, 231
— структура 229, 231, 237, 239, 243
— элементарная 95, 96, 101
Послеледниковое время 69
Потребление корма 65
Порционно нерестующие рыбы 161, 177
Почки 72, 73, 74, 125
Предкрышечные шипы 105
Предличинки 6, 154
Пресмыкающиеся 143
Пресноводная фауна 9
Пресноводные бентосоядные рыбы 124
Пресноводные рыбы 14, 15, 40, 41, 54, 61, 64, 71, 72, 73, 74, 86, 111, 120, 123, 135, 147, 143, 157, 200, 210, 248, 261, 262, 264, 266, 267, 272, 297, 312
— костистые рыбы 71, 72, 73
— черепахи 143
•Приапиды 186
Придонные рыбы 15, 16, 107, 133
Приливно-отливная зона 37, 38
Приливы квадратурные 38
— сизигийные 38, 177
Прилипы 112
Прирост 210, 215, 217, 220, 290
Присоска 31, 32, 37, 39, 83, 135, 198
Прогноз уловов 254, 255
— гидрометеорологический 255
Прогнозы краткосрочные 254, 255
Продолжительность жизни 8, 158, 173, 200, 201, 229, 231, 235, 237, 274
Продольная складка кишечника 287
Продуктивность стада 153, 303, 304, 305, 307, 311
Промежуточный хозяин 120, 125, 126, 127, 128, 137, 153
«Промысловая мера» 307
Промысловая разведка рыб 255
— карта Аверинцева 319
— — Копытова 318
— — промразведки 320
Промысловые карты 319
— рыбы 145, 153, 225, 242, 254, 321
— уловы 251
Пронация 42
Простейшие 119, 121
— паразитические 129
Прходные рыбы 14, 15, 73, 74, 156, 157, 170, 173, 247, 248, 249, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 261, 262, 263, 264, 269, 315
Прудовые рыбы 273
— хозяйства 77, 88, 119, 121, 135, 136, 146
Прыгун 41, 42, 89, 92, 138
Псаммофильные рыбы 163, 166
Псевдобранхи 84
Птеригоподии 185
Птицы 13, 77, 98, 143, 144, 145, 146, 147, 251, 270
— морские колониальные 145
— рыбоядные 108, 126, 144, 145, 270
Птичьи базары 144, 145
Пузанок 226, 259
— большеглазый 250, 286
— каспийский 250, 259, 286
Пузырчатка 117, 118, 151
Пучкожаберные 191
Пыжьян 277
Равноногие раки 135, 136
Радужная оболочка 46
Разведка и поиск рыбы 11, 321, 323
Развитие 11, 54, 56, 64, 70, 80, 94, 97, 114, 115, 156, 157, 167, 176, 177, 179, 180, 192, 193, 194, 195, 197, 198
Развитие внутриутробное 191, 192
— икры 177, 247, 248
— личинки 83
— стадии 179
— фазы 176
— эмбрионов 80, 83
Размерный состав (рыб) 237, 238, 239, 306
Размеры икры 167, 168, 169, 241, — рыб 100, 105, 237, 238, 239, 295, 305, 307
— яиц 167
Размножение 5, 7, 15, 26, 33, 38, 50, 54, 57, 59, 95, 96, 97, 108, 155, 156, 157, 163, 167, 170, 174, 176, 180, 242, 244, 245, 246, 247, 248, 250, 255, 256, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 267, 291, 302, 310, 311, 312, 313, 314
— места 69, 156, 242, 244, 245, 247, 255, 256, 260, 265, 267
Ракообразные 132, 133, 134, 135, 136, 137, 277, 290, 291, 295, 297, 315
— паразитические 113, 135
— планктонные 118, 123, 126, 132, 133, 153, 277, 289
Ракушковые 118
Ракшеобразные 144
Распределение кормовых объектов 299
— промысловых рыб 299
Распространение рыб 41, 67, 266, 303
Расселение 38, 64, 144, 303
Растительноядные рыбы 33, 117, 132, 273, 286, 295, 316
Растительные обрастания 281
Растения 115
— насекомоядные 119
— рыбоядные 118
— хлорофиллоносные 117
Расчисление темпа роста 211
Раса озимая 256
— яровая 256
Редукция пузыря 26
Резервные вещества 209, 273, 274
Резервуарный хозяин 128, 129
Резорбция желточного пузыря 57
Реликт 34
Ремень-рыба 19
Ремнец 126, 127, 137
Реофильные рыбы 15, 33, 302
Рептилии 143
— водные 143
Ретина 51
Реснитчатое тело 46
Речные рыбы 31, 33, 36, 249

Речные пелагофильные рыбы 177
 Рипус 318
 Роговидные ниточки 191
 Роговица 46
 Роговой чехлик 33, 281
 — эпителий 175, 284
 Рост 11, 23, 75, 77, 126, 136, 154, 155, 159, 199, 202, 208, 209, 215, 217, 218, 219, 220, 237, 239, 240, 241, 275, 288, 289, 290
 — белковый 209, 210, 213, 214, 217
 — закономерности 199
 — замедленный 202, 204
 — линейный 155, 209, 215, 217, 219
 — периодичность 202, 219
 — ускоренный 202
 — характеристика 213, 214, 215
 Рот 82, 90, 104, 174, 196, 278, 280, 284
 — в виде присоски 280
 — верхний 283
 — всасывательный 280
 — выдвижной схватывающий 196
 — выдвижной схватывающий и всасывающий 196
 — дробящий 281
 — конечный 283, 284
 — неподвижной схватывающий 196
 — нижний 283, 284
 — перифитонояда 281
 — планктояда 281
 — положение 283
 — полунижний 283
 — слабоподвижной схватывающий 196
 — типы 282
 — хватательный 280
 Ротовая беременность 178, 191, 192
 Ротовое отверстие 82, 141, 174, 276
 Ротовой аппарат 279, 284
 Рукокрылые 148
 Роль глубины 19
 Ручейники 286
 Рыбец 167, 313
 Рыбно-птичьи прудовые хозяйства 144
 Рыбная продукция 298, 303, 311, 312
 Рыбное хозяйство 120, 303, 311, 312, 316, 319
 Рыбные банки 318, 321
 — дожди 38
 Рыбоводные заводы 124, 134, 201, 305, 312, 315
 — хозяйства 133, 139, 146
 «Рыболовное усилие» 238, 244, 251
 Рыбообразные 82
 Рыбохозяйственные законы 305

Ряпушка 228, 229
 Сазан 55, 56, 64, 86, 116, 142, 159, 162, 163, 171, 172, 178, 197, 200, 217, 218, 225, 228, 230, 261, 275, 278, 283, 284, 285, 288, 289, 315
 — амурский 274
 — аральский 162
 — дальневосточный 125
 Сайда 99, 251, 281
 Сайка 64, 67, 145, 149, 193, 217
 Сайра 55
 Салака 189, 201, 225
 — балтийская 201
 — весенняя 201
 — осенняя 201
 Самец карликовый 104, 173, 188
 — карликовый пресноводный 173, 188
 — лошаль 176
 Самооплодотворение 186, 187
 Сапролегния 115
 Сарган 16, 17, 67, 282
 Сардина 23, 148, 266
 — дальневосточная 98
 — тихоокеанская 117, 238
 Светочувствительные клетки 56
 — почки 45
 Светящиеся клетки 50
 — органы 49, 50, 51, 115
 Свечение 49, 50, 115
 Севрюга 158, 159, 184, 193, 194, 195, 198, 200, 202, 225, 256, 272, 290
 — каспийская 264
 Сеголетки 152, 183, 210, 219, 220, 291
 Сельдевая акула 7, 16, 266, 276
 Сельдевые 23, 25, 26, 35, 117, 136, 161, 195, 204, 210, 252, 253
 Сельдеобразные 23, 25, 26, 27, 30, 173
 Сельди 15, 20, 23, 35, 53, 54, 57, 95, 97, 123, 134, 144, 145, 146, 148, 149, 150, 152, 153, 164, 167, 177, 178, 189, 194, 198, 204, 223, 231, 237, 248, 251, 255, 257, 263, 242, 243, 266, 281, 284, 312
 — каспийские 169, 170, 207, 226, 230, 250, 286
 — проходные 123, 263, 306
 — океанические 23, 25, 100, 119, 123, 132, 184, 198, 219, 221, 226, 240, 244, 249, 250, 261, 265, 313
 — тропические 108
 Сельдь беломорская 206
 — — Егорьевская 201
 — — Ивановская 201

Сельдь башенка 250
 Сельдь бражниковская 245, 249
 — волжская 184, 226, 250, 257, 286
 — долгинская 249
 — дунайская 123
 — «жирная» 265
 — исландская 201
 — Канала 201
 — «мелкая» 265
 — норвежская 201, 232, 233, 265
 — сахалинская 160, 201
 — сахалино-хоккейская 249
 — чернопинка 206, 250, 257
 — шэд 193
 — тихоокеанская 23, 96, 189
 — черноморская 29, 295
 Сельдяной кит 148
 — король 16, 17
 Селективность (орудий лова) 307, 310
 Семга 159, 230, 256
 — осенняя озимая 256
 — яровая 256
 Семенники 170, 172, 173
 Серебрянка 176
 Сероводород 93
 Серповидный отросток 46
 Сетчатка 47, 49
 Сиг ладожский 87
 — невский 283
 — пыжьян 277
 Сиги 15, 36, 64, 132, 138, 156, 176, 178, 189, 215, 219, 225, 245, 249, 256, 261, 262, 273, 276, 281, 315
 «Сигнальный фактор» 217, 63
 Сиговые 219, 266
 Силовое поле 97, 99
 Сима 182, 188
 Симбиоз 112, 121, 122
 Симбиотические отношения 93
 Синец 69, 123
 Скарповые 284
 Скаты 14, 17, 18, 40, 72, 82, 106, 120, 140, 149, 152, 185, 191, 281, 284
 — вооруженнохвостые 107
 — живородящие 185
 — звездчатые 52
 — икрометные 185
 — электрические 110
 Скелет кожный 42
 — первичный 42
 — хрящевые части 42
 — челюстей 174
 Скипасть 307
 Скопа 144, 151

Скопления рыбы 59, 76, 95, 96, 97, 100, 101, 144, 254, 255, 269, 275, 321
 — зимовальные 97, 275
 — кормовые 100
 — миграционные 96, 97
 — нагульные 96, 97
 — нерестовые 60, 96, 97
 Скорпены 20
 Скорпион водяной 139
 Склериты 207, 208
 — «темные» 207
 Скрытая теплота замерзания 66
 Скумбренные 22, 266
 Скумбрия 14, 16, 17, 19, 20, 36, 67, 255, 266
 — обыкновенная 26
 — японская 240, 261
 Слепые рыбы 51
 Слизоотделительная железа 112
 Слизистая оболочка кишечника 73
 Слизистые железы 49
 Слизь 14, 19, 44, 107, 191, 273
 Слуховой лабиринт 25, 57
 Слуховые капсулы 25
 Смертность 192, 198, 199, 229, 230, 241, 243, 303, 306
 Снеток 225, 231
 — псковско-чудской 231
 Собственно солоноватоводные рыбы 15
 Соккупительный орган 185
 Созревание половых продуктов 45, 56, 158, 170, 215, 217, 230, 232, 235, 260
 Соки тела 71, 80, 94, 174, 192
 Соленоводные организмы 36
 Солоноватоводные рыбы 14, 15
 Соляная кислота 288
 Сом американский 112
 — индомалайский 279
 — мешкожаберный 92
 — морской 174, 190
 — обыкновенный 174, 187, 200, 291
 — панцирный 111, 187
 — электрический 109
 Сомик 31, 35, 112, 267
 — американский 61, 102, 112, 278, 297
 — тропический 90
 — туркестанский 44
 Сомовые 181, 190
 Сомы 43, 58, 59, 60, 89, 90, 92, 107, 142, 147, 165, 187, 188, 191, 192, 197, 199, 205, 225, 230, 267, 276, 278, 280, 292
 — американские 38, 51
 — косатки 59, 107

Сомы пещерные 51
 — панцирные американские 97
 Соотношение возрастных групп 231, 232, 235, 243
 — икры и жира 226
 — полов 11, 158, 280, 306, 310
 — поддерживающего и продуцирующего кормов 155, 235, 243, 244
 — размеров гонад и жира 226
 — роста чешуи и рыбы 213, 216
 Сосальщики 125, 124
 — дигенетические 125, 126
 — моногенетические 124, 125
 Состав газа в плавательном пузыре 25
 Сошник 280
 Спаровые 14
 Спектр питания 105, 113, 293, 294
 Сперма 34, 157, 169, 171, 174, 183, 184, 188, 189
 Сперматиды 173
 Сперматогенез 173
 Сперматогония 172
 Сперматозоиды 173, 189
 Сперматофоры 185
 Сперматоциты второго порядка 172
 — первого порядка 172
 Спермии 189
 Спиральный клапан 287
 Сплюснутая с боков форма тела 16, 17
 Споровики 119, 120, 121
 Спячка 89, 271, 274
 — летняя 274
 Способ захвата пищи 284
 Средиземноморский комплекс 114
 Срогночелюстные 279
 Ставные сети 146, 307, 309
 Ставрида 22, 100, 152
 Стагнофильные рыбы 273
 Стадии развития 70, 79, 80, 81, 255
 Стадия выбоя 171
 — зрелости 108, 170
 — литоральная 265
 — метаморфоза 265
 — океаническая 265
 — покоя 24, 170, 171
 — размножения 171
 — созревания 171
 Стадо (рыб) 8, 76, 95, 96, 153, 159, 184, 217, 229, 230, 232, 238, 239, 242, 257, 248, 300, 302, 305, 306, 307, 311, 318, 321
 Стаи (рыб) 5, 11, 45, 51, 54, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 148, 149, 251, 254, 265, 293, 296, 321

Стаеобразование 94, 97
 Стайные рыбы 97, 99, 100, 101, 148
 Старение особи 11, 137, 159, 215
 Стеногалинные 74
 Стенотермные 64
 Стенофаги 114, 277, 293, 304
 Стенофагия 114, 293
 Стерогормоны 179
 Стероидные гормоны 179
 Стерлядь 87
 — волжская 121
 Стимулирование 315
 Стимулятор нереста 179, 179
 Стрекательные клетки 121
 Стрекозы (личинки) 137, 139, 151
 Стреловидный тип формы тела 16, 17
 Столчатые клетки 109
 Судак 24, 101, 132, 144, 151, 159, 158, 209, 216, 225, 228, 269, 280, 283, 297, 302
 Супинация 42
 Султанка 23, 161
 Суточное потребление корма 65
 Суточный ритм питания 101, 279, 291
 Таймень 64, 143, 147
 Тарань 269
 Тевяк 152
 Телескопические органы зрения 48
 Темп роста 211, 213, 215, 218, 221, 244, 302
 Температурный градиент 64, 66
 — оптимум 25
 — «порог» развития 193
 Тепловодные рыбы 36, 67, 169
 Теплокровные 63
 Токсическое действие 66, 79, 80, 81
 Толстолобики 177, 263, 284, 287
 Толстолобик амурский 59, 117, 286
 — белый 269, 273, 287, 316, 317
 — пестрый 316, 317
 Торпедовидный тип формы тела 16, 19, 17
 Трал 100, 307, 308
 Треска 18, 20, 73, 81, 82, 96, 99, 104, 121, 122, 129, 131, 133, 136, 145, 146, 149, 150, 152, 168, 169, 193, 198, 200, 202, 203, 204, 205, 208, 225, 230, 242, 250, 251, 261, 265, 278, 279, 281, 307, 319
 — атлантическая 261
 — норвежская 264
 — тихоокеанская 69, 70
 Тресковые 25, 131, 136, 149, 164, 170, 205, 217, 223, 229, 240, 278
 Трескообразные 23, 25
 Трехгодовик 210

Трехлетка 210, 235, 306
 Тригла 41, 42, 43, 279
 Трипсин 288
 Тритоны 142
 Троглобионты 51
 Троглоксены 51
 Троглофилы 51
 Троллинг 309
 Тропические рыбы 58, 161, 171, 178, 193
 Тропические морские рыбы 15
 — пресноводные рыбы 15
 Тряпичник морской конек 116
 Тугун 158
 Тунцы 14, 19, 20, 21, 26, 63
 Тулик 143
 Тюлень 147, 152
 — каспийский 147
 — хохлат 152
 Тюлька 114
 Убыль 235, 237, 293, 303, 321
 Углеводы 288
 Углекислота 115
 Угреобразные 27
 Угри 15, 16, 17, 18, 24, 35, 128, 229
 — глубоководные 111
 Угорь 89, 92, 111, 209, 255, 259, 260, 261, 263
 — американский 259, 260
 — европейский 259, 260
 — обыкновенный 29, 201, 247
 — речной 225
 — электрический 18, 61, 109, 110
 Удельная скорость роста 213
 Удельный вес рыбы 22, 23, 25, 26, 28, 225
 — — компонентов пищи 293, 295
 Удильщики 14, 28, 173
 — глубоководные 104
 Удобрение водоемов 314, 316
 — прудов 77
 Ужи 143, 151
 Укляя 87, 126, 142
 Улов (рыбы) мировой 301
 Уловы 76, 235, 238, 242, 243, 244, 251, 303, 306
 Ундулирующие движения тела 39
 Упитанность 15, 23, 127, 209, 220, 221, 222, 223, 246, 250, 254, 262, 265, 266, 270, 274, 275, 307
 Уплощенный тип формы тела 38
 Уровская болезнь 63
 Урожайность (рыб) 177, 198, 199, 231, 232, 234, 235, 236, 239, 312
 Усач аральский 257, 258, 263, 269, 285

Усач гокчинский 164
 — обыкновенный 163
 — чанари 257
 Усачи 32, 33, 108, 247, 257, 261, 278
 — азиатские 31
 — африканские 31
 Условно-рефлекторная методика 53
 Условные рефлексы 61
 Усы 44, 49, 51, 278, 279
 Утки 144
 Ушные камни 205
 Фаунистический комплекс 69, 104, 105, 106, 113, 114
 Фахак 108
 Ферменты 194, 195, 259, 287, 288
 Фиерасфер 150
 Финна 127
 Фитопланктон 76, 77, 144, 264
 Фитофаг 117
 Фитофильные рыбы 162, 164, 165, 168, 179, 180, 195, 197, 313
 Форели 15, 20, 32, 46, 68, 120, 133, 138, 153, 193
 Форель 93
 — севанская 318
 Форелеокунь 142
 Форма тела 16, 17, 196,
 — озимая 256, 269, 272
 Формула популяционной плодovitости (по Ивлеву) 158
 — Розы Леа 212
 — Северцева 158
 — Эйнара Леа 210
 — характеристики роста по Васнецову 213
 Фосфоресцирующая субстанция 49
 Фотосинтез 88
 Фурункулез 115
 Халистатическая зона 260
 Хамелеоноголов 68
 Хамелеоноголовые 68
 Хамса 23, 29, 30, 35, 96, 100, 101, 114, 119, 132, 146, 152, 156, 162, 177, 178, 200, 222, 225, 229, 243, 246, 270, 272, 306
 — азовская 227, 246, 272
 — черноморская 100, 272
 Харациновые 21, 22, 147, 210
 Хариус 33, 54, 84, 137, 147, 174
 — белый байкальский 286
 — черный байкальский 286
 Хвост 14, 18, 19
 — гипобатический 19
 — изобатический 18, 19
 — эпibatический 19
 Хвостовой стебель 2, 33, 107, 109

Хеморецепторы 180
 Химера 35, 167
 Хириноиды (лич.) 137, 277, 291
 Хирурги морские 107
 Хищники 5, 6, 7, 13, 45, 54, 93, 94, 97, 99, 100, 105, 106, 107, 110, 115, 127, 132, 133, 143, 148, 155, 158, 177, 199, 214, 217, 235, 243, 255, 265, 267, 276, 277, 278, 283, 284, 285, 287, 288, 291, 292, 299, 304, 316
 Хлористый натрий 71
 Ход рыбы 257, 258
 Холодноводные формы 68
 Холоднокровные животные 63
 Хохляк 152
 Храмуля 117, 281
 — закаспийская 276
 Хрусталик глаза 46, 49
 Хрящевые рыбы 52, 71, 72, 168, 191
 — морские рыбы 72
 — пресноводные 72
 Цапли 144, 146, 151
 Цементный орган 197
 Церкарий 125
 Цефаласпиды 61
 Цикл развития 126, 128, 129
 Цикличность сезонов 156
 Циклопы 6, 133, 134, 151, 291
 Циста 12, 127
 Цихлиды 192, 22
 Чавыча 257, 258, 259
 Чайка-бургомистр 145
 — морская 145
 — полярная 145
 — серебристая 145
 — сизая 145
 Чайки 144, 146, 147, 15, 151
 Чебак 136
 — амурский 295
 Чебачки 99
 Челюсти 174, 28
 Челюсть нижняя 278
 Черви 123, 124, 125, 126, 128, 133
 — круглые 123, 127, 128
 — круглые свободноживущие 123
 — ленточные 126, 127, 153
 — малощетинковые 124, 315
 — многощетинковые 124, 128
 — паразитические 124, 137
 Черви паразитические 124, 137
 Череп 205
 — мозговой 284
 Черепahi зеленые морские 143
 — морские 143

Черепahi пресноводные 143
 — — палеарктические 143
 Черная рыба 64, 66, 273
 «Чернильная болезнь» 147
 Черноглазка 152, 153
 «Черный цвет» 139
 Четвероногие 42
 Черноспинка 206, 250, 257, 226
 Четырехглазая американская рыба 46, 47
 — морская собачка 47
 Чехонь 133, 164, 263, 267, 281, 282, 283, 297
 Чешуйки эпидермальные 197
 Чешуйчатник американский 44, 85
 — африканский 85, 262, 284
 Чешуя 11, 176, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213
 — закладка 212
 Численность вида 68
 — стада 95, 104, 229, 244, 248
 Чистик 145
 Чувствующие клетки 35, 278
 Чукотская умеренная арктическая провинция 69

Шакалы 152
 Шаровидный тип формы тела 17
 Шемая 133, 267
 Шип 125, 256, 272
 — аральский 318
 Шипы рыб 29, 32, 41, 105, 107, 108, 19, 281
 Широкий лентец 128, 137
 Шкала Вовка 218
 — жирности 223
 — зрелости 170, 171
 — — по Гейнке-Майеру 170
 — — по Киселевичу 170
 — — по Кулаеву и Мейену 170
 — — по Недошивину 170
 — — по Паульсену 170
 Шпрот 23, 152, 182, 200, 229

Щиповка 17, 40, 124
 — средневропейская 39
 Щипцы для мечения 252
 Щука 16, 25, 54, 61, 132, 142, 143, 145, 147, 158, 160, 163, 177, 178, 217, 228, 225, 276, 277, 279, 289, 291, 292
 — обыкновенная 7
 Щуковые 215
 Щупальца 121, 122

Эвригалинные 74

Эвритермные 36, 64
 Эврифаги 277, 293
 Экологические группы рыб 14, 163, 167, 182, 192, 195, 272
 — участки реки 32
 — — леща 32
 — — усача 32
 — — форели 32
 Экскрекции 72
 Эктопаразиты 112, 121
 Электрические органы 69, 19, 110
 — разряды 60, 109
 Электрический сом 109
 — скат 110
 Электрическое поле 60, 61
 Электротоки реакции рыбы вторая фаза 61
 — первая фаза 61
 — третья фаза 62
 Эмбрионы 6, 24, 29, 30, 41, 78, 79, 80, 84, 131, 155, 160, 163, 164, 165, 166, 167, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 197, 198, 261, 262, 263
 Эндопаразиты 74, 121
 Эндокринная деятельность мозга 173
 Энергетические ресурсы 154, 155, 199, 267, 272, 276
 Энтерокиназа 288

Энхитреиды 124, 291
 Эпидермис 35, 107, 220
 Эпидермальные железистые клетки 107
 Эпизоотия 125, 235, 35
 Эрепсин 288
 Этапы развития рыб 64, 134, 155, 156, 161, 177, 192, 195, 168, 198, 198, 241, 276, 278, 287, 289, 295
 Ядовитая икра 108
 Ядовитость рыб 107, 108
 Ядовитые железы 107, 108
 — рыбы 107, 108
 — активно 107
 — пассивно 107
 Язык 28
 Язь 158, 169, 216
 Яичники 157, 162, 172, 173
 Яйца 157, 167, 190
 Яйцевой мешок 132, 191
 Яйцеживорождение 191, 192
 Яйцеклад 135, 180
 Японская саламандра 143
 Ярус 307, 309
 Ястребиные 144
 Ястыки 157
 Ящерицы 143

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Ablabesmyia 294
Abramis ballerus 69
 — *brama* 9, 114, 161, 165, 173, 182, 285
 — *brama orietalis* 209
 — *sapa aralensis* 267
Acanthias 205
Acanthias acanthias 72, 81
Acanthocephala 128
Acanthocyclops vernalis 133
Accipitridae 144
Acanthorhodeus 130
 — *asmussi* 54, 55, 98, 105, 167, 197
Acerina cernua 86, 113
Acipenser guldenstädti 75, 290
 — *nudiventris* 125, 130
 — *ruthenus* 167
 — *stellatus* 159, 264
Acropoma japonicum 50
Adacna 113
 — *laeviuscula* 130
 — *minima* 130, 297
 — *plicata* 130
 — *vitrea minima* 130
Aega 135, 136
Agonidae 67
Alburnoides 68
 — *bipunctatus* 31
Alburnus alburnus 126
Alcichthys elongatus 105
Aldrovandia 117, 118
Amblyopsidae 51
Amblyopsis 51, 52
Amia 91
 — *calva* 18, 97, 116, 187
Amiurus 102, 278
 — *melas* 102
 — *nebulosus* 58, 61, 297
Ammodytes 40
Ammodytes hexapterus 167
Amphipoda 152
Amphiopneus 90, 91
 — *cuchia* 92
Amphiprion 122
 — *frenatus* 121
Amphiprion percula 121
 — *perederaion* 121
Anabantoidei 279
Anabantidae 90
Anabas 41, 43, 90, 91
Anableps tetraphthalmus 46, 47
Anarrhichas minor 140
Anguilla 89, 91
 — *anguilla* 58, 201
Ancistrus 91
Anodonta 131
Aphyia 26, 200, 170
Apogon 191
 — *semilineatus* 165
Apogonidae 178, 245
Arapaima gigas 200
Argentina 26
Argulus 135
Argulus foliaceus 136
Argyropelecus 49, 50, 51, 54
 — *affinis* 48
 — *olfersi* 27
Aristichthys nobilis 177, 263, 317
Aselus aquaticus 128
Aspius aspius 69, 285
Asplanchna 123
Aspredo 191
Asterias rubens 140
Atherina hepsetus 28
Aulopyge 51
Bagridae 59, 187
Balaena mysticetus 152
Balaenoptera acutirostrata 148
 — *musculus* 152
 — *physalus* 148
Balanitidium 121
Balinopsis 123
Barbus barbus 278
 — *brachycephalus* 31, 257, 258, 285
 — *capito* 257
 — *conchionius* 169
 — *goktchaicus* 164
 — *radcliffei* 31

Barbus tor 31
Bathymacrops macrolepis 48
Bathypterois 279
Batrachoididae 59
Belone belone 67
Benthophilus macrocephalus 113
Benthosaurus 49, 280
Beroe cucumis 123
Betta 91, 187
Blenniidae 26, 28
Blennius 141
Blicca 68
Boreagadus saida 64, 67, 217
Bothidae 174
Bothus meoticus (Rhombus) 29
Botriocephalus gowkongensis 127
Brachionus 123
Brachiura 135
Brachymystax lenok 147
Bucephalus polymorphus 125
Calanus 152
 — *finmarchicus* 132
Caligus 135
Callichthys 91
Camallanus lacustris 128
Candida 115
Capoetobrama kuschakevitschi 283
Caranx chrysos 59
Carassius auratus 58, 61, 93, 102, 189
 — *gibelio* 189
 — *carassius* 64, 279
Cardidae 130
Cardium 113
 — *edule* 130
Caspialosa 230
 — *braschnikovi* 245, 249, 250, 286
 — *caspia* 226, 286
 — *caspia pontica* 123
 — *kessleri* 206, 226, 286
 — *saposhnikovii* 286
 — *volgensis* 184, 226, 286
Caspiomyzon wagneri 226, 256
Carcharinus glaucus 20
Careproctus sinensis 135, 164
Catopteroides macrocotyle 125
Carnivora 148
Carnegie 21
Centrarchidae 48
Centropogon 107
Ceratias 103
Ceratiidae 51
Ceratioidei 14, 28, 103, 104, 173
Ceratium 29, 281
Ceratospilus maderensis 27
Cestodas 126
Cetacea 148
Cetorhinus maximus 200, 277
Chaetodipterus faber 116

Chaenichthyidae 87
Characinoidei 55, 147
Chauliodus sloani 27
Cheilidodipterus 191
Chela bacaila 286
Chelone imbricata 143
 — *mydas* 143
Chiasmodon 289
Chilodonella 121
Chilogobio 130, 164
Chilogobio czerskii 98
Chironomidae 113, 137, 294
Chironomus 294
Chiroptera 148
Chologaster 51, 52
Chologaster papilliferus 51
Chologaster papilliferus 51
Chondrichthyes 52
Chondrostei 52
Chondrostoma 51, 68
Chondrostoma nasus 84, 117, 164
Chrysophrys aurata 186
Cichla temensis 286, 287
Cichlidae 40, 117, 191, 220, 286, 287
Ciliata 119
Cladophora 188
Clarias 91, 92
Cleithrum 22, 204
Clemmys caspica 143
Clione limacina 129
Clupea harengus 23, 25, 35, 100, 132, 167, 189, 219, 231, 249, 265
 — *maris albi* 206
 — *membras* 189
 — *pallasi* 83, 96, 184, 189, 239
Clupeonella delicatula 55, 114
 — *delicatula caspia* 100
Cobitidae 25, 26, 174
Cobitis taenia 17, 39, 40
Coelorhynchus carminatus 27
Cololabis saira 55
Colymbiformes 144
Copepoda 135
Comephoridae 262
Coregonus 15
 — *autumnalis migratorius* 268
 — *lavaretus pidchian* 277
 — *lavaretus lavaretus swirensis* 188
 — *lavaretus* 283
 — *clupeiformes* 127
 — *muksun* 283, 293
 — *tugun* 158
 — *tulibece* 127
Corisa 139
Corophiidae 113, 297
Corvina nigra 58
Coryphaena 266
Costia 120
Costia natrix 121

Cottidae 28, 167, 192, 268
 Cottus gobio 84
 Cottocomephoridae 174, 268
 Cottocomephorus 268
 Crenilabrus 22
 — ocellatus 188
 Crycotopus 294, 296
 Cryptochironomus 294
 Cryptobia 120
 Cryptopsarus 27
 Crystallogobius 170, 200
 Ctenolabrus 22
 Ctenopharyngodon idella 28, 117, 127,
 132, 269, 317, 263
 Curimatus elegans 210
 Cyanea capillata 122
 Cybiidae 63
 Cumacea 113
 Cyclops 6, 288
 Cyclopteridae 37
 Cyprinidae 108, 284
 Cypriniformes 51, 111
 Cyprinodon macularius 64
 Cyprinodontidae 64
 Cyprinodontiformes 51, 52, 170, 200
 Cyprinus carpio 25, 159, 167, 183, 185,
 278, 283, 288
 Cystobranchus 129

Dactylogyrus solidus 115
 — vastator 115
 Dallia pectoralis 64, 273
 Danio rerio 31, 193
 Daphnia 288
 Delphininae 149
 Delphinapterus leucas 149
 Delphinus delphis 149
 Deuterophysa 166
 Didacna 113, 130
 — trigonoides 130
 Dialommus fuscus 46, 47
 Diphyllbothrium latum 127, 128
 Digenea 125
 Diplodus (Sargus) annularis 31, 58
 Discognathichthys 32
 Discosoma 121
 Diurella 123
 Dorylaimus stagnalis 124
 Doras 91
 Dreissena 125, 291, 297
 — polymorpha 130
 Ductus pneumaticus 23, 24, 25, 26
 Dytiscidae 138
 Dytiscus marginalis 138

Echeneis naucrates 112
 Edriolychnus schmidtii 103, 281
 Electrophorus 91

Electrophagus electricus 18, 109, 110
 Eleginus navaga 104, 217, 240
 Emydinae 143
 Emys orbicularis 143
 Enchytraeus albidus 124
 Engraulis 14
 — encrasicholus 23, 29, 30, 35, 100,
 114, 132, 146, 229
 — maeoticus 156
 Enopnrys dicereus 105
 Ephemeroptera 294
 Ereiocheir sinensis 133
 Erethistes 35
 Ergasilus 135
 — sieboldi 135
 Erythrurus 91
 Erythroculter erythropterus 29, 30
 Eschrichtius gibbosus 152
 Esox lucius 7, 147, 220
 Esocidae 215
 Eubalaena glacialis 152
 Eumesogrammus 67
 — praecisus 67
 Eumicrotremus 37
 Eupomotis gibbosus 93
 Euphasidae 131, 132
 Euphasiacea 132, 152
 Exocoetidae 21

Flagellata 119, 120
 Fierasler 141
 Fundulus 141, 194
 — heteroclitus 78, 79, 102

Gadidae 240
 Gadus morhua 66, 81, 104, 198, 202,
 278, 279
 — macrocephalus 69, 70
 Galeichthys felis 174, 190
 Galaxias attenuatus 15, 177
 Galaxiidae 261
 Galaxiiformes 38
 Gammaridae 113
 Gambusia affinis 57, 229
 Garra 31, 32
 Gasteropelecus 21, 22
 Gasterosteidae 187
 Gasterosteus 116, 190
 Gastropoda 130, 113
 Gastrostomus bairdi 27
 Gaviiformes 144
 Geophagus brasiliensis 40, 286
 Glyptosternum davidi 35
 — labiatum 35
 — reticulatum 44
 — stoliczkae 35
 Glyptothorax 31, 32, 35
 Gobiidae 26, 37, 40, 200, 245, 261

Gobio 32, 229
 — gobio 53, 84, 293
 Gobiobotia pappenheimi 28, 169
 Gobius niger 26, 58
 — paganellus 141
 Gymnarchus 91
 Gymnarchus niloticus 61, 85, 187, 197
 Gymnothorax meleagris 112
 Gyrinocheilus 83

Haliaeetus albicilla 144
 — leucoryphus 144
 Halicherus gryphus 152
 Halientea 41
 Harengula punctata 108
 Harpodon neheurus 76, 133
 Hemicultus leuciscus 123
 Hemilepidotus gilberti 105
 Hemibarbus labeo 130
 Heteropneustes 91, 92
 Histiophoca fasciata 152
 Hippoglossus hippoglossus stenolepis
 239

Homalopteridae 32, 86
 Hoplosternum 91
 Horaichthys setnai 185, 186
 Hucho taimen 143, 147
 Huro floridana 142
 Huso dauricus 160, 167, 170
 — huso 160, 170
 Hydrichthys 121
 Hydrophidae 143
 Hypaniola kovalevskii
 Hypomesus olidus 30
 Hypophthalmichthys
 — molitrix 59, 117, 177, 263, 284, 286,
 287, 317

Hypopomus 89, 91
 Hypostomus 91
 Hypercoracoideum 22
 Hypocoracoideum 22

Icelus spatula 41
 — spiniger 41
 Ichthyophthirius 128
 — sanguinarius 128, 129
 Ichtyotomidae 128
 Idiacanthus 49
 Illex illicebrosus 131
 Ipnots 49
 — murrayi 27
 Insectivora 148
 Isopoda 135

Labeo dero 175
 Labridae 7, 58, 163, 187, 284
 Labroides phthirophagus 112
 Labrus mixtus 141
 Lagena 57

Laguvia 35
 Lamna cornubica 7, 266
 Lampanyctes 50, 51
 Lampetra fluviatilis 74, 226, 256
 — japonica 226
 Leistes reticulatus 58, 62, 102
 Leuresthes tenuis 38, 41, 177
 Leiognathidae 121
 Lentospora 121
 Lepidosiren 44, 89, 91
 Lepidosiren paradoxa 85, 101, 274
 Lepidosteiformes 111
 Lepidosteus 91
 Lepomis 48, 63
 Leptocheirus 311
 Lerneia branchialis 136
 Leucaspis delinaatus
 Leuciscus brandti 257
 — cephalus 84
 — idus 58
 — waleckii 136, 295
 Ligula 127
 Ligula intestinalis 126
 Limanda aspera 272
 — obscura 272
 Limnodrilus 294
 Linuche unguiculata 121
 Livoneca amurensis 136
 Liparidae 28, 135, 164
 Lobotes surinamensis 116
 Lobotidae 116
 Lophiiformes 41, 42
 Lophius piscatorius 29, 30, 41
 Lophius 42
 Loricariidae 97, 187
 Lopholatilus chamaeleonticeps 68
 Lota lota 84
 Lucioperca lucioperca 159, 209, 283,
 289

Macropodus 187
 Macruridae 49
 Masticura 107
 Mallotus villosus 160, 178
 Mallotus villosus socialis 160
 Megalobatrachus maximus 142
 Megaloptera nodosa 148
 Melanogrammus aeglefinus 52, 55, 59,
 101, 124
 Mesocyclops leucarti 133
 Missgurinus 91
 — fossilis 40, 85, 197
 Microstomidae 48
 Mistichthys lusonensis 200
 Mola mola 14, 29, 157
 Molinesia formosa 190
 Monodacna 113, 130
 Monodon monocerus 149

Monogenea 125
 Monopterus 91
 Mormyridae 61, 279, 281
 Mormyrus kannume 61
 Morone saxatilis 59
 Mullus 28
 Mullus barbatulus 23, 30, 263, 278
 — ponticus 28, 161
 Mugilidae 284
 Mustelus mustelus 191
 Myctophidae 14, 49
 Myctophium 51
 Myctophium rissoi 48, 263
 Mylopharyngodon piceus 6, 130, 317
 Mysidae 113
 Mystacoceti 152
 Myoxocephalus jaok 105
 — scorpius 38, 52, 66, 192, 288
 — 73
 Mytilaster lineatus 130
 Myxine glutinosa 72, 111, 167
 Myxobolus 120, 121

 Nangra 35
 Natrix olivaceus 143
 — tessellata hydrus 143
 Naso 109
 Nannostomus 55
 Naucrates ductor 112
 Nemachilus 15, 32, 43, 108
 Nemachilus barbatulus 58, 84
 Nemachilus stolickai 175, 234
 Nemichthys avocetta 27
 Nematodes 128
 Neoceratodes 91
 Neogobius 37
 — caspius 130
 — fluviatilis 22, 113
 — fluviatilis pallasi 130, 133, 295
 — melanostomus 22, 26, 28, 130, 175
 Neomys fodiens 152
 Neoplatycephalus 234
 — microdon 302
 Nepa 139
 Neostethus amaricola 186
 Nereis 124
 Nereis succinea 124, 277, 296
 Nerophis 141
 — lumbriciformes 67
 Nervus facialis 35
 — vagus 35
 Nitzschia sturionis 124
 Notesthes 107
 Notonecta 139
 Nototheniidae 87

 Octomytus 120
 Odontogadus merlangus 66
 — euxinus 22

Ogcocephalus 42
 Oligochaeta 294
 Oligoplites saurus 116
 Oncorhynchus 180, 198, 201
 — gorbusha 83, 120, 160, 167, 168, 176, 180, 238
 — keta 83, 164, 176, 182, 243
 — keta autumnalis 226, 250
 — masu 182
 — nerka 168, 201, 256, 304
 — tschavytscha 257, 258
 Ondatra zibethica 152
 Ophiocephalidae 90, 92
 Ophiocephaliformes 90
 Ophiocephalus 91
 — argus 142
 — — warpachowskii 29
 — striatus 92
 Opistoproctus 26
 Ordella 294
 Orca orca 152
 Orthocladus 294
 Opsanus tau 59
 Osmerus eperlanus 104, 215, 231
 — spirinchus 231
 Osphronemus 91, 280
 Ostracoda 294
 Ostraciidae 108
 Otocinclus 90

 Pandaka pygmaea 199
 Pandion haliaetus 144
 Paraphoxinus 51
 Parophicephalus 91
 Pelamis sarda 100
 Pelecus cultratus 263
 Perca fluviatilis 8, 86, 104, 113, 167, 180, 241
 — schrenki 241
 Percidae 240
 Perciformes 28, 42, 280, 286
 Periophthalmidae 41
 Periophthalmus 41, 42, 89, 91, 92, 138
 — koelreuteri 58
 Petromyzon marinus 60
 Phallostethiformes 185
 Phisodonopsis boro 39, 44
 Phoca caspica 152
 Phocaena 149
 Pholis gunnelus 38, 66
 Phoxinus 304
 — lagowskii 54, 55, 99
 — phoxinus 58, 84
 Phyllopteryx eques 116
 Physiculus japonicus 25
 Physeter 149
 Pimelodidae 51
 Piscicola geometra 128
 Pinipedia 148

Platystachus cotylephorus 181
 Platystoma 112
 Plecostomus 34, 91
 Pleuracanthus scleratus 108
 Pleuronectes 141
 — flesus 67, 289
 — platessa 67, 206, 237, 261
 Plotosus 107
 Poecilidae 174
 Palypedilum 294
 Polychaeta 113
 Polachius virens 67
 Polypnus 48
 Polypodium hydriforme 121
 Polypterus 41, 42, 85, 91, 127
 Polystotrema stouti 72
 Pomacentridae 121, 245
 Pomatoschistus caucasicus 74
 Pomolobus 164
 Portunidae 134
 Pneumatophorus japonicus 240, 261
 Premnas biaculeatus 121
 Pristis microdon 72
 Priurius melanostomus 167
 Proales 123
 — daphnicola 123
 Procladius 138
 — choreus 138
 Pseudomonas plehniae 114
 Protopterus 40, 85, 89, 91, 274, 284
 Pseudobagrus fulvidraco 97, 174
 Pseudogobio rivalaris 166, 174
 Pseudoliparis amblistomopsis 14, 311
 Pseudopleuronectes 272
 Pseudorasbora parva 99, 296
 Pseudosciena crocea 60
 Pterois 107
 Pteroplatea 191
 Pteropoda 129
 Puffinus puffinus 146
 Pungitius 116, 190
 — pungitius 304
 — platygaster aralensis 144

 Radialia 42
 Raja erinacea 311
 — radiata 52
 Rajidae 106
 Rana catesbyana 142
 — ridibunda 142
 Raphidoscarus 128, 129
 Regalecus 16
 Rhodeinae 164
 Rhodeus 130
 Rhodeus sericeus 6, 160, 197, 167
 Risopoda 119
 Rooseveltiella 284
 — piraya 148

Rutilus frisii 7, 257
 — kutum 177
 — rutilus 86, 113, 126, 173
 — caspicus 6, 15, 65, 101, 182, 195, 196, 276, 283, 390

 Saccobranchus
 Saccopharynx 51
 Saccopharyngiformes 28
 Sacculus 57
 Salmo 133
 — salar 20, 31, 159, 173, 201, 230, 238, 255
 — morpha lacustris 188
 — trutta 84, 173
 Salvelinus 153, 304
 Salvelinus fontinalis 56
 Sardina 57
 Sardinops sagax melanosticta 98, 117, 238
 Saurogobio 263
 Scardinius erythrophthalmus 69, 117
 Scaridae 271
 Scarus 141
 — croissensis 271
 Schizothorax 15, 31
 — argentatus 108
 Scienidae 58
 Scomber scomber 14, 67
 Scopelidae 133, 200, 266
 Scopeliformes 28
 Scorpaena 107
 — porcus 22
 Scorpaenidae 106
 Scyllium canicula 72, 167
 — stellare 72
 Sebastes 107, 253
 Sebastodes 149
 Sepioteuthis arctipinnis 131
 Serranidae 59, 186
 Serranus 186
 Siganiidae 245
 Siluroidei 58
 Silurodes eugeneiatus 279
 Silurus glanis 147, 165, 174, 187, 200, 278
 Simenichelidae 111, 112
 Simenchelys parasiticus 111
 Siniperca huatsi 29, 30
 Sisoridae 35, 78, 82
 Somniosus microcephalus 167, 185
 Sorex 147
 Sparidae 14, 186
 Sparisoma 271
 Sphaeriidae 130
 Spinachia spinachia 67
 Sporoza 119
 Sprattus 57
 — sprattus 23, 182, 220, 229

Stegophilus 112
 Sternoptychidae 48, 49
 Stoichactis 121
 Stomiatoidei 26, 49, 173
 Stychaetidae 67
 Symbranchidae 89, 92
 Symbranchiiformes 90
 Synanceia verrucosa 108
 Synanceidae 107, 108
 Symphysodon discus 191
 Syngnathiiformes 111, 191
 Syngnathus 141
 — nigrolineatus caspius 74
 Synodontidae 267
 Syphonostoma 141

Talassaeos pelagicus 144
 Tachysurus 107, 192
 — barbus 181
 Tanyarsus 294
 Taurocottus bergi 105
 Tetradontidae 58, 108
 Tetradontiformes 111
 Theuthidae 107
 Theuthis 109
 Thymallus 147, 174
 — arcticus 33
 — thymallus 84, 147
 Thynnus thynnus 20
 Thinemanniella 294
 Tilapia 63, 190
 — esculenta 117, 172
 — heudeloti 286, 287
 Tinca tinca 93, 175
 Tintinoides 113
 Toxotes jaculator 138

Tolyclelphus 126
 Trachurus 22
 — trachurus 100
 Trachipterus 16, 29
 Triacanthoporus crassus 126
 — nodulosus 126
 Trachinus draco 107
 Trigla 41
 Trionyx 143
 Troglichthys 51
 Trypanosoma 120
 Trypanoplasma 120
 Tursiops tursio 152
 Typhlichthys 51, 52

Ulcina 67
 — olriki 67
 Umbra 91
 — limi 102
 Unio 131
 Uranoscopus scaber 22
 Utricularia 117, 118

Varicorhinus heratensis 117, 276
 Vimba vimba 167
 Vinciguerria 51

Xenocypris 117
 Xenocypris macrolepis 115, 132, 287,
 295
 Xiphophorus 174

Zeugopodium 42
 Zoarces viviparus 28, 66
 Zoarcidae 28, 36

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	3
Введение	5

Часть I

Взаимоотношения рыб с абиотической и биотической средой	13
Приспособления рыб к абиотическим факторам среды	16
Плотность, вязкость, давление и движение воды, способы передвижения рыб	16
Грунт и взвешенные в воде частицы	39
Свет, звук, другие колебательные движения и формы лучистой энергии	44
Свет	45
Звук и другие колебания	57
Электрические токи, электромагнитные колебания	60
Лучи Рентгена и радиоактивность	62
Температура воды	63
Соленость воды	71
Солевой состав воды	74
Растворенные в воде газы	81
Биотические взаимоотношения у рыб	93
Внутривидовые связи у рыб	95
Межвидовые связи у рыб	104
Межвидовые связи у рыб и других организмов	114
Бактерии и вирусы	114
Рыбы и другие животные	119

Часть II

Основные звенья жизненного цикла рыб	154
Размножение и развитие рыб	156
Размеры, рост и возраст рыб	199
Возрастная структура популяции	229
Динамика стада рыбы	238
Миграции рыб	244
Нерестовые миграции	255
Кормовые миграции	262 ✓
Зимовальные миграции	269

Суточный ритм, зимовка и спячка рыб	271
Питание и пищевые взаимоотношения рыб	276

Часть III

Значение рыбы в жизни человека и биологические основания рационального рыбного хозяйства	300
Литература	324
Указатель русских названий и терминов	339
Указатель латинских названий	360

ГЕОРГИЙ ВАСИЛЬЕВИЧ НИКОЛЬСКИЙ

Экология рыб

Редактор издательства *Л. П. Петровская*
 Художественный редактор *Н. Л. Кузнецова*
 Технический редактор *Л. А. Григорчук*
 Корректор *Г. П. Меркулова*

Сдано в набор 28/XI 1962 г. Подписано к печати 8/VI 1963 г. Бумага 60 × 90¹/₁₆
 23 печ. л. 24,14 уч.-изд. л. Тираж 4000 экз. Т — 04138 Изд. № Е-19-62.
 Цена 87 коп. Переплет № 7 Зак. 678

Государственное издательство «Высшая школа»,
 Москва, К-62, Подсосенский пер., 20
 Типография издательства «Звязда», Минск, Ленинский проспект, 79