

Т. В. ДЕХНИК

ПОКАЗАТЕЛИ ЭЛИМИНАЦИИ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ ЧЕРНОМОРСКОЙ ХАМСЫ**ВВЕДЕНИЕ**

Иорт (Hjort, 1914) впервые высказал мнение о том, что численность поколений морских рыб определяется на очень ранних стадиях их жизни.

Эта гипотеза в дальнейшем была высказана во многих работах, и в частности в работах советских исследователей (Монастырский, 1952, Дементьева, 1951, 1958, и др.).

На основании многолетних наблюдений Т. Ф. Дементьева (1951) приходит к выводу о том, что у большинства рыб с морским ареалом нагула (сельдь, треска, лещ и др.) колебания численности вызваны в первую очередь условиями размножения, развития икры и выживания личинок.

Роллефсен (Rollefsen, 1930) предположил, что численность поколений северо-норвежского стада трески определяется уже на стадии икры, соответственно тому, в какой степени она повреждается волновыми действиями.

Из наблюдений Биджелоу и Уелш (Bigelow a. Welsh, 1925) очевидно, что численность макрели, как и норвежской сельди, связана с непостоянством условий выживания икры и личинок, или воспроизводства. Перебегающие богатые и бедные уловы авторы объясняют различными (хорошими или плохими) условиями выживания.

В работах Паулсена (Poulsen, 1930), Рассела (Russel, 1935), Кнудсена (Knudsen, 1954), Севилла (Saville, 1956) отмечается положительная корреляция между численностью личиночных стадий рыб и величиной соответствующего поколения в промысловых уловах.

Изучая далее причины колебаний численности трески и сельди, Иорт (1926) высказал предположение, что величина их поколений зависит от обилия пищи в море в момент перехода личинок на активное питание.

Еще раньше Фабр — Домерг и Биетри (Fabre-Domergue a. Bietrix, 1897) отметили большую смертность личинок морских рыб в аквариумах в период, когда они, используя желток, переходят на внешнее питание. Для этого явления они применили термин «критический период» («La periode critique»).

С этого времени многими исследователями выделялись «критические периоды» в эмбриональном и личиночном развитии рыб, периоды, характеризующиеся высокими показателями смертности.

Боннет (Bonnet, 1939), изучая влияние различной температуры на выживаемость икринок трески, установил, что при всех температурах

(в диапазоне от 6 до 12°) наиболее высокая смертность наблюдается на ранних стадиях развития икры. С момента замыкания blastopora смертность икры резко уменьшается и остается низкой до конца эмбрионального развития. К моменту выклева эмбриона, по наблюдениям Боннета, смертность резко повышается. Большая гибель в период выклева отмечена Данневигом и Ханzenом (Dannevig a. Hansen, 1952) при инкубации сельди.

По наблюдениям М. Ф. Вернидуб (1947) и А. Н. Трифионовой (1949), В. А. Королевой и Г. В. Федоровой (1951), Т. И. Привольнева (1941) критические периоды в эмбриональном развитии совпадают с процессами интенсивной дифференцировки. Признается, что для всех рыб наиболее чувствительными периодами к воздействию внешних раздражителей являются процессы начала гастрюляции и начала формирования зародыша.

Солейм (Soleim, 1942) пришел к заключению, что для сельди «критический период» совпадает со временем резорбции желточного мешка.

С. Г. Крыжановский (1955) объясняет периодические падения численности сахалинской сельди «чрезмерной гибелью молоди на начальном этапе питания, обусловленной несоответствием между потребностями личинок в пище и возможностями их удовлетворения».

Наряду с этим Моррис (Morris, 1956) в экспериментах по культурам морских рыб установил, что наступление кризиса в начале активного питания характерно в индивидуальных случаях; во многих опытах, — пишет Моррис, — личинки не могли перейти к активному питанию и все погибали. С другой стороны, в некоторых опытах не было даже слабых показателей того, что переход от желткового питания к активному является критическим периодом.

Марр (Marr, 1956) основательно проанализировал гипотезу «критического периода» как причину колебаний численности поколений морских рыб и пришел к заключению, что имеется мало оснований предполагать, что какой-то период в личиночном развитии может оказаться критическим или катастрофическим.

Даннеvig и Ханзен (1952) показали, что личинки трески могут жить в фильтрованной воде в течение нескольких дней после резорбции желтка. Интересно, что в цитированной выше работе С. Г. Крыжановский отмечает, что личинки сельди после рассасывания желточного мешка могут существовать без пищи в течение почти десяти суток.

Виборг (Wiborg, 1957) на основании многолетних исследований по северо-норвежскому стаду трески не отметил увеличения смертности на какой-либо стадии в ранний период жизни трески и пришел к заключению об отсутствии соответствия между количеством икры и личинок и величиной соответствующего поколения трески в промысловых уловах. Т. Ф. Дементьева (1958) в обобщающей работе по изучению влияния естественных факторов на численность азовской хамсы установила высокую пластичность личинок азовской хамсы по отношению к кормовым объектам и пришла к выводу «о большой возможности выживания личинок на этапе перехода к активному питанию».

Приведенные литературные данные, как и ряд других не цитированных здесь работ, свидетельствуют о противоречивых трактовках в отношении «критических периодов» в раннем онтогенезе морских рыб.

Можно считать общепризнанным мнение о том, что познание закономерностей процесса воспроизводства или выживания в ранний период развития рыб является важнейшей ступенью в изучении колебаний численности их поколений.

В связи с этим большое значение приобретает накопление новых фактических данных, особенно в количественном выражении, по выживанию морских рыб в ранний период их развития.

Изучение процесса воспроизводства морских рыб представляет значительные трудности методического характера. По-видимому, прежде всего этим можно объяснить лишь очень ограниченное число работ, в которых рассматриваются количественные показатели потерь (или выживания) на ранних стадиях развития морских рыб в их естественных условиях обитания.

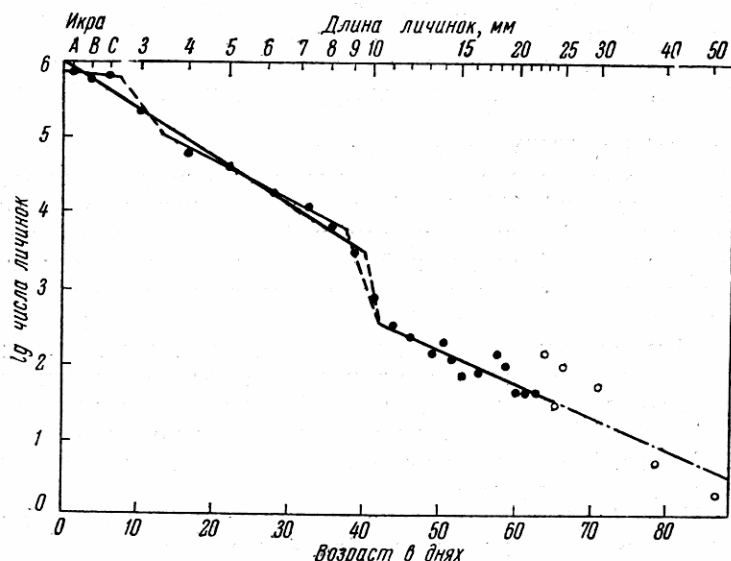


Рис. 1. Выживание ранних стадий атлантической макрели (по Сетту)

Большой интерес в этом отношении представляет работа Сетта (Sette, 1943), в которой обстоятельно изучены количественные показатели смертности на одном поколении атлантической макрели у побережья США. Автор приводит кривую выживания поколения макрели 1932 г. в течение первых 85 дней ее жизни. В течение этого периода личинки макрели достигают длины около 50 мм.

Затем математическим методом Сетт устанавливает достоверность кривой выживания и рассматривает причины, определяющие изменение коэффициента смертности в период развития от икры до сформированной молоди. Представляется целесообразным детально рассмотреть работу Сетта по атлантической макрели и Альстрема (Ahlstrom, 1954) по тихоокеанской сардине, поскольку только в этих известных автору работах содержатся количественные данные по выживанию в ранний период жизни рыб в море.

Расчисление кривой выживания атлантической макрели основывалось на планктонных количественных ловах и сопоставлении различных стадий развития икры и возрастных групп личинок.

Логарифмическое выражение количественных показателей выживания икры и личинок (из работы Сетта) приводится на рис. 1.

Сетт дает двойное толкование кривой выживания. Первое простое объяснение выражено на рисунке в виде жирной линии. Основной излом

отмечается на 35-й день, когда личинки достигают длины 10 мм. Этот излом делит кривую на три части:

- 1) икра, желточный мешок и личиночная стадия;
- 2) переход от личинки к постличиночной стадии;
- 3) постличиночная стадия.

Первая часть, соответствующая стадии до 10 мм длины, на полулогарифмической сетке изображается прямой линией; следовательно, смертность на данном отрезке есть величина постоянная и составляет (по данным Сетта) 14% в день. Период перехода от личиночной к постличиночной стадии (при длине от 9 до 11 мм) выражен изломом кривой и выделяется Сеттом как наиболее критический в эмбриональном и личиночном развитии макрели. В этот период количество молоди в узкий отрезок времени (около 3 дней) снижается на 90%.

Постличиночное развитие (третий отрезок) характеризуется более умеренными показателями смертности, чем на ранних стадиях. Для этого отрезка смертность составляет около 10% в день.

Второе толкование (тонкая линия на рис. 1) делит прямую от А до 10 мм на три отрезка. Первый отрезок от А до С соответствует эмбриональному периоду развития. Коэффициент смертности в это время составляет 5% в день. Следующий отрезок, выраженный изломом прямой, соответствует стадии желточного мешка. Коэффициент смертности на этом отрезке повышается до 23% в день. В течение личиночной стадии (третий отрезок) коэффициент смертности составляет 12% в день.

Высчитав величину смертности за весь изученный период, Сетт получил смертность за день 10—14%.

Наиболее значительное отклонение от общего показателя наблюдалось в период перехода от личинки к постличиночной стадии (размер личинки 9—11 мм), когда численность популяции сокращалась на 30—45% в день. Другое заметное отклонение наблюдалось в период эмбрионального развития, когда был отмечен наиболее низкий коэффициент смертности — 5% в день, и на стадии желточного мешка, когда был отмечен более высокий коэффициент — около 23% в день.

Марр (Marr, 1956) цитирует данные неопубликованной работы Альстрома и Нейера, пересмотревших данные Сетта. Альстром и Нейер в отличие от Сетта приняли во внимание распределение икры и личинок во времени, учитывали различия в дневных и ночных уловах и перепределили темп роста. На основании усовершенствованного анализа данных Сетта авторы предложили другую кривую выживания (рис. 2), которая в целом подтверждает вторую трактовку Сетта.

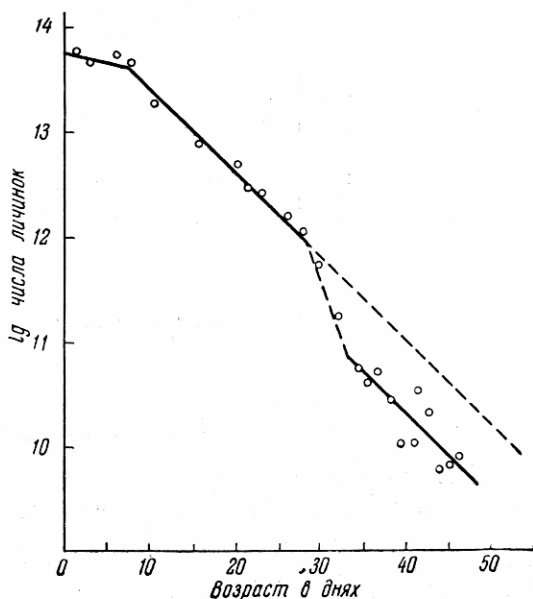


Рис. 2. Выживание ранних стадий атлантической макрели (по Марру)

Из этой кривой выживания (рис. 2) следует, во-первых, что показатели смертности меньше для икры, чем для личинок и, во-вторых, что повышенный коэффициент смертности (выраженный изломом кривой) приходится (при переопределении темпа роста) на 31 день развития и совпадает с периодом окончания формирования плавников.

Марр (1956) справедливо предполагает, что такие резкие изменения показателя выживания в этот период развития в действительности могут не иметь места, а, возможно, связаны с повышением способности ускользания личинок от сети после формирования плавников.

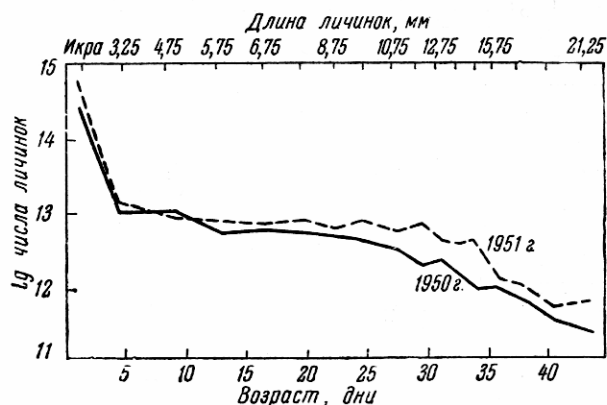


Рис. 3. Выживание ранних стадий тихоокеанской сардины в 1950 и 1951 гг. (по Альстрому, 1954).

Помимо атлантической макрели процесс выживания ранних стадий развития обстоятельно изучен для тихоокеанской сардины (*Sardinops caerulea*) побережья Северной Америки (работы Sette a. Ahlstrom, 1948; Ahlstrom, 1954). В последней работе Альстрома приведены кривые выживания поколений 1950 и 1951 гг. в течение первых 45 дней их жизни. На рис. 3 воспроизведены кривые выживания тихоокеанской сардины из работы Альстрома. Эти кривые показывают высокую смертность от начала эмбрионального развития до личинок размерами 3,25 мм, низкие показатели смертности для личинок от 3,25 до 14,75 мм длиной и более высокие показатели смертности для личинок размером крупнее 14,75 мм.

Вместе с этим Альстром отмечает, что значительная часть только что выклюнувшихся личинок проскальзывает через отверстия сети при ловле. Хотя действительная величина этих потерь не определена, имеющиеся у Марра (Marr, 1956) данные (заимствованные им из неопубликованных работ) свидетельствуют о том, что только около 0,1 количества личинок длиной 3,5 мм задерживается сетью. На этом основании Марр высказывает предположение, что действительный ход кривой выживания сардины приближается к типу одной из гипотетических кривых выживания, предложенных им и воспроизведенных в настоящей работе на рис. 4. Кривая выживания сардины, по данным Альстрома, соответствует ломаной гипотетической кривой Марра (рис. 4) и характеризует чрезвычайно низкие показатели выживания в течение раннего периода развития.

В цитированных работах дан наиболее обстоятельный и глубокий анализ процессов выживания и потерь на ранних этапах развития морских рыб в естественных условиях обитания.

Насколько известно, процессы потерь и выживания в раннем онтогенезе других рыб так детально не изучены.

Имеется большое количество работ, где рассматриваются вопросы экологии ранних этапов развития рыб и где содержатся данные по выживанию икры и личинок рыб. Однако эти данные не могут быть представлены в виде кривых выживания (или кривых потерь) и, следовательно, не отображают закономерностей этих процессов.

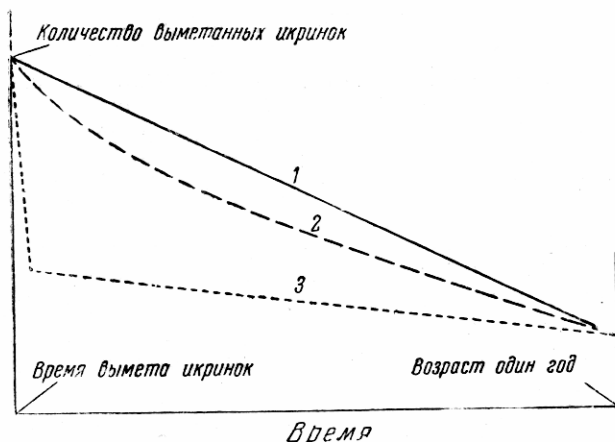


Рис. 4. Гипотетические кривые выживания от икры до годовика (по Марру)

1 — постоянные показатели выживания; 2 — показатели выживания повышаются с постоянной скоростью; 3 — показатели выживания очень низкие в течение критического периода

У Хелдта (Heldt, 1956) имеется ссылка на работу Анадон (Anadon, 1954), в которой рассматриваются три типа смертности икры и личинок сардины. Однако с этой работой мы не имели возможности познакомиться. Некоторые данные из этой работы приводятся ниже.

В капитальной работе Бевертон и Холта (Beverton a. Holt, 1957) в разделе 6: «Пополнение и продукция яиц» дан теоретический анализ процесса выживания в личиночный (интересующий нас) и более поздний периоды развития и показана математическая зависимость между продукцией яиц и пополнением. Авторы исходят из представления о том, что в личиночном развитии существуют переломные (или критические) стадии, на которых смертность особенно высока и что одной из таких стадий в раннем онтогенезе морских рыб является переход на внешнее питание. И далее, в качестве основного положения авторы принимают, что показатель личиночной смертности находится в прямом отношении к плотности популяции. При этом Бевертон и Холт ссылаются на работы Ейнзеля (Einsele, 1941), Солейма (Soleim, 1942), Танинга (Taning, 1951), Свердсона (Sverrdson, 1949), в которых делаются выводы, что запасы питания являются важным фактором, влияющим на личиночную смертность.

Авторы приводят гипотетические кривые выживаемости личинок и дают графическое соотношение между продукцией яиц и пополнением при показателе личиночной смертности прямо пропорциональном плотности.

Не останавливаясь далее на многих других проблемных вопросах, глубоко разработанных Бевертоном и Холтом, и признавая огромный вклад этой капитальной работы в теорию флюктуаций морского рыболовства, представляется возможным отметить (в отношении трактовки процессов воспроизводства) некоторую оторванность теоретических обоснований авторов от конкретных данных. Цитированные выше работы Сетта и Альстрома, содержащие богатейший фактический материал, по нашему мнению могли бы быть положены в основу теоретических обобщений по вопросам выживания морских рыб.

Авторы для подтверждения своих исходных положений о том, что коэффициент смертности резко возрастает, когда запасы желтка истощаются, ссылаются на работу Сетта. При этом они отмечают, что данные Сетта по атлантической макрели являются единственными известными им точными измерениями личиночной смертности. Упоминание работы Сетта в этом аспекте, по нашему мнению, не совпадает с теми выводами, к которым он пришел на основании своих наблюдений. Это следует из приведенной кривой выживания атлантической макрели (рис. 1), а также из обобщения, где Сетт отмечает, что смертность вскоре после выклева мала и малочисленность поколения 1932 г. не может быть связана с недостатком пищи в период выклева. Если недостаток питания и имел место, то он сказался на дальнейшем периоде планктонного содержания или в переходную фазу (9—10 мм). Переход к активному питанию происходит, по данным Сетта, по достижении личинками 4 мм длины.

Вместе с этим нельзя не отметить, что работу Альстрома, в которой также рассматриваются изменения показателей смертности для двух поколений тихоокеанской сардины, Бевертон и Холт не цитируют вообще. Как было показано, Альстром, аналогично Сетту, не отметил увеличения смертности при переходе личинок на внешнее питание.

Таким образом, авторы при создании математических моделей (по крайней мере, в той части, которая касается продукции икры и пополнения) исходят из логических предположений, а не из известных конкретных данных.

Признавая большую роль математического метода в анализе биологических явлений, мы склонны, однако, считать прогрессивное значение этого метода тогда, когда он используется для трактовки и обобщения наблюдаемых процессов и явлений, для установления (выявления) закономерностей этих процессов и явлений, а не для логических умозаключений, основанных на определенных предположениях.

Вытекающие из результатов наблюдений математические модели представляли бы основу для теоретических обобщений и практических выводов.

В настоящей работе рассматриваются показатели потерь в эмбриональный и ранний личиночный периоды развития черноморской хамсы и приводится кривая выживания от икры до личинок размерами 12 мм, т. е. до окончания формирования плавников.

Приведенные в работе данные следует рассматривать как частный случай изменений показателей потерь и выживания в эмбриональный период и в период раннего личиночного развития черноморской хамсы.

Выявление закономерных изменений численности в период раннего онтогенеза — задача будущего, разрешение которой должно быть основано на длительных (охватывающих весь нерестовый сезон) непрерывных многосуточных наблюдениях.

Такие наблюдения, проведенные в течение трех-четырех лет, дадут необходимый и достоверный материал, являющийся основой в разработке важнейшей проблемы современной ихтиологии — динамики численности поколений морских рыб.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Методика изучения процесса выживания в ранний период развития морских рыб разрабатывалась автором совместно с Л. А. Дука и В. А. Синюковой на примере массовых для Черного моря видов рыб — хамсы и ставриды в течение 1957 и 1958 гг.

При разработке методики мы исходили из представления о том, что процессы гибели и выживания могут быть глубже поняты, если подойти к их изучению на примере частных изменений в пределах отдельной нерестовой популяции или некоторой части этой популяции.

Для этой цели был выбран район с максимально слабыми для прибрежных вод Черного моря течениями, который в то же время является одним из основных нерестовых районов изучаемых рыб (Евпаторийский район, в 14 милях от берега по траверзу мыса Лукулл). Было намечено провести непрерывные многосуточные наблюдения (на указанном стационаре) за развивающейся икрой и личинками рыб в различные отрезки времени нерестового сезона. Для получения сравнительных показателей ставилась задача провести параллельные наблюдения в двух-трех других нерестовых районах (также методом стационарных многосуточных съемок).

В результате такие стационарные наблюдения были проведены в трех районах: Евпаторийском районе с 5 по 12 июля и с 5 по 8 августа 1957 г. и с 3 по 7 июня 1958 г.; в районе Карадага с 7 по 12 августа 1957 г.; в Прибосфорском районе с 31 июля по 1 августа 1958 г.

Метод стационарных наблюдений позволил выявить суточный ритм размножения черноморской хамсы и проследить за последовательной сменой этапов эмбрионального развития хамсы в пределах чередующихся в планктоне единовременных суточных выметов или генераций — от оплодотворения до выклева эмбриона (Дехник, 1959).

В размножении хамсы и развитии выметанной икры был установлен строго выраженный ритм. Вымет и оплодотворение яиц происходит в узкий отрезок времени — от 22 до 24 час. Продолжительность развития выметанных яиц находится в прямой зависимости от температуры воды, при которой протекает развитие каждой генерации. При изменении средней температуры от 20,6 до 23,8° длительность развития отдельных генераций изменяется от 45 до 32 час.

Интерес в данном случае может представлять выявленная продолжительность периода эмбрионального развития и отдельных этапов этого периода в естественных условиях обитания. В этом отношении чрезвычайно интересно сообщение Болина (Bolin, 1936) по калифорнийскому анчоусу, который отмечает, что в период массового нереста каждый планктонный улов содержит три различные стадии развития икры. Вымет яиц калифорнийского анчоуса происходит регулярно около 22 час., и личинки выклеваются через 62 часа.

В течение суток в планктоне закономерно встречаются развивающиеся икринки черноморской хамсы двух генераций: вымета ближайших ночных часов и вымета предшествующей ночи.

В эмбриональном периоде развития хамсы было выделено шесть этапов, отличающихся качественной определенностью. Эти шесть эта-

пов, по-видимому, могут быть приняты и для всех морских рыб с пелагической икрой. Длительность каждого этапа различна и в пределах вида изменяется в зависимости от температуры.

Общепринятое положение о том, что выживание в личиночный период жизни рыб определяется преимущественно фактором питания, заставило обратить особое внимание на изучение количественных показателей питания личинок изучаемых видов с параллельно поставленными наблюдениями по плотности и динамике биомассы кормового планктона. Работы по питанию личинок проводятся научными сотрудниками Севастопольской биологической станции Л. А. Дука и В. И. Сильниковой.

Для изучения оптимальных условий выживания эмбрионов Т. Ф. Дементьева предложила метод учета живой и мертвой икры (1958).

С 1954 г. Р. М. Павловская (1955, 1956) и Н. И. Ревина (1956) начали исследования по развитию и выживанию икры и личинок черноморской хамсы и ставриды. Исследования проводятся по методике, предложенной Т. Ф. Дементьевой, и сводятся к выявлению условий и результатов нереста (по показателям выживания) в различных нерестовых районах с учетом влияния абиотических и биотических факторов среды.

Достоверность предложенной методики Дементьева устанавливается специально проведенными опытами, которые показали, что икринка гибнет, еще будучи в море, и что механических повреждений при ловле и фиксации не происходит.

Опыты сводились к просчетам живой и мертвой икры параллельно на живом и фиксированном материале и к результатам анализа горизонтальных ловов разной продолжительности. Процент живой икры за 5 и 10 мин. лова икорной сеткой был одинаковым.

Указания о нахождении мертвых икринок в планктоне впервые сделаны Апштейном (Apstein, 1911), который предположил, что отмирает преимущественно не оплодотворенная икра, а развивающиеся икринки оказываются очень устойчивыми.

Т. А. Перцева-Остроумова (1940) определяла относительную гибель икринок каспийского пузанка на основании учета мертвых икринок.

Тестер (Tester, 1955) при подсчете продукции икры и личинок анчоуса *Stolephorus purpureus* Fowler распределял икринки по трем категориям: нормальные, механически поврежденные при ловле и «агглютинированные» — погибшие в море.

При анализе собранных материалов мы обратили внимание на признаки отмершей икры. Основным критерием «мертвой» икры хамсы служит нарушение внутренней структуры. Оно выражается разрывом желточной оболочки, выпадением гранул желтка в полость яйца и помутнением оболочки. Зародышевый диск или формирующийся зародыш в большей или меньшей степени деформируется, смещается по отношению к нормальному положению, спадается (сморщивается).

В условиях эксперимента такие икринки погружаются на дно аквариума и не развиваются. Во взвешенном состоянии находятся нормально развивающиеся икринки с целостной внутренней структурой.

Единично в пробах встречаются икринки, внутренняя структура которых разрушена и представляет бесформенную массу, а оболочка совершенно непрозрачна.

При анализе фиксированных материалов было обращено далее внимание на то, что в отдельных пробах наблюдалось 100%-ное содержание мертвых икринок какого-то этапа развития. На этом основании

можно было бы предположить, что в дальнейшем данная генерация (при проведении наблюдений на стационаре) выпадет из уловов. Однако в действительности этого не наблюдалось. Последующие этапы развития наблюдаемой генерации были представлены соответствующим числом икринок.

Таким образом, в собранных фиксированных пробах можно отчетливо разграничить три группы икринок: икринки с нормальной внутренней структурой, деформированные икринки и мутные икринки с бесформенной структурой.

Согласно Тестеру (1955), можно предположить, что первая группа содержит живые икринки, вторая — механически поврежденные при лове, третья — икринки отмершие в море, еще не успевшие погрузиться. Количество последних в пробах незначительно (на тысячу икринок приходится примерно 2—3 таких икринки) и они, несомненно, не характеризуют потери.

Роллефсен (1930) в исследованиях по икре трески проследил процесс отмирания икры под микроскопом. Отмирание сопровождается (как это прослежено и на икре хамсы) нарушением целостности желточной оболочки, выпадением желтка в полость яйца и в дальнейшем деформацией зародыша. Роллефсен убедительно показал далее, что гибель икры происходит во время сетяных ловов. Икра, улавливаемая сетью, находится в ней под давлением, в результате чего желточная оболочка большого количества яиц повреждается. Было также подмечено другое важное обстоятельство. Если сетяной улов поместить в сосуд с морской водой, то икринки сразу же распределятся на две фракции: одна из них будет находиться во взвешенном состоянии, другая — погрузится на дно. Все пловучие икринки содержат нормально развивающихся эмбрионов, все погрузившиеся — деформированных. Погружение отмерших икринок происходит очень быстро, по наблюдениям Роллефсена, — в течение нескольких минут.

Ю. П. Зайцев (1958) провел специальные наблюдения и показал, что число мертвых икринок в сетяных уловах зависит не от продолжительности лова, а от скорости траления: с увеличением скорости их число возрастает. Производя выборку сети вручную с очень малой скоростью, Зайцев получал пробы, содержащие 98—100% живых икринок, и пришел к выводу о том, что при горизонтальных ловах у поверхности воды в сеть практически не попадает икра, погибшая в море.

Все изложенное выше заставляет признать метод учета «мертвой икры» неприемлемым для суждения о потерях или выживании.

Учет погибшей в сетяных ловах икры или, как принято называть, количество «мертвой» икры может лишь служить основанием для суждений о чувствительности различных этапов развития.

Действительно, третий этап развития у черноморской хамсы, например, всегда дает высокий процент «мертвой» (деформированной) икры (не ниже 40). Это этап гастрюляции, который многими исследователями выделяется как критический этап в эмбриональном развитии рыб (Вернидуб, 1947; Трифонова, 1949; Трифонова, Борисовская, Закиан, 1949).

Напротив, на V и VI этапах развития хамсы количество «мертвой» икры не превышает 4—5%. Эти этапы развития (рост заложенных зачатков эмбриона) характеризуются, как известно, пониженной чувствительностью.

В настоящей работе потери учитываются путем количественного соотношения икринок по этапам эмбрионального развития, в пределах

отдельных генераций, исходя из их суточной продукции и соотношения различных размерных групп личинок (по суточному распределению) с учетом продолжительности их развития. В основе метода лежит предположение, что все икринки, находящиеся во взвешенном состоянии, т. е. учитываемые в сетяных ловах, живые. Такое предположение представляется вполне достоверным на основании изложенных выше соображений.

Величина суточной продукции икры определяется количеством икринок на первом этапе развития. Изменения количества икринок по этапам развития в пределах генерации — это изменения суточной продукции или ее динамика, отражающая ход потерь.

Необходимо отметить, что принимаемая исходная величина суточной продукции не соответствует ее истинному значению, а всегда несколько занижена, так как в данном случае не поддаются учету отмершие на первом этапе развития и выпавшие из планктона икринки. (В дальнейшем представляется необходимым рассчитать коэффициент этих потерь).

В рассмотренной выше работе Сетта потери определялись путем количественного сопоставления по стадиям развития икринок и размерных групп личинок из суммарных уловов за период нереста. Предварительно Сетт рассчитал продолжительность развития каждой стадии в пределах эмбрионального периода и продолжительность развития каждой личиночной размерной группы.

Следовательно, наш метод заимствован в основном у Сетта и отличается изучением процесса потерь на отдельных генерациях или на динамике суточной продукции.

ПОКАЗАТЕЛИ УБЫЛИ В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И РАННИЙ ЛИЧИНОЧНЫЙ ПЕРИОДЫ ЖИЗНИ ХАМСЫ

Изменения показателей убыли рассмотрены по двум участкам моря в разные отрезки времени: по Евпаторийскому району в июле — августе 1957 г. и июне 1958 г. и по Прибосфорскому району в июле — августе 1958 г.

Для определения величины потерь в процессе развития брались средние количества икринок из нескольких генераций, за исключением Прибосфорского района, где была полностью прослежена только одна генерация, которая отличалась высокой численностью. Количество икринок по каждому этапу рассчитывалось на 1 лов; количество личинок рассчитывалось также на 1 лов, исходя из их суточного распределения с последующим пересчетом на протяженность развития соответствующей размерной группы. Суточный подсчет количества личинок 2-й и 3-й размерной групп производился только по ночным ловам, так как в светлое время суток личинки этих групп почти нацело выпадают из уловов.

Предличинки (1-я размерная группа) как пассивные формы распределяются в дневных и ночных уловах равномерно.

По морфологическим показателям было выделено 3 размерные группы личинок.

1. Предличинки размерами 2,0—3,5 мм. Группа характеризуется наличием желтка. Ротовой щели нет. Тело окаймлено плавниковой каймой, глаза не пигментированы. На теле меланина нет. Личинки парят в толще воды брюшной стороной вверх. Время от времени совершают броски, сопровождаемые волнообразным движением тела.

2. Личинки размерами 3,6—6,0 мм. Группа характеризуется переходом на активное питание. Ротовое отверстие оформлено, анус открыт, кишечник в виде ровной прямой трубки. Тело окаймлено плавниковой каймой. Глаза пигментированы. Личинки очень подвижны.

3. Личинки размерами 6,1—12,0 мм. В группу объединяются личинки от начала закладки плавниковых лучей до формирования непарных плавников. Личинки очень активны; в светлое время суток легко ускользают от сети и в дневных уловах единичны.

Выделенные размерные группы личинок не трактуются как этапы развития, так как этапность личиночного развития — вопрос специальный, требующий глубокого экспериментального изучения.

Продолжительность развития личинок каждой группы определялась условно, исходя из суточного прироста в 1 мм, установленного Т. Ф. Деметьевой (1958) для предличинок и ранних личинок азовской хамсы.

Таким образом, продолжительность развития 1-й размерной группы составляет 1,5 суток, второй — 2,5 суток и третьей — 6 суток.

Изменение суточной продукции икры в процессе развития (или количество икринок по генерациям, приведенное к одному лову) и суточное распределение личинок (приведенное к одному лову) показано в табл. 1 и 2.

Эти изменения по генерациям весьма значительны не только в сопоставлении двух районов за два года (1957 и 1958), но и в пределах одного района в течение короткого отрезка времени. Вместе с этим

Таблица 1

Показатели выживания по генерациям

Этапы разви- тия	Количество икринок по поколениям на один лов *																	
	Евпаторийский район, 1957 г.								Евпаторийский район, 1958 г.								Прибос- форский район, 1958 г.	
	I генера- ция		II генера- ция		III генера- ция		средние данные		I генера- ция		II генера- ция		III генера- ция		средние данные		I генера- ция	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
	I—II	113	100	223	100	226	100	187,3	100	106	100	177	100	318	100	200,3	100	7218
III—IV	33	29,2	197	88,3	166	73,4	132,0	70,5	83	78,3	56	31,6	80	25,1	73,0	36,4	5279	73,1
V—VI	34	30,1	66	23,6	90	39,8	63,3	33,8	24	22,6	24	31,6	16	5,1	21,3	10,6	3638	50,4

Таблица 2

Суточное распределение личинок (приведенное к однодневному лову) *

Размерная группа личинок, мм	Евпаторийский район, 1957 г.								Прибосфорский район, 1958 г.	
	I генерация		II генерация		III генерация		средние данные		I генерация	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
2,0—3,5	0,1	0,1	2,7	1,2	0,6	0,2	1,1	0,6	7,6	0,1
3,6—6,0	1,3	1,1	6,4	4,7	4,8	2,1	4,2	2,2	28,6	0,4
6,1—12,0	0,7	0,6	0,2	0,1	0,2	0,1	0,4	0,2	7,4	0,1

* Количество икринок и личинок в табл. 1 и 2 приведено в штуках и % от количества икринок на I—II этапах развития.

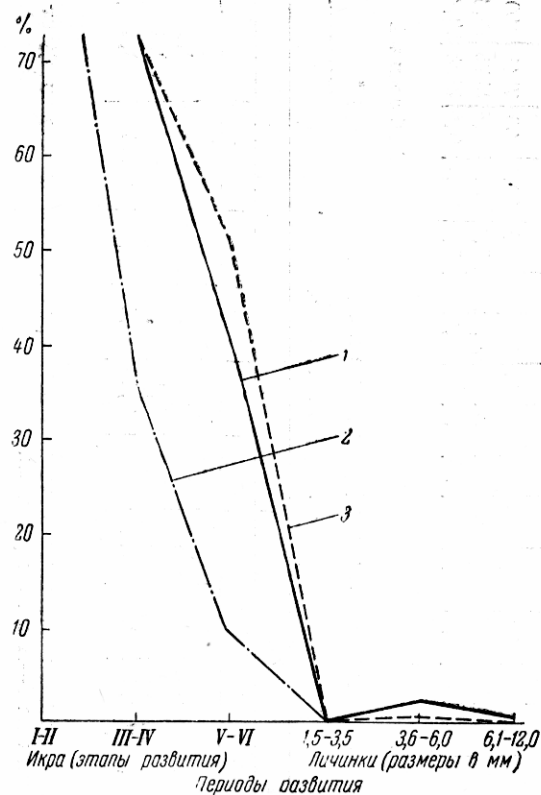


Рис. 5. Относительные показатели выживания черноморской хамсы по двум районам Черного моря.

1 — Евпаторийский район, 1957 г.; 2 — Евпаторийский район, 1958 г.; 3 — Прибосфорский район, 1958 г.

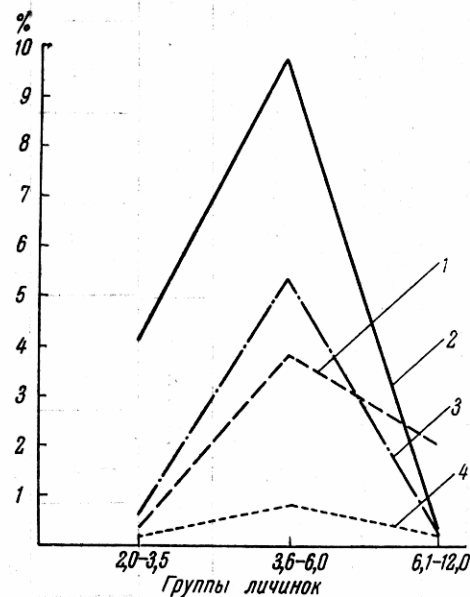


Рис. 6. Суточное распределение личинок по группам (в процентах от соответствующего количества икринок на V—VI этапах развития)

1 — Евпаторийский район, I сутки; 2 — Евпаторийский район, II сутки; 3 — Евпаторийский район, III сутки; 4 — Прибалтийский район

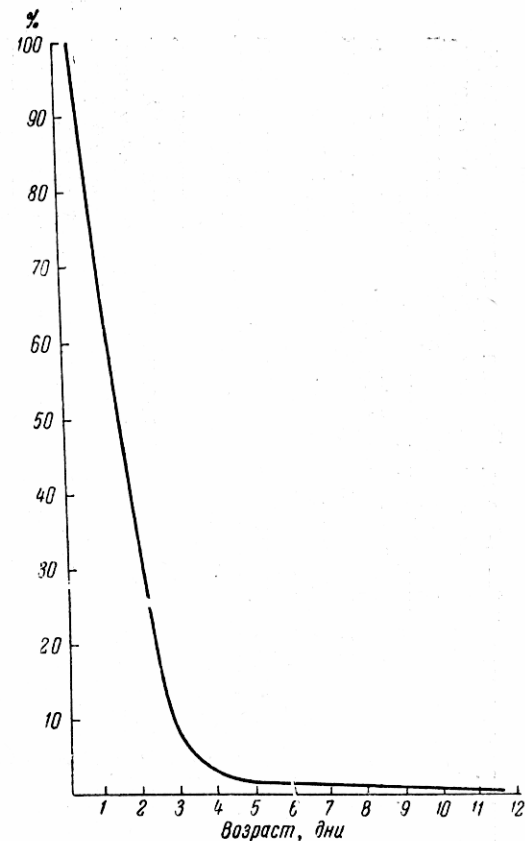


Рис. 7. Относительные показатели выживания на ранних этапах развития черноморской хамсы (с учетом продолжительности развития)

средние относительные показатели выживания от начала эмбрионального развития до третьей размерной группы личинок для трех указанных отрезков времени (по двум районам) имеют очень близкий характер (рис. 5).

В Евпаторийском районе в 1958 г. наблюдения, как было отмечено, проводились в июне. Отсутствие личинок хамсы в планктоне в это время находится в соответствии с высказанными ранее соображениями о безрезультатности нереста первых нерестовых популяций (Дехник, 1954).

Суточное распределение личинок по Евпаторийскому району в 1957 г. и Прибосфорскому району в 1958 г. отнесено к исходному количеству икринок I—II этапов развития за предшествующие сутки. Если по каждой генерации это соотношение не строго соответствует действительному значению, то осредненные показатели по районам будут отражением общего характера количественных изменений в процессе развития.

Как в суточном распределении, так и в осредненных данных (табл. 1 и 2) обращают внимание более высокие относительные показатели выживания 2-й размерной группы личинок, характеризующейся переходом на внешнее питание, по сравнению с 1-й.

Более детально соотношения личиночных групп могут быть прослежены по показателям выживания относительно V—VI этапов развития (табл. 3) и по кривым показателей выживания для четырех генераций (рис. 6). Во всех случаях 2-я размерная группа превосходит по численности 1-ю.

Такое соотношение в пределах одного поколения представляется нереальным. В данном случае должно быть высказано предположение, что из-за неточности методики какая-то часть предличинок выпадает из уловов.

Это предположение достаточно обосновано. Мелкие нитевидные предличинки хамсы с легко спадающим желточным мешком проскальзывают через отверстия шелкового газа (икорные сети изготовлены из газа № 14) и таким образом не поддаются учету. Потери предличинок тихоокеанской сардины Альстром (цитировано по работе Марра, 1956) ориентировочно определил в 90%.

Таблица 3

Показатели выживания личинок относительно V—VI этапов эмбрионального периода развития
(число икринок на V—VI этапах развития принято за 100%)

Размерная группа личинок, мм	Евпаторийский район, 1957 г.						Прибосфорский район, 1958 г.		Среднесуточное количество личинок на один лов	
	суточное количество личинок на один лов						суточное количество личинок на один лов			
	1-е сутки		2-е сутки		3-и сутки					
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
2,0—3,5	0,1	0,4	2,7	4,1	0,6	0,7	7,6	0,2	2,8	0,3
3,6—6,0	1,3	3,8	6,4	9,7	4,8	5,3	28,6	0,8	10,3	1,1
6,1—12,0	0,7	2,1	0,2	0,3	0,2	0,2	7,4	0,2	2,1	0,2

В первом приближении численности предличинок черноморской хамсы (или 1-й размерной группы — 2,0—3,5 мм) может быть рассчитана исходя из кривой относительных показателей выживания (рис. 7).

Кривая вычерчена по средним показателям выживания для двух районов — Евпаторийского (1957) и Прибосфорского (1958) с учетом продолжительности развития соответствующих этапов и личиночных групп.

На приведенной кривой достоверные значения соответствуют всем эмбриональным этапам развития и двум личиночным группам за исключением первой группы, на которую, исходя из высказанных соображений, должна быть введена поправка.

Кривая, соединяющая заданные точки (известные значения) на отрезке от V—VI этапов эмбрионального развития к третьей личиночной группе приближаются по типу к гиперболической кривой и может быть выражена степенным уравнением

$$y = ax^{-n},$$

где y — количество икринок и личинок в %, x — возраст в днях, a и n — коэффициенты.

Решением системы уравнений по известным данным может быть найдено искомое значение и тем самым определена крутизна кривой. В нашем примере это значение или численность 1-й размерной группы личинок выразится в 6,73% от количества икринок I—II этапов эмбрионального развития.

Соответственно кривой относительных показателей выживания изменение численности в процессе развития выражается линейной зависимостью в эмбриональный период (или уравнением $y = kx + b$) и степенной зависимостью в постэмбриональный период развития.

Следует подчеркнуть, что полученные зависимости пока еще нельзя трактовать как закономерные изменения численности черноморской хамсы в период раннего развития. Эти зависимости являются отражением частных изменений по двум районам в рассмотренные отрезки времени.

Относительные показатели выживания (с вычисленным значением для 1-й размерной группы личинок) могут быть представлены в виде количественных изменений по этапам эмбрионального развития и в пределах личиночных групп (табл. 4).

Таблица 4

Изменение численности икры и личинок в процессе развития

Этапы и группы личинок (мм)	Количество икринок и личинок*		Процент потерь
	шт.	%	
I—II	1 000 000	100	} 28,5
III—IV	715 000	71,5	
V—VI	421 000	42,1	} 41,4
2,01—3,5	67 300	6,7	
3,6—6,0	13 100	1,3	84,1
6,1—12,0	1500	0,15	80,5
			88,6

* Количество икринок и личинок приведено в штуках и % от количества икринок на I—II этапах развития.

Графическое выражение этих изменений (по логарифмам чисел) отражает процесс выживания (рис. 8). Кривая выживания составлена с учетом средней продолжительности развития эмбриональных этапов и личиночных групп.

Анализ кривых и цифровых показателей приводит к следующему заключению.

За период эмбрионального и предличиночного развития потери составляют 93,27%. Общая убыль за период личиночного развития выражается в 6,58%.

Таким образом, численность 3-й размерной группы личинок составляет 0,15% от первоначального количества икринок.

Потери в процессе развития всех личиночных групп в отличие от потерь в эмбриональный период выражаются очень высокими показателями.

Процент потерь в эмбриональный период определялся соотношением численности икринок двух (объединенных для удобства) последующих этапов развития относительно двух предыдущих. В процент потерь входит гибель в процессе развития соответствующих этапов.

Показатели потерь в личиночный период определяются гибелью в процессе развития соответствующей личиночной группы. Для группы предличинок в процент потерь входит также гибель в момент выклева.

Представляет интерес анализ этих показателей. Потери от момента выклева до рассасывания желточного мешка или потери за время развития 1-й размерной группы личинок составляют 84,1%. Длительность развития этой группы в среднем 1,5 суток. Следовательно, потери за сутки составляют 56,1%. Потери в 80,5% приходятся на 2-ю группу личинок, характеризующуюся переходом на внешнее питание. Продолжительность развития этой группы в среднем 2,5 суток, следовательно, потери за сутки составляют 32,2%.

Исходя из длительности развития 3-й личиночной группы (6 суток), потери за сутки в этот период составляют 14,8%. Таким образом, максимальный процент потерь приходится на период предличиночного развития. Это выражено заметным изломом кривой выживания (рис. 8).

На основании приведенных данных можно высказать предположение о том, что критическим периодом в раннем онтогенезе черноморской хамсы является период желточного питания. Это связано, по-видимому, с резким изменением в это время экологических отношений организма. С другой стороны, период перехода личинок на активное питание не сопровождается увеличением показателей потерь и не является критическим в личиночном развитии черноморской хамсы. Ниже будет сделана попытка объяснить это предположение на основе анализа питания личинок (по работе Л. А. Дука) и данных по биомассе кормового планктона.

Интересно отметить, что для атлантической макрели (Sette, 1943) первый излом кривой выживания (рис. 1) при детализированном толковании автора совпадает также с периодом желточного питания.

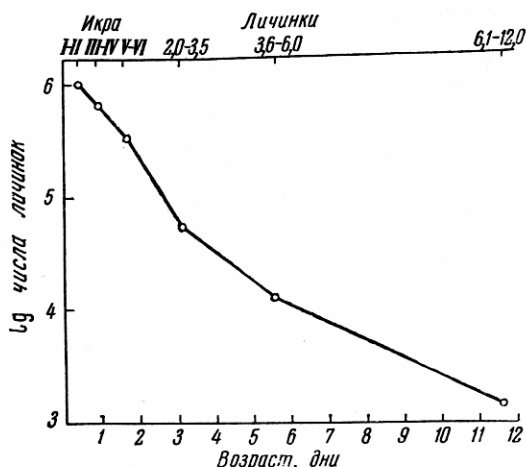


Рис. 8. Выживание икры и личинок черноморской хамсы

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВЫЖИВАНИЯ В ЭМБРИОНАЛЬНЫХ И ЛИЧИНОЧНЫХ ПЕРИОДАХ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ РЫБ

Представляет интерес сопоставить результаты наблюдений за выживанием икры и личинок черноморской хамсы с опубликованными данными по выживанию ранних стадий некоторых морских рыб.

Используя эмпирические данные (Сетт, 1943, табл. 7) по количественному распределению в планктоне различных стадий развития атлантической макрели, можно, прежде всего, сопоставить общие показатели потерь от икры до конца личиночного развития или до окончания формирования плавников.

Согласно Сетту, личиночная стадия начинается от времени окончания резорбции желтка и заканчивается после формирования плавников. Для атлантической макрели эта стадия включает индивидуумы с длиной 4—8 мм. Для хамсы формирование плавников заканчивается при длине около 12 мм.

Если принять за исходную величину численность икринок атлантической макрели на стадии А, то процент потерь до окончания личиночного развития (по отношению к этой стадии) составит 99,2. Для черноморской хамсы, как было показано, процент потерь за соответствующий период развития составил в среднем 99,85.

Следует иметь в виду, что для атлантической макрели за исходную величину (стадия А) принят более продолжительный период развития, который соответствует по принятой нами классификации трем этапам развития (I—III), тогда как для хамсы, как известно, мы исходили из численности икринок I—II этапов развития. В первом случае соотношение должно быть несколько завышено.

Характер кривых выживания для хамсы и макрели, как уже было отмечено, также сходен.

Обращает внимание близкое совпадение показателей потерь для двух различных в систематическом и экологическом отношениях видов.

Кроме атлантической макрели, количественные показатели выживания, насколько известно, имеются только для тихоокеанской сардины (работа Альстрома, с которой, к сожалению, автору не удалось ознакомиться). В работе Марра (Marr, 1956) содержится некоторый анализ интересующих нас данных Альстрома и приводятся кривые выживания двух поколений тихоокеанской сардины (кривые воспроизведены в настоящей работе на рис. 3).

Исходя из кривых выживания, сделана попытка получить ориентировочные показатели потерь за периоды эмбрионального и личиночного развития.

Не располагая данными по личиночному развитию тихоокеанской сардины и имея в виду, что в данном случае проводится лишь ориентировочное сравнение (используя кривые Альстрома, а не цифровые данные), можно допустить, по аналогии с атлантической сардиной, что личиночный период развития тихоокеанской сардины заканчивается при длине около 15 мм.

Тогда потери от начальных стадий развития икры до конца личиночного периода для поколения сардины 1950 г. выражаются в 99,6, а для поколения 1951 г. — в 99,0%. На эмбриональный период и на период предличиночного развития в первом случае приходится 96,8, а во втором — 97,5% и соответственно на личиночный период — 2,8 и 1,5%.

В табл. 5 суммированы приведенные показатели потерь.

Таблица 5

Сравнительные показатели потерь по некоторым видам рыб

Рыба	Год	Общие потери от икры до конца личиночного периода	Показатели по периодам		Автор
			эмбриональный и предличиночный периоды	личиночный период	
Черноморская хамса *	1957	99,8	92,0	7,8	Наши данные
	1958	99,9	96,1	3,8	Наши данные
Тихоокеанская сардина	1950	99,6	96,8	2,8	Ahlstrom, 1954
	1951	99,0	97,5	1,5	Ahlstrom, 1954
Атлантическая макрель	1932	99,2	90,7	8,5	Sette, 1943

*Для черноморской хамсы приведено, как указано в тексте, изменение численности икры и личинок за короткие отрезки нерестового сезона.

Весьма характерно совпадение общих относительных показателей потерь от икры до конца личиночного периода для трех различных видов рыб.

Общие потери от первых стадий развития икры до конца личиночного периода для трех рассматриваемых видов рыб (в целом для пяти поколений) изменяются от 99,0 до 99,9%.

Исходя из приведенных относительных данных, можно предположить, что показатели потерь за рассматриваемый период для черноморской хамсы, тихоокеанской сардины и атлантической макрели равнозначны.

Таблица 6

Соотношение личинок и икринок по трем видам рыб

Рыба	Год	Число оформившихся личинок на 1 млн. икринок первых стадий развития	Число икринок на одну оформившуюся личинку
Черноморская хамса	1957	2 000	500
	1958	1 000	1000
Тихоокеанская сардина	1950	4 000	250
	1951	1 0000	100
Атлантическая макрель	1932	8 000	125

Однако, если от относительных показателей потерь перейти к абсолютным данным, станут очевидными существенные изменения по поколениям. Об этом наглядно свидетельствуют данные табл. 6. Так, численность двух поколений тихоокеанской сардины по оформившимся личинкам находится в соотношении 1:2,5, а численность двух поколений черноморской хамсы (по средним данным за короткие отрезки нерестового сезона) в соотношении 1:2.

Очень существенны различия в количестве икринок, соответствующих одной оформившейся личинке (табл. 6).

Располагая данными по численности нерестового стада, которые для морских рыб с пелагической икрой могут быть с достаточной досто-

верностью получены по учету выметанной икры, и получив показатели потерь, аналогичные приведенным, представляется возможным близко подойти к количественной оценке поколений морских рыб.

Из других работ, в которых приводятся некоторые количественные показатели по выживанию морских рыб, следует упомянуть работу Апштейна (Apstein, 1911) и работу Тестера (Tester, 1955).

Апштейн приводит интересные данные по изменению количества икринок в процессе развития и по соотношению икринок и личинок для некоторых морских видов рыб. Исходя из продолжительности развития отдельных стадий, Апштейн вычисляет потребное на 1 личинку количество икринок на разных стадиях развития. В табл. 7 приводятся данные для четырех видов морских рыб (по Апштейну, 1911).

Таблица 7

Соотношение разных стадий развития икринок по некоторым видам рыб

Вид	Стадии развития *					
	U	K	Ej	Ep	Ea	L
<i>Pleuronectes platessa</i>	171,3	160,3	63,1	19,3	3,7	1
<i>Pleuronectes flesus</i>	470	421	53	14,4	—	1
<i>Gadus morruha</i>	72	68	27	7	2,6	1
	47	44	23	4,4	—	1

* U — только что выметанные икринки; K — икринки с зародышевым диском; Ej — ранний эмбрион; Ep — эмбрион с отчетливой пигментацией; Ea — эмбрион с пигментированными глазами; L — личинка.

Для тех рыб, у которых пигментация глаз развивается после выклева, предпоследняя стадия выпадает.

Тестер рассмотрел изменение продукции яиц и личинок для популяции анчоуса — *Stolephorus purpureus* Fowler, обитающей у о-ва Оаху (из группы Гавайских о-вов) в течение 24 последовательных месяцев в 1950, 1951 и 1952 гг.

Исходя из объемов икры и личинок на 100 м³ профильтрованной воды, Тестер определяет величину убыли в 86,3%.

Хелдт (Heldt, 1956) приводит очень интересные данные из работы Анадон (Anadon, 1954) по смертности личинок сардины.

Эта работа, к сожалению, отсутствует в наших библиотеках и нам не удалось детально с ней познакомиться. Приведенные ниже данные заимствованы из работы Хелдта.

Анадон рассматривает три типа смертности сардины. При максимальном типе смертности на 1420 млрд. выметанных яиц приходится 73 000 мальков в возрасте 6 месяцев; при среднем типе смертности из 386 млрд. выживает 39 млн. шт. молоди; при минимальном типе смертности на 15 млрд. икринок приходится 172 млн. мальков в возрасте 6 месяцев.

Это означает, что при наиболее благоприятных условиях к шестимесячному возрасту выживает приблизительно 1 малек из 100 выметанных яиц, при средних условиях выживает 6 мальков из 100 000 яиц и при неблагоприятных условиях выживает 1 малек из 20 млн. яиц.

Симпсон (Simpson, 1956) приводит две гипотетические кривые: кривую выживания до зрелости от количества выметанной икры и кривую

продукции икры от количества нерестующих самок. Используя обе кривые (накладывая их одна на другую), Симпсон определяет изменение величины популяции в зависимости от колебаний показателей выживания и приходит к очень интересному заключению. Он считает, что эта модель наводит на мысль, что при определенных условиях для каждой популяции рыб некоторое значение продукции икры и соответствующее количество выживших до зрелости будет стабильным и что годовые колебания в выживании выше и ниже этого значения будут причиной нестабильных условий, которые будут иметь тенденцию вернуться к стабильным условиям.

Об известной стабильности относительных показателей выживания свидетельствуют приведенные выше данные по трем видам рыб (от икры до оформившейся личинки).

О ПРИЧИНАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ВЫЖИВАНИЕ В РАННИЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ МОРСКИХ РЫБ

Проведенные по черноморской хамсе наблюдения еще недостаточны для решения вопроса о причинах, определяющих изменение численности ранних стадий развития хамсы в Черном море. В настоящее время могут быть высказаны лишь некоторые соображения на основе анализа литературных данных и сопоставления полученных по черноморской хамсе материалов по двум районам за короткие промежутки нерестового сезона (в течение двух лет).

Имеется большое количество работ, в которых рассматриваются факторы, влияющие на выживание икры и личинок рыб в процессе развития. Значительная часть их основана на экспериментальных методах; в последнее десятилетие широкое развитие получило экологическое направление в разработке поставленного вопроса.

Как уже было отмечено, в литературе нет единого мнения по проблеме выживания морских рыб на ранних стадиях развития и о факторах, определяющих численность поколений.

После появления в печати цитированной выше работы Иорта (Hjort, 1914) в литературе господствует убеждение о том, что численность поколений морских рыб определяется обилием доступных кормовых организмов в момент перехода личинок на активное питание. Из этого предположения, к сожалению без специальных доказательств, исходят авторы многих упомянутых выше работ.

Т. Ф. Дементьева (1958) пишет, что «переход к активному питанию является одним из решающих этапов в жизни личинок, в течение которого наблюдается их наибольшая смертность». Вместе с этим ее наблюдения за выживанием личинок азовской хамсы свидетельствуют о пластичности личинок хамсы в отношении потребляемых кормовых объектов, соответствующих размеров, а следовательно, о большой возможности выживания личинок на этапе перехода к активному питанию». И далее: «Азовской хамсе присуща большая пластичность в силу ее биологических, морфологических и физиологических особенностей. Наличие огромного зева в ротовом аппарате позволяет хамсе иметь большой диапазон пищевых организмов».

Комментируя работы Солейма (Soleim, 1942), Мэпп приводит серьезные возражения по поводу высказанных им выводов. Заключение о массовой гибели личинок в момент перехода на активное питание в связи с недостатком в это время пригодной пищи Солейм основывает на следующих результатах наблюдений: 1) количество

личинок в планктонных уловах (у побережья Норвегии) резко уменьшается с увеличением их длины; 2) некоторые планктонные пробы содержали, наряду с несомненно живыми в момент лова личинками, личинок, погибших до лова; главным образом на стадии резорбции желтка; 3) в лабораторных экспериментах большое количество личинок погибло после резорбции желтка.

По первому пункту Марр справедливо отмечает, что если район нереста и район дрейфа личинок не совпадают во времени и пространстве, вариации собранных проб будут неправильно отражать кривые выживания. Без дополнительных данных невозможно найти достоверные причины таких вариаций.

Относительно второго пункта Марр не без больших оснований указывает, что погибшие личинки, встречаемые в планктонных уловах, могли умереть от голода, но они могли так же умереть от бактериальной инфекции или от множества других причин. Мертвые личинки вообще обычны в уловах, в которых содержатся жесткие формы, такие как птероподы. Более основательной причиной гибели личинок в планктонных уловах может быть порча их от предшествующих уловов, т. е. неудовлетворительная промывка сетей между уловами.

Третий пункт результатов наблюдений Солейма следует рассматривать как частный случай изменений в условиях эксперимента.

Голланд и Кашон (Hollande et Cachon, 1952, 1953; цит. по Heldt, 1956) указали на одну интересную причину огромной смертности личинок сардины. В выловленных икринках сардины в бухте Алжер авторы обнаружили паразита *Ichthyodinium chabellardi* (из перидиней). Яйца, зараженные паразитами, развиваются нормально, а вылупившиеся личинки (с желточной массой опалового оттенка), спустя несколько часов, падают на дно аквариума; желточный мешок их лопаются, освобождая огромное количество флагеллат. Инвазия бывает очень велика, часто оказываются пораженными 30% икринок, а в зимний сезон нереста *I. chabellardi* поражает до 80% выметанных икринок.

Паулсен (Poulsen, 1930) считает, что колебания количества молоди по годам определяются гидрологическими условиями. Изучение колебаний средних температур в придонных слоях в марте, апреле и мае, т. е. в месяцы наибольших уловов личинок трески в Балтийском море и в районе Каттегата, показало прямую связь с количеством выживших личинок. Более высокая средняя температура нижних горизонтов в тот или иной год соответствует большему количеству молоди и обратно.

Паулсен отмечает также корреляцию между придонной соленостью в ноябре, декабре и январе и количеством молоди следующей весной. Высокая соленость в эти месяцы соответствует большему количеству личинок, низкая — меньшему количеству. Автор подчеркивает не прямое, а косвенное влияние изученных факторов. Развитие кормовой базы связано с изменением температуры, а изменение солености отражается на интенсивности миграций трески через Каттегат и Скагеррак в Балтийское море и обратно.

Для развивающейся молоди камбалы известно (Johansen, 1927), что количество планктона играет важную роль в выживании молоди.

Виборг (Wiborg, 1957) в течение длительного периода времени (1948—1956) проводил регулярные исследования по учету икры и личинок весенне-нерестующих рыб в районе северной Норвегии. Основными факторами, определяющими выживание личиночных стадий

северо-норвежского стада трески, Виборг считает температурные условия в нерестовом ареале и успешную транспортировку течением икры и личинок из нерестовых районов к кормовым площадям! Численность поколений трески, по данным Виборга, определяется, кроме того, длительностью нерестового сезона, протяженностью или смещением к северу центра нерестового ареала и продолжительностью периода выклева при более низкой средней температуре.

По наблюдениям Виборга, в отношении продолжительности нерестового периода трески имеется полное соответствие между данными рыболовной статистики и временем распределения икры в планктоне. 1948—1950 и 1956 годы с богатыми поколениями характеризовались продолжительным периодом нереста — 40—50 дней; в 1951, 1952 и 1955 годы с малочисленными поколениями, наблюдался короткий нерестовый период — 20—30 дней.

Значение течений в распределении и выживании личинок рыб подчеркнуто во многих работах (Walford, 1938; Carruthers, 1938; Carruthers, Lawford a. Veley, 1951; Carruthers, Lawford, Veley a. oth., 1951, цит. по Wiborg, 1957; Chase, 1955; Fraser, 1956).

Соответственно Каррутерсу, Пэрришу и др. существует высокая корреляция между определенными ветровыми условиями в Северном море в течение нерестового периода пикши и величиной соответствующего годового класса в промысловых уловах. Подобная корреляция была найдена для лфотенской трески.

Каррутерс и Ходсон (Carruthers a. Hodson, 1937, цит. по Sette, 1943) отметили соответствие сравнительной численности шести поколений сельди и силой ветра. Каррутерс (1938) распространил далее полученные данные для одиннадцати поколений сельди Восточной Англии и пришел к заключению, что при увеличении воздушных и, следовательно, водных течений пассивно дрейфующие личинки сельди выносятся далеко в море, что благоприятно отражается на их выживании.

В детально рассмотренной выше работе по атлантической макрели (Sette, 1943) автор обращает внимание на две основные причины, определившие плохое выживание поколения 1932 г. Одна из них — это сравнительно малое количество зоопланктона в районе исследований в течение весны и раннего лета (май и июнь). Зоопланктон составлял в среднем только 280 см³ на улов вместо 556 см³ в 1931 г. и 547 см³ в 1930 г. Последние два года дали многочисленные поколения.

На основании приведенных данных Сетт делает вывод о соответствии между изобилием планктона и выживанием поколений макрели. Он считает, что плохое выживание в 1932 г. есть результат недостатка пищи и этот недостаток сказывается на протяжении всего периода личиночного развития, как показывают данные, — практически смертность была на всех стадиях: для мелких личинок было недостаточно в планктоне молодых стадий, для крупных — взрослых стадий форм планктона.

Другой причиной Сетт считает доминирующие северо-восточные ветры в период личиночного развития макрели в 1932 г. О влиянии ветра на численность поколения свидетельствует, как отмечает Сетт, то, что три года (1930, 1931 и 1933), в течение которых преобладали ветры юго-западного направления, дали высокую численность потомства и только 1932 год с ветрами преобладающего северо-восточного направления дал малочисленное потомство.

Такую связь между направлением ветра и выживанием для макрели Сетт объясняет тем, что ветры юго-западного направления способ-

ствуют продвижению личинок с мест нереста в направлении к основным кормовым площадям, а северо-восточные ветры противостоят этому продвижению.

Интересно, что Иорт (Hiort, 1926), изучая колебания уловов трески и сельди в Норвегии, кроме упомянутой выше причины, определяющей численность нового поколения (гибель личинок при переходе к активному питанию), придает большое значение успешному дрейфу личинок (под воздействием ветра) на кормовые площади.

Следует упомянуть еще цитированную выше работу Роллефсена. Важнейшей причиной, определяющей гибель выметанной икры трески, автор считает штормовые воздействия. В районе Вестфьорда южные и западные ветры являются причиной сильных штормов. В годы с преобладающими южными и западными ветрами температура воздуха повышается. Северные и восточные ветры — сухопутные бризы, как правило, не вызывают штормовых явлений в районах нереста и характеризуются более низкой средней температурой воздуха.

Годы 1909, 1912, 1915, 1917 и 1919, давшие многочисленное потомство, характеризовались низкой частотой южных ветров и относительно низкой температурой воздуха.

В работе Р. М. Павловской (1955) есть указание на губительное влияние штормов на развивающуюся икру черноморской хамсы.

Причинами, определяющими выживание эмбрионов азовской хамсы, Дементьева (1958) считает температурные условия и обеспечение водных слоев кислородом.

Мы рассмотрели некоторые имеющиеся в литературе данные по выживанию икры и личинок рыб в естественных условиях обитания. Попытаемся в изложенном аспекте проанализировать проведенные наблюдения по черноморской хамсе.

Сопоставим показатели потерь в процессе развития по двум районам (табл. 8).

Таблица 8

Изменение численности икры и личинок и показатели потерь (%) по районам

Этапы и размерные группы личинок (мм)	Евпаторийский район, 1957 г.		Евпаторийский район, 1958 г.		Прибосфорский район, 1958 г.	
	количество, шт.	показатель потерь, %	количество, шт.	показатель потерь, %	количество, шт.	показатель потерь, %
I—II	1 000 000	29,5	1 000 000	63,6	1 000 000	26,9
III—IV	704 600		364 300		731 000	
V—VI	338 100	52,0	106 500	70,8	504 000	31,1
2,0—3,5	79 800	76,4	—	—	39 400	92,2
3,6—6,0	22 200	72,2	—	—	4 000	87,3
6,1—12,0	2 000	91,0	—	—	1 000	75,0

Потери в период эмбрионального развития, естественно, следует рассматривать в зависимости от гидрологических условий среды.

Важнейшими факторами, определяющими выживание икры и личинок рыб в условиях эксперимента, являются температура (Вернидуб, 1951а, б; Привольнев, 1935; Никифоров, 1937, 1949; Hayes, 1949; Taning, 1952; Hayes, Pelluet a. Gorham, 1953; Wood, 1932; Orton, 1953; Ahlstrom, 1943), аэрация (Вернидуб, 1951а, б; Олифан, 1945; Коржуев, 1941; Taning, 1951; Schaeperclaus, 1933; Hayes, Pelluet a. Gorham, 1953), свет (Dannevig a. Hansen, 1952; Schaeperclaus, 1933; Schach, 1939), загряз-

нение воды вредными ионами (Morris, 1956). Данневиг и Хансен, кроме того, отмечают, что большое значение в выживании икры и личинок рыб (в эксперименте) могут иметь бактерии и продукты метаболизма. С другой стороны Блэкстер (Blaxter, 1956) не нашел зависимости показателей выживания инкубируемой икры сельди от температуры.

В условиях открытого моря, где проводились наши наблюдения, такие факторы, как аэрация, соленость, загрязнение воды вредными ионами, продукты метаболизма, по-видимому, не должны приниматься во внимание. Основное воздействие на пелагическую икру черноморских рыб, в том числе и на икру хамсы, может оказывать изменение таких факторов, как температура, свет, штормовые явления, вызывающие механическое повреждение икры.

Показатели потерь в эмбриональный период развития наиболее высокие для Евпаторийского района 1958 г. Средняя температура в период наблюдений (июнь) в слое 15—0 составляла $18,0^{\circ}$ (с колебаниями от $16,4$ до $19,8^{\circ}$). Волнение моря измерялось 0—2 баллами. Было отмечено, что вся икра погибла в процессе развития, личинок в планктоне не было.

Показатели потерь для Евпаторийского района 1957 г. выше, чем для Прибосфорского района 1958 г.

Средняя температура в период развития изученных генераций в Евпаторийском районе в слое 0—15 м составляла $21,2^{\circ}$ (с колебаниями от $18,4$ до $24,4$). Волнение моря измерялось 0—4 баллами. Из 43 станций наблюдений волнение моря в 3—4 балла отмечено на 5 станциях.

В Прибосфорском районе для рассматриваемой генерации средняя температура была $23,2^{\circ}$ (с колебаниями от $21,7$ до $24,6$). Волнение моря измерялось 0—3 баллами. Из 19 станций наблюдений волнение моря в 3 балла отмечено на 2 станциях.

Приведенные данные показывают, прежде всего, прямую зависимость выживания от температуры: с повышением температуры от $18,0$ до $23,2^{\circ}$ соответственно снижаются показатели потерь икры в процессе развития от 64—70 до 27—31%.

Волнение моря в пределах 3—4 баллов, по-видимому, не отражается существенно на выживании развивающейся икры. В условиях наиболее устойчивого состояния моря (июнь 1957 г.) потери были максимальными.

Потери в период развития икры не зависели от ее количественного распределения. Минимальный процент потерь для Прибосфорского района совпал с наибольшей численностью рассматриваемой генерации (табл. 2).

Особый интерес представляет анализ показателей потерь в личиночный период развития.

Потери по группам личинок двух районов существенно различаются (табл. 9). Общие потери за предличиночный период развития (по отношению к исходному количеству икры) по Евпаторийскому району почти в 2 раза ниже, а за личиночный период (II—III размерные группы) в 2 раза выше, чем по Прибосфорскому району.

Вместе с этим, учитывая нами численность сформировавшихся личинок (на миллион икринок I—II этапов развития) для Евпаторийского района в 2 раза больше, чем для Прибосфорского.

Исходя из приведенных данных, расхождения в численности сформировавшихся личинок по двум районам можно отнести в первую очередь за счет потерь в период предличиночного развития.

Таблица 9

Относительные показатели потерь (в %) по периодам развития

Район	Показатели потерь по периодам			
	эмбриональный	предличиночный	личиночный	общие потери
Евпаторийский, 1957 г.	66,2	24,0	7,8	99,8
Прибосфорский, 1958 г.	49,6	46,5	3,8	99,9

Попытаемся сопоставить далее полученные расхождения с плотностью личинок по районам, количественным показателям их питания, численностью и биомассой кормовых организмов.

Все приведенные ниже данные по питанию личинок хамсы, включая табличную обработку, цитируются по работе Л. А. Дука (1959).

Материалы по планктону по Евпаторийскому району обработаны Л. А. Дука и В. И. Синюковой. Наблюдения по численности и биомассе кормовых организмов по Прибосфорскому району проводились Т. С. Петипа.

Основное значение в питании личинок черноморской хамсы как 2-й, так и 3-й размерной группы составляют науплиусы *Sopropoda*, *Oithona minuta* и яйца *Sopropoda* (свыше 90% по весу и по количеству от потребляемых организмов). Как показано в работе Л. А. Дука, спектр питания личинок для двух рассматриваемых районов совпадает. Интенсивность питания по показателям индексов наполнения кишечника для личинок Евпаторийского района несколько большая, чем для Прибосфорского района, и показатели суточного потребления (%) очень близки (табл. 10).

Таблица 10

Количественные показатели питания личинок черноморской хамсы

Размерная группа	Евпаторийский район		Прибосфорский район	
	индексы	рационы, % к весу тела	индексы	рационы, % к весу тела
3,6—6,0	110,86	10,12	79,10	12,14
6,1—8,0 *	65,93	3,06	36,04	2,28

* Питание личинок размерами свыше 8 мм не изучено.

Общая численность и биомасса основных объектов питания личинок черноморской хамсы в периоды наблюдений показана в табл. 11.

Приведенные в табл. 12 данные количественного распределения личинок по районам показывают, что на 1 личинку в Евпаторийском районе приходится 14 018 основных кормовых форм, а в Прибосфорском 10 867, т. е. почти в полтора раза меньше, в то время как средняя биомасса основных кормовых форм в Евпаторийском районе значительно ниже, чем в Прибосфорском.

При сопоставлении всех приведенных данных выявляется, что при большей численности объектов питания, приходящихся на 1 личинку (Евпаторийский район), показатели выживания их в период личиноч-

Таблица 11

Численность (количество экземпляров) и биомасса (в мг/м²) основных кормовых организмов, потребляемых личинками хамсы под 1 м² поверхности

Основной кормовой организм	Евпаторийский район		Прибосфорский район	
	численность	биомасса	численность	биомасса
Copepoda naupl	52 643	47,149	128 438	76,546
Copepoda ov.	22 137	2,980	30 613	2,783
Oithona minuta	26 152	263,101	395 191	1003,900
Всего	100 932	313,23	554 242	1083,229

Таблица 12

Распределение личинок рыб по районам (количество экземпляров под 1 м² поверхности моря)

Личинки рыб	Евпаторийский район	Прибосфорский район
Хамса	4,13	47,9
Ставрида	0,60	3,1
Пикша	0,30	—
Тунец	0,17	—
Морской дракон	0,04	—
Gobiidae	1,36	—
Gobiesocidae	0,08	—
Blenniidae	0,47	—
Callionymidae	0,04	—
Всего	7,19	51,0

ного развития в 2 раза ниже, чем при меньшем соотношении кормовых организмов на 1 личинку (Прибосфорский район).

Таким образом, выживание в личиночный период развития сопоставляемых генераций нельзя поставить в зависимость от условий питания, если исходить из остаточной биомассы.

Большая численность оформившихся личинок по Евпаторийскому району при сравнительно низких показателях выживания в эмбриональный и личиночный периоды, как было отмечено, определяется более высокими показателями выживания в предличиночный период развития (см. табл. 9).

Таким образом, высказанное на основании кривых выживания предположение о том, что критическим периодом в раннем онтогенезе черноморской хамсы является период желточного питания, а наиболее вероятно — момент выклева, когда экологические отношения организма резко меняются, подтверждается анализом пищевых связей активно питающихся личинок.

Здесь уместно привести соображения Г. В. Никольского (1950, 1953) о некоторых приспособлениях, регулирующих величину пополнения стада.

Более раннее наступление половой зрелости (при благоприятных условиях питания), по Никольскому, связано с увеличением плодови-

тости и уменьшением размеров икринок, а последнее с уменьшением величины желтка, т. е. сокращением запаса пищи до начала активного питания. Естественно, что меньшая обеспеченность желтковым питанием должна неблагоприятно отражаться на выживании в этот период развития.

Колебания показателей выживания в период желточного питания для двух рассматриваемых райсов могли быть связаны с меньшей или большей обеспеченностью желтковым питанием в период развития группы предличинок.

Из анализа количественных показателей на ранних этапах развития морских рыб и соответственно кривым выживания атлантической макрели, тихоокеанской сардины и черноморской хамсы очевидно, что период перехода на внешнее питание не сопровождается повышением показателей гибели. Для всех трех видов основные потери приходится на эмбриональный период развития и на период желточного питания. При этом наибольшие потери в единицу времени совпадают с периодом желточного питания.

Показатели потерь в личиночный период развития черноморской хамсы в сопоставлении с численностью основных кормовых форм в планктоне для двух рассматриваемых отрезков времени свидетельствуют о том, что выживание личинок хамсы не лимитировалось количеством корма в море.

ЛИТЕРАТУРА

- Вернидуб М. Ф. Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение. Вестн. ЛГУ, 1947.
- Вернидуб М. Ф. Влияние изменяющихся условий развития яиц и ранних личинок рыб на их физиологическое состояние и выживаемость. Уч. зап. ЛГУ, 1951а, № 142, сер. биол., вып. 29.
- Вернидуб М. Ф. Влияние различных условий развития на физиологическое состояние и выживаемость яиц и личинок некоторых рыб. Бюлл. ЛГУ, 1951б, № 27.
- Дементьева Т. Ф. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов. Тр. Конф. по вопр. рыбн. хоз-ва, Изд-во АН СССР, 1951.
- Дементьева Т. Ф. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. Тр. ВНИРО, 1958, т. XXXIV.
- Дехник Т. В. Размножение хамсы и кефали в Черном море. Тр. ВНИРО, 1954, т. XXVIII.
- Дехник Т. В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб. Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, т. XII.
- Дука Л. А. К экологии питания личинок черноморской хамсы. Рукопись, Севастоп. биол. ст., 1959.
- Зайцев Ю. П. О необходимости некоторых изменений в методике сбора ихтиопланктона. Одесск. биост. Ин-та гидробиол. АН УССР, Тезисы докл. научн. сессии, 1958.
- Коржув П. А. Кислородный порог мальков осетровых рыб. Изв. АН СССР, сер. биол., 1941, № 2.
- Королева В. В. и Федорова Т. В. Критические периоды в развитии яиц и личинок донского осетра и их морфофизиологическая характеристика. Уч. зап. ЛГУ, 1951, № 142, сер. биол., вып. 29.
- Крыжановский С. Г. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. Рыбн. хоз-во, 1955, № 1.
- Монастырский Г. Н. Проблема динамики численности. Тр. ВНИРО, 1952, т. XXI.
- Никифоров Н. Д. Влияние температуры на развитие окуня. Уч. зап. ЛГУ, 1937, № 15.
- Никифоров Н. Д. Влияние температуры на эмбриональное развитие севрюги. Изв. ВНИОРХ, 1949, т. 29.
- Никольский Г. В. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. Зоол. журн., 1950, т. XXIX, вып. 1.
- Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. Тр. Конф. по вопр. рыбн. хоз-ва. Изд-во АН СССР, 1953.
- Олифан В. И. Экспериментальные эколого-физиологические исследования над икрой и личинками рыб. Зоол. журн., 1940, вып. 1.

- Олифан В. И. Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги. Изв. АН СССР, отд. биол., 1945, вып. 1.
- Павловская Р. М. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. Тр. Аз. Чер. НИРО, 1955, вып. XVI.
- Павловская Р. М. Условия размножения и оценка эффективности нереста хамсы в Черном море в 1955 г. Аннотации к работам ВНИРО, ч. I, 1956.
- Перцева-Остроумова Т. А. Нерест каспийских сельдей в северном Каспии по распределению их икры и личинок. Часть I. Каспийский пузанок (Eichv.). Тр. ВНИРО, 1940, т. XIV.
- Привольнев Т. И. Влияние высокой температуры на разные стадии развития икры окуня. Тр. Петергофск. биол. ин-та, 1935, т. XIII—XIV.
- Привольнев Т. И. Периоды различной чувствительности в эмбриональном развитии свирского сига и лосося и дыхание икры сига. Изв. ВНИОРХ, 1941, т. XXIV.
- Расс Т. С. Ступени онтогенеза костистых рыб. Зоол. журн., 1946, т. XXV, вып. 2.
- Ревина Н. И. Условия размножения и эффективность нереста черноморской ставриды. Аннотации к работам ВНИРО, ч. I, 1956.
- Трифорова А. Н. Критические периоды эмбрионального развития. Усп. совр. биол., 1949, т. XXVIII, вып. 1.
- Трифорова А. Н., Борисовская Е. Н. и Закиян М. X. Критические периоды в эмбриональном развитии осетровых рыб. Докл. АН СССР, 1949, т. XVI, № 5.
- Ahlstrom E. H. Studies on the Pacific pilchard of sardine. Influence of temperature on the rate of development of pilchard eggs in nature. Spec. sci. Rep. U. S. Fish. Wildl. Serv., 1943, N 23, part 4.
- Ahlstrom E. H. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. U. S. Fish. a. Wildlife service, Fish. Bull., 1954, 56, 93, pp. 83—140.
- Ahlstrom E. H. a. Nair R. V. A re-evaluation of date on the early life-history of the Atlantic mackerel. M. S.
- Anadon E. Estudios sobre la sardina del noroeste espanol. Publ. del. Inst. de Biolog. Aplicada, 1954, v. XVIII (цит. по статье: H. Heldt, 1956).
- Apstein C. Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen 1908—1909. Wiss. Meeresunters. M. F., Kiel, 1911, Bd. 13.
- Beverton R. J. H. a. Holt S. J. On the dynamics exploited fish populations. London, 1957.
- Bigelow H. B. a. Welsh W. W. Fishes of the gulf of Maine. Bull. U. S. Bur. Fish., 1925, v. 40, Document N 965 (цит. по статье: O. E. Sette, 1943).
- Blaxter M. A. Hearing rearing. II. The effect of temperature and other factors on development. Mar. Res., 1956, N 5.
- Bolin R. Embryonic and early larva stages of the California Anchovy *Engraulis mordax* Girard. Californ. Fish. a. Game, 1936, v. 22, N 4.
- Bonnet D. Mortality of the cod eggs in relation to temperature. Biol. Bull., 1939, v. LXXVI, N 3.
- Carruthers J. N. a. Hodson W. C. Similar fluctuations in the herring of the East Englian autumn fishery and certain physical conditions. Cons. perm. internat. par. l'explor. de la mer, Rapp. et proc.-verb., 1937, CV.
- Carruthers J. N. Fluctuations in the herrings of the East Englian autumn fishery, the yield of the Ostend spent herring fishery and the haddock of the North sea in the light of relevant Wind condition. Cons. Perm. Internat. par l'explor. de la mer, Rapp. Proc-Verb, 1938, CVII.
- Carruthers J. N., Lawford A. L. a. Velej V. C. F. Fishery hydrography; brood strength variations in various North sea fish, with regard to methods of prediction. Kieler Meeresforsch., 1951, 8.
- Carruthers J. N., Lawford A. L., Velej V. C. F., Parrish B. B. Variations in brood strength in the North sea haddock in the light of relevant wind conditions. Nature, London, 1951, v. 168, N 4269.
- Chase I. Wind and temperatures in relation to the brood strength of Georges Bank haddock. Journ. Cons. Explor. Mer., 1955, v. 21, N 1.
- Dannevig A. a. Hansen S. Faktor av betydning for fiskeegenes og fiskeyngelens oppvekst. Rep. Norw. Fish. a. Mar. Investig., 1952, v. X, N 1.
- Dannevig A. a. Dannevig G. Factors affecting the survival of fish larvae. Journ. Cons. explor. mer., 1950, v. 16, N 2.
- Einsele W. Fischereiwirtschaftliche Probleme in deutschen Alpanse. Fischerei Ztg., 1941, v. 44 u. 45/46.
- Fabre-Domerge P. a. Bietrix E. La periode critique postlarvaire des poissons marins. Bull. Mus. hist. nat., 1897, Paris, v. 3 (цит. по статье: W. Morris, 1956).
- Fraser I. The drift of the pelagic stages of fish in the N. E. Atlantic and its possible significance to the stocks of commercial fish. Lecture, ICNAF Meeting, Biarritz, March, 1956 (цит. по статье: K. Wiborg, 1957).

- Hayes F. R. The growth, general chemistry and temperature relations of salmonid eggs. Quart. Rev. Biol., 1949, v. 24, n. 4.
- Hayes F. R., Pelluet D. a. Gorham E. Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). Canad. Journ. Zool., 1953, v. 31.
- Heldt H. Rapport sur la sardine: *Clupea pilchardus* (Walbaum) 1953. Suivi d'un Addendum (1953—1954). Rapp. proc. verb. l'explor. Mer Mediterr., 1956, v. XIII.
- Hjort I. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. proc. verb. cons. l'explor. mer., 1914, v. XX.
- Hjort I. Fluctuations in the year classes of important food fishes. Journ. cons., Feb. 1926, v. 1, N 1.
- Hollande A. et Cachon J. Un parasite des oeufs de sardine: *L'Ichthyodinium chabellardi* nov. gen. nov. sp. (Peridinien parasite). C. R., 1952, т. 235 (цит. по статье: H. Heldt, 1956).
- Hollande A. et Cachon J. Morphologie et evolution d'un Peridinien parasite des oeufs de sardine (*Ichthyodinium chabellardi*). Stat. aq. et pech. Castiglione, n. s. 1953, N 4 (цит. по статье: H. Heldt, 1956).
- Iohansen A. C. On the fluctuations in the quantity of young fry among plaice and certain other species of fish and causes of the same. Rep. Danish Biol. St., 1927, v. XXXIII, N 1.
- Knudsen J. Contribution the biology of the cod (*Gadus callarias* L.) in the Danish waters. Rapp. Cons. Explor. Mer., 1954, 136.
- Marr J. The «critical period» in the early life history of marine fishes. Journ. Cons. Explor. Mer., 1956, v. 21, N 2.
- Morris W. Some aspects of the problem of rearing marine fishes. Bull. Inst. oceanogr., 1956, Monaco. N. 1082.
- Orton G. L. The systematics of vertebrate larvae. Systemat. Zool., 1953, v. 2, N 2.
- Poulsen E. M. On the fluctuations in the abundance of cod fry in the Kattegat and the Belt sea and causes of the same. Rapp. Cons. Explor. Mer., 1930, v. LXV.
- Rollefsen G. Observation on cod eggs. Rapp. Cons. Explor. Mer., 1930, v. LXV.
- Russel F. S. The seasonal abundance and distribution of the pelagic young of Teleostean Fishes caught in the Ring—trawl of Offshore waters in the Plymouth area. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., 1935, v. XX, N 2.
- Saville A. Haddock eggs and larvae at Faroe. Scot. Home Dept., Mar. Res., 1956, N 4.
- Schach H. Die künstliche Aufzucht von *C. harengus* L. Helgolön. Wiss. Meeresuntersuch. 1939. Bd. 1, H. 3.
- Scheaperclaus W. Textbook of pond culture Fish. Leaflet 311, U. S. Dept. of Int., 1933.
- Sette O. E. Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scomber*) of North America. Part 1: Early life history, including growth, drift and mortality of the egg and larvae populations. Fish. Bull., 1943, 38, v. 50.
- Sette O. E. a. Ahlstrom E. H. Estomations of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops caerulea*) off southern California during 1940 and 1941. Journ. Mar. Res., 1948, 7, 3.
- Simpson A. C. Sea Fisheries. Chapter VI—The pelagic phase (Edited by M. Graham). London, 1956.
- Soleim P. A. Causes of rich and poor year classes of herring. Rep. Norw. Fish. and Mar. Investig., 1942, v. VII, N 2.
- Svardson G. Natural selection and egg number in fish. Fish. Bd. Sweden. Inst. Freshwater Res., Drottingholm, Rep. N 29, 1949 (цит. по кн.: Beverton a. Holt, 1957).
- Taning A. V. Fluctuations in fish populations owing to climatic changes. UNSCCUR Proceedings, 1949, Lake Success, 1951, v. 7, 8—10, Unit. Nat., New York (цит. по Beverton a. Holt, 1957).
- Taning A. V. The transplantation of fish. Cons. Rerm. Internat. explor. Mer., Rapp. et proc. verb., 1952, 132, 47—54, (цит. по кн.: Beverton a. Holt, 1957).
- Tester A. Variation in egg and larval production of the anchovy, *Stolephorus purpureus* Fowler, on Kaneohe Bay, Oahu, during 1950—1952. Pacif. Sci., 1955, v. 9, N 1.
- Wiborg K. Fr. Factors influencing the size of the year classes in the Arcto-Norwegian Tribe of Cod. Rap. Norw. Fish. a. Mar. Investig., 1957, v. XI, N 8.
- Wood A. H. The effect of temperature on the growth and respiration of fish embryos (*Salmo fario*). Journ. Exp. Biol., 1932, v. IX (цит. по статье: Morris, 1956).
- Wallford L. A. Effect of currents on the survival of the eggs and larvae of the haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on Georges Bank. Bull. U. S. Bur. Fish., 1938, v. XLIX, Bull. N 29.