

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

КАЗАНСКИЙ ФИЛИАЛ

**ИЗВЕСТИЯ
КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

*СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ
И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК*

1



1949

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КАЗАНСКИЙ ФИЛИАЛ

ИЗВЕСТИЯ
КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВЫПУСК I

ИЗДАТЕЛЬСТВО КАЗАНСКОГО ФИЛИАЛА АКАДЕМИИ НАУК СССР
КАЗАНЬ

1949

А. М. АЛЕКСЕЕВ и Н. А. ГУСЕВ

ВЛИЯНИЕ ФОСФАТОВ НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ
ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО ИХ
ВОДОСНАБЖЕНИЯ

Обзор литературных данных

Вопрос о выявлении факторов, способных повышать устойчивость культурных растений против почвенной засухи, приобретает особо важное значение в условиях Заволжья, где засуха является частым гостем.

Данные ряда физиологических исследований позволяют утверждать, что различные условия минерального питания отражаются на степени засухоустойчивости растений.

Так, Удольская (10), Семакин (9) и Кукса (7) указывают, что фосфорное удобрение способно повышать устойчивость растений против засухи и мороза, причем происходит ряд изменений в водном режиме растений.

Н. Л. Удольская, на основании опытов с различными сортами яровой пшеницы, пришла к выводу, что растения, удобренные фосфором, имеют, при меньшем общем запасе воды, повышенную водоудерживающую способность плазмы, обеспечивающую нормальный ход ассимиляции при недостатке воды. К сожалению, в работе не приводятся цифры, характеризующие изменения этих величин.

И. Н. Кукса, на основании опытов с озимой пшеницей, указывает, что растения, получившие обильное фосфорное питание, имели большее количество связанной воды и отличались более высокой морозоустойчивостью.

К. С. Семакин в опытах с виноградом установил, что наиболее высокая сосущая сила наблюдалась у растений, получивших фосфорное и полное удобрение.

На основании приведенных данных можно сделать общий вывод о том, что фосфорное удобрение, снижая общее количество воды в растениях, в то же время увеличивает количество связанной воды и повышает сосущую силу клеток.

Этот вывод подтверждается данными из работы Т. Т. Демиденко и Р. А. Бариновой (3) с сахарной свеклой. Авторы ссылаются на указания Садикова, Горнгера и других относительно высокой гидрофильности фосфатидов и подтверждают их данными, полученными из собственных опытов, о том, что у растений, получивших удвоенную дозу фосфора, наблюдалось сильное повышение количества гидрофильных коллоидов в клетках корня. Повышение количества

п 5791
ч 344

Библиотека Киргизского
Филиала А.Н. СССР

гидрофильных коллоидов неизбежно должно было повести к повышению количества коллоидно связанный воды, что вполне совпадает с данными Удольской и Кукса.

Нельзя также оставить без внимания вопрос о влиянии на водный режим растений катионов, входящих в состав фосфорнокислых солей.

На основании данных Гофмейстера*, подтвержденных наблюдениями Паули*, Леба*, Кройта*, Садикова* и других, установлен следующий ряд катионов: Na^+ , K^+ , Ca^{++} с наибольшими диспергирующими свойствами в начале ряда.

Паули указывает, что влияние соли представляет собой алгебраическую сумму влияния обоих ионов, причем один может обладать коагулирующим, другой — диспергирующим действием. Таким образом, следует ожидать, что действие натриевых и кальциевидных солей фосфорной кислоты будет существенно различаться.

В заключение остановимся на работе Рихардса и Шин-Шенг-Хана (14). Применяя метод множественного корреляционного анализа, эти авторы пытались установить зависимость содержания воды в листьях от содержания в них тех или иных зольных элементов. Опытным растением был ячмень, который выращивался в водных растворах при различных условиях минерального питания. Удалось установить тесную положительную корреляцию между содержанием воды и натрия в листьях. Наоборот, корреляция между содержанием воды и калия оказалась отрицательной и слабо выраженной. Корреляция между водой и кальцием также оказалась отрицательной. Элиминация влияния фосфора не оказывала существенного влияния на эту корреляцию. Наоборот, элиминация влияния натрия приводила к обращению знака коэффициента корреляции между водой и кальцием. Это говорит о том, что при отсутствии влияния натрия кальций повышает содержание воды в листьях. Общий коэффициент корреляции между содержанием воды и фосфора имел положительный знак и значительную величину. Величина и знак этого коэффициента не менялись от элиминации влияния калия и кальция. Однако элиминация влияния натрия приводила к уменьшению величины этого коэффициента, но без изменения его знака. Это говорит о том, что положительное влияние фосфора на содержание воды в листьях сохранилось и в этом случае, но было несколько ослаблено. Равным образом элиминация влияния фосфора приводила к уменьшению корреляции между водою и натрием в листьях, правда незначительному.

Приведенные выше литературные данные послужили поводом для постановки лабораторией физиологии растений Казанского филиала Академии Наук СССР исследований по вопросу о влиянии фосфатов натрия и кальция на водный режим листьев пшеницы. Так как водный режим листьев интересовал нас в связи с проблемой засухоустойчивости, то влияние фосфатов исследовалось в условиях отрицательного водного баланса листьев (при подсушивании).

Схема опытов

Опыты ставились в лабораторной обстановке. Целью их являлось изучение изменений водного режима листьев яровой пшеницы *Lutescens 062*, происходящих вследствие непосредственного воздействия фосфорнокислых солей на клетки листа путем инъекции соответ-

ствующего раствора в межклетники. Для инъекции применялись растворы однозамещенного фосфорнокислого натрия ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) и двузамещенного фосфорнокислого кальция ($\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) с целью выяснения влияния различных катионов на водный режим листьев. Влияние фосфорнокислых солей изучалось на фоне обезвоживания листьев, достигающего 30% от общего запаса воды.

Общее содержание воды еще не характеризует в достаточной мере водного режима растения (А. М. Алексеев (1)). Поэтому представлялось необходимым, кроме общего количества воды в листьях, учитывать содержание в них свободной и связанной воды, а также величину осмотического давления клеточного сока. Кроме того, производились определения количества фосфора и количества сахара в листьях.

Все исследования были повторены дважды: в фазе кущения и фазе колошения, т. к. получение исчерпывающих данных о влиянии фосфора на водный режим листьев возможно лишь при условии постановки опытов с учетом возраста растений, согласно теории циклического старения и омоложения растений, выдвинутой Н. П. Кренке (6). Согласно этой теории, "все явления в организме в той или иной степени и форме связаны с возрастным состоянием". Старение растений, находящихся на восходящей ветви возрастной кривой, представляет собой в известном отношении положительное явление, т. к. ведет к повышению их стойкости, тогда как старение растений, находящихся уже на нисходящей ветви кривой, может только понижать их стойкость. Кренке говорит по этому поводу: "...на восходящей ветви развития — в определенных пределах — усиленное старение органов может вести к усилению их вегетативной мощности, чего не бывает на нисходящей ветви, где старение всегда ведет к ослаблению исходного индивидуума".

На основании данных Мининой с сотрудниками (8), фосфор ускоряет старение растений: такой же вывод следует из указанной выше работы Удольской, в которой отмечается, что растения на фоне фосфорного удобрения имеют меньший общий запас воды, а это является одним из признаков старения растений. Следовательно, можно ожидать, что действие фосфора на растения разного возраста будет различным.

На основании всех приведенных соображений нами была установлена следующая схема опытов.

I-я серия опытов — растения в фазе кущения

1-й вариант — влияние инъекции раствора фосфорнокислого натрия и последующего обезвоживания на водный режим листьев пшеницы;

2-й вариант — влияние инъекции раствора фосфорнокислого кальция и последующего обезвоживания на водный режим листьев пшеницы;

3-й вариант — контроль I — влияние обезвоживания на водный режим листьев пшеницы;

4-й вариант — контроль II — обезвоживания не производилось.

II-я серия опытов — растения в фазе колошения

Варианты те же, что и в I-й серии,

* Цитируется по Демиденко и Бариновой.

Методика исследований

Инъектирование листьев растворами фосфорнокислых солей производилось методом, описанным Д. А. Комиссаровым (5), согласно которому инфильтрация совершается путем центрифугирования листьев в растворах соответствующих солей. Для инфильтрации применялись однопротонные растворы $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ и $\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$.

Этот метод имеет то преимущество, что дает возможность наблюдать результаты непосредственного воздействия фосфорнокислых солей на клетки листа и исключить влияние корневой системы.

Инфильтрация продолжалась до тех пор, пока листья становились равномерно темными и прозрачными. При инфильтрации раствором фосфорнокислого натрия это достигалось в течение 15—20 минут; в случае же инфильтрации раствором фосфорнокислого кальция этот срок увеличивался до 30—40 минут. После инфильтрации листья тщательно обсушивались от раствора между двумя листами фильтровальной бумаги и затем подсушивались до потери воды приблизительно в 30% от общего запаса. Такая потеря воды в опытах В. А. Бриллиант (2) вызывала глубокие изменения в ряде физиологических процессов. Подсушивание производилось в обычной комнатной обстановке. После этого в листьях производились определения, характеризующие состояние их водного режима.

Общее количество воды определялось обычным путем, т. е. высушиванием навески листьев в сушильном шкафу при температуре 105°C до постоянного веса.

Количество связанный воды определялось дилатометрическим методом, подробно описанным в статье З. П. Чешевой (11), сущность которого сводится к определению свободной — т. е. способной к замерзанию при температурах несколько ниже нуля — воды. Связанная вода находится по разности между общим количеством воды и количеством свободной воды. В наших опытах замерзание воды в ряде случаев начиналось при температуре около -4°C , но во всех случаях наблюдения продолжались до -6°C и учитывалось все количество воды, замерзшее при этой температуре.

Оsmотически связанный вода вычислялась по формуле Окермана:

$$\Delta \cdot 100$$

$$\text{осмот. связанный вода} = \frac{\Delta}{t \text{ замерзания}}$$

где Δ — депрессия, т. е. понижение температуры замерзания, которая находится по таблицам при известном осмотическом давлении клеточного сока испытуемого листа. Нужно отметить, что формула Окермана дает несколько преувеличенные цифры содержания осмотически связанный воды. При расчете по этой формуле не принимается во внимание возможность связывания части воды коллоидальными мицеллами непосредственно, что должно привести к некоторому добавочному понижению точки замерзания.

Коллоидно связанный вода находится по разности между количеством всей связанный и количеством осмотически связанный воды.

Осмотическое давление клеточного сока определялось по методу Барджера.

Определения количества фосфора производились несколько измененным методом Неймана — после сжигания навески листьев смесью серной и азотной кислот.

Определения количества сахаров производились по методу Иссекутца (после гидролиза). Определения производились в десятикрат-

ной повторности. Полученные числа обработаны по методам вариационной статистики (метод малых выборок).

Результаты исследований

Остановимся прежде всего на изменениях количества фосфора в листьях в результате инъекции.

Эти изменения отражены в таблице № 1 (см. таблицу).

Как видно из таблицы, содержание фосфора в листьях увеличивалось после инъекции во 2-м варианте в 1,5 раза, а в 1-м варианте даже больше.

Содержание фосфора в листьях пшеницы Lutescens 062

Таблица 1

	Вариант 1 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого натрия	Вариант 2 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого кальция	Вариант 3 Контрольные (не инъецированные) листья
Количество фосфора в % от сухого веса листьев —			
в фазе кущения	1,044 ± 0,0211 1,211 ± 0,0289	0,898 ± 0,0406 1,009 ± 0,0488	0,628 ± 0,0386 0,680 ± 0,0345

Далее рассмотрим изменения общего количества воды в листьях, которые происходили во время инъекций. Эти изменения видны из таблиц № 2 и № 3.

Общее содержание воды в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе кущения

Таблица 2

	Вариант 1 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого натрия	Вариант 2 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого кальция	Вариант 4 Листья, контроль- ные (не инъеци- рованные)
Кол-во воды в % от сырого веса	81,21 ± 0,49	78,03 ± 0,61	84,45 ± 0,40
Кол-во воды в % от сухого веса	443,40 ± 14,61	358,45 ± 13,14	547,40 ± 17,53

Общее содержание воды в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе колошения

Таблица 3

	Вариант 1 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого натрия	Вариант 2 Листья, инъециро- ванные раствором фосфорнокислого кальция	Вариант 4 Листья, контроль- ные (не инъеци- рованные)
Кол-во воды в % от сырого веса	74,23 ± 0,79	66,00 ± 0,85	77,54 ± 0,85
Кол-во воды в % от сухого веса	291,10 ± 12,61	210,95 ± 8,36	354,42 ± 16,64

Из таблиц № 2 и № 3 видно, что во всех случаях инъецированные листья содержали меньшее количество воды, чем контрольные. Это явление нельзя объяснить осмотическим отнятием воды, т. к. наружные растворы были, безусловно, гипотоническими (1% раствор $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ состав. 0,07 мол., 1% раствор $\text{CaHPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,05 мол.). Известно также, что ион Na^+ повышает степень гидратации коллоидов и, следовательно, в листьях, инъецированных раствором фосфорнокислого натрия, можно было бы ожидать, наоборот, повышения количества воды по сравнению с контрольными. Однако этого не наблюдается. С другой стороны, известно, что электролиты могут понижать проницаемость протоплазмы для воды (Лундегроф (13)). Возможное объяснение наблюдавшегося понижения количества воды в инъецированных листьях можно дать на основании работы Bennet-Clark (12), объясняющей некоторые отклонения от общепринятых законов осмоса. Наблюдая плазмолиз в клетках эпидермиса лука, помещаемых последовательно в гипертонические растворы сахарозы и хлористого калия (изотонические по отношению друг к другу), Bennet-Clark заметил, что при смене раствора сахарозы раствором KCl происходило быстрое уменьшение объема плазмолизированного протопласта. Через некоторое время прежний объем протопласта восстанавливался. При новой замене раствора KCl раствором сахарозы происходило, наоборот, временное увеличение объема протопласта, которое через некоторое время постепенно исчезало. Это явление автор объясняет большей подвижностью иона K^+ по сравнению с ионом Cl^- , вследствие чего K^+ быстрее проникает в клетку при переносе ее из раствора сахарозы в раствор KCl . Поэтому в клетке возникает положительный заряд, а в окружающем ее растворе — отрицательный. Эта времененная поляризация приводит к выходу воды из протопласта и временном уменьшению его объема. По мере входления в клетку „отставшего“ иона Cl^- поляризация, а вместе с тем и уменьшение объема протопласта постепенно исчезает. При переносе клетки из раствора KCl в раствор сахарозы более подвижные ионы K^+ быстрее выходят из клетки, чем ионы Cl^- . В этом случае временный положительный заряд создается снаружи клетки. Результатом этого является входление воды и временное увеличение объема протопласта. Вполне возможно, что явление электро-осмотического выхождения воды из клеток происходит и в наших опытах при помещении листьев в раствор фосфорнокислого натрия или кальция. С этой же точки зрения можно объяснить то обстоятельство, что листья, инъецированные раствором фосфорнокислого кальция, содержали меньше воды, чем листья, инъецированные раствором фосфорнокислого натрия. Несомненно, что двухвалентный ион Ca^{2+} должен вызвать более сильную поляризацию, чем одновалентный ион Na^+ , и, следовательно, большее выхождение воды из клеток.

Вполне вероятно, что довольно значительное обезвоживание, наблюдавшееся в листьях 2-го варианта, вызвало закрывание устьиц, которое и привело к увеличению срока инфильтрации листьев этого варианта.

Данные относительно количества свободной и связанный воды, а также относительно величины осмотического давления клеточного сока, приведены в таблицах № 4 и № 5 и в графиках № 1, 2, 3 и 4. В этих таблицах за исходное состояние принято содержание воды в листьях до подсушивания.

Графики № 1 и № 2 показывают изменения абсолютных величин общего количества воды, количества связанный, количества испарившейся при подсушивании и количества замерзшей воды, а также

сухого веса и осмотического давления клеточного сока, причем все величины приведены к одному исходному весу навески (4 гр.). Графики № 1 и № 2 подтверждают упоминавшийся уже факт наименьшего содержания общей воды в листьях 2-го варианта. Поскольку потеря воды при подсушивании была во всех вариантах приблизительно одинакова, то линия, характеризующая общее содержание воды после подсушивания, также обнаруживает минимум во 2-м варианте. Количество связанный воды оказалось наименьшим в 3-м (контрольном) варианте и повышенным во 2-м и 1-м вариантах. В фазе колошения (график № 2) во 2-м варианте наблюдалось даже более высокое содержание связанный воды, чем в 1-м варианте. Это обстоятельство нельзя объяснить действием иона Ca^{2+} , т. к. известно, что он обладает меньшими диспергирующими свойствами.

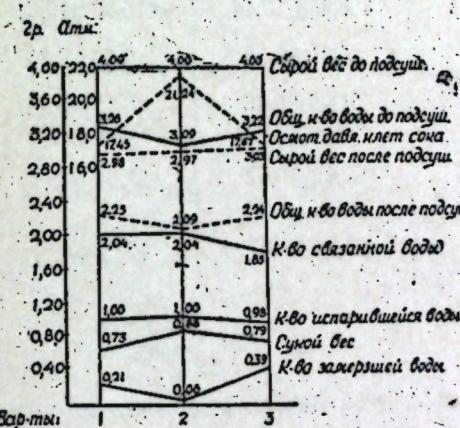


График 1.
Фаза кущения.

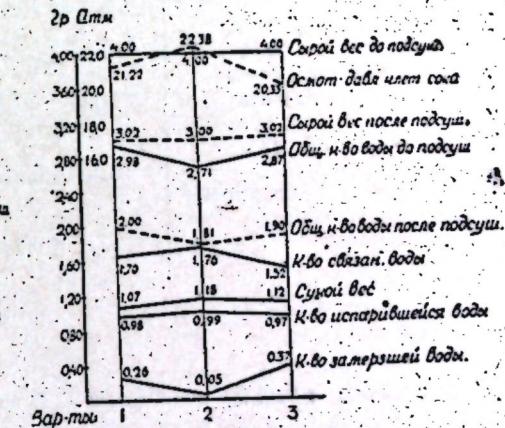


График 2.
Фаза колошения.

чем ион Na^+ , а чем меньше степень дисперсности коллоидов, тем меньшее количество воды они способны связывать.

Очевидно, повышение абсолютного количества связанный воды в листьях 2-го варианта объясняется большим сухим весом (следовательно — большим количеством коллоидов, способных связывать воду).

Если учесть возрастание сухого веса во 2-м варианте и вычислить количество связанный воды в % по отношению к сухому весу (таблицы № 4 и № 5, графики № 3 и № 4), то окажется, что во 2-м варианте оно значительно ниже, чем в 1-м, а в фазе кущения — даже ниже, чем в контролльном варианте.

Количество замерзшей воды, представляющее собой свободную воду, оставшуюся в листьях после подсушки, ниже всего во 2-м варианте и выше всего в 3-м варианте. Это вполне понятно, поскольку свободная вода представляет собой разность между общим количеством воды и количеством связанный воды. Чем меньше первая величина и чем больше вторая (как во 2-м варианте), тем меньше должно быть количество свободной воды.

Осмотическое давление клеточного сока, как видно из графиков № 1 и № 2 и таблиц № 4 и № 5, резко возрастает во 2-м варианте по сравнению с 3-м и 1-м. Причина этого остается неясной. Анализы содержания сахаров показали одинаковое количество их в листьях всех вариантов. Можно предположить, что более сильное обезвоживание листьев 2-го варианта вызвало усиление гидролитической деятельности протеолитических ферментов, и получившиеся продукты распада белковых веществ (например, аминокислоты) привели к по-

Количество общей, свободной и связанный воды и величина осмотического давления клеточного сока в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе кущения

Таблица 4

	Вариант 1 Листья, инъецированные раствором фосфорно-кислого натрия	Вариант 2 Листья, инъецированные раствором фосфорно-кислого кальция	Вариант 3 Контрольные (не инъектированные) листья
Общее кол-во воды в % от сырого веса	81,21 ± 0,49	78,03 ± 0,61	80,43 ± 0,48
Тоже в % от сухого веса	443,40 ± 14,61	358,45 ± 13,14	415,06 ± 12,61
Кол-во свободной воды в % от сырого веса	5,35 ± 0,45	1,41 ± 0,53	9,73 ± 0,64
Кол-во связанный воды в % от сырого веса	50,92 ± 0,70	51,06 ± 0,66	46,15 ± 0,85
Тоже в % от сухого веса	277,60 ± 6,10	233,30 ± 9,90	233,80 ± 7,90
Тоже в % от общего запаса воды	62,54 ± 0,81	65,82 ± 0,62	57,54 ± 1,11
Осмотическое давление клеточного сока в атмосферах	17,45 ± 0,33	21,24 ± 0,47	17,67 ± 0,27

Количество общей, свободной и связанный воды и величина осмотического давления клеточного сока в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе колошения

Таблица 5

	Вариант 1 Листья, инъецированные раствором фосфорно-кислого натрия	Вариант 2 Листья, инъецированные раствором фосфорно-кислого кальция	Вариант 3 Контрольные (не инъектированные) листья
Общее кол-во воды в % от сырого веса	74,22 ± 0,79	66,00 ± 0,85	72,74 ± 0,60
Тоже в % от сухого веса	291,10 ± 12,61	210,95 ± 8,36	270,74 ± 9,57
Кол-во свободной воды в % от сырого веса	6,56 ± 0,31	1,54 ± 0,38	9,12 ± 0,32
Кол-во связанный воды в % от сырого веса	42,66 ± 0,59	44,37 ± 0,93	38,34 ± 0,71
Тоже в % от сухого веса	161,60 ± 3,80	140,10 ± 3,50	137,00 ± 5,10
Тоже в % от общего запаса воды	57,95 ± 0,48	65,22 ± 0,66	53,25 ± 0,95
Осмотическое давление клеточного сока в атмосферах	21,22 ± 0,32	22,38 ± 0,39	20,33 ± 0,22

вышению осмотического давления. Однако, это предположение нуждается в специальной экспериментальной проверке.

В графиках №№ 3 и 4 (и таблицах № 4 и № 5) приведены те же величины, что и в графиках №№ 1 и 2, но выраженные в процентах.

Ход кривых в графиках №№ 3 и 4 принципиально не отличается от хода соответствующих кривых в графиках №№ 1 и 2, за

исключением кривой, характеризующей связанный воду в % от сухого веса, о чем уже говорилось выше.

Как известно, связанный воду в клетках может находиться в двух состояниях: в виде осмотически связанный и коллоидно связанный воды. Соотношение этих двух фракций связанный воды может существенно изменяться — в зависимости от соотношения количества молекулярно и коллоиднодисперсных веществ в клетке.

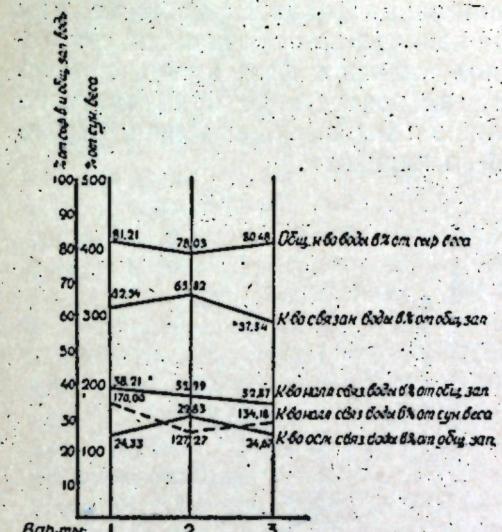


График 3.
Фаза кущения.

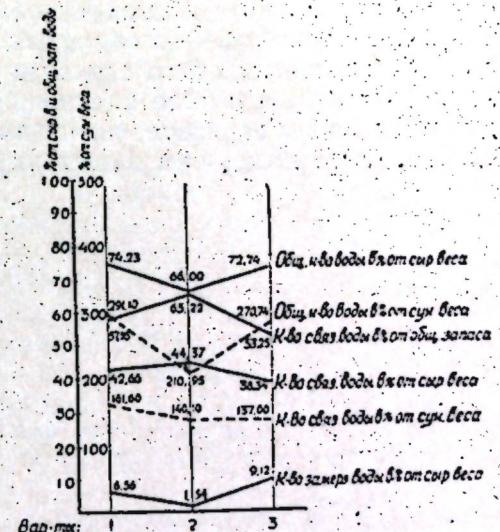


График 4.
Фаза колошения.

Графики №№ 5 и 6 показывают изменения в абсолютном количестве осмотически и коллоидносвязанной воды в листьях растений различных вариантов.

Вполне естественно ожидать, что большему осмотическому давлению клеточного сока будет соответствовать большее же количество осмотически связанный воды. Графики №№ 5 и 6 показывают,

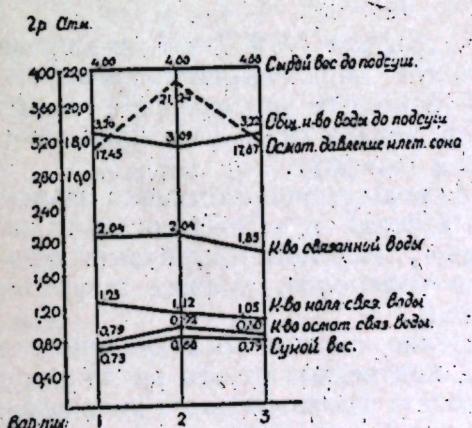


График 5.
Фаза кущения.

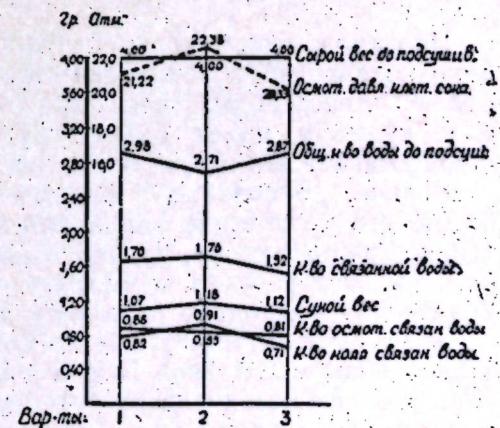


График 6.
Фаза колошения.

что такая зависимость в фазе кущения имеет место, а в фазе колошения ее нет. Однако это обстоятельство объясняется самой методикой вычисления количества осмотически связанный воды. Это количество, найденное по формуле Окермана, дается непосредственно в процентах от общего запаса воды в листьях. Поэтому при даль-

нейшем вычислении абсолютного количества осмотически связанный воды (в граммах) имеет очень большое значение абсолютная величина общего запаса воды. Чем меньше эта величина, тем меньше должно получиться и абсолютное количество осмотически связанный воды. Это повлияло на абсолютные величины осмотически связанный воды и в нашем случае. Хотя в листьях 2-го варианта найдено более высокое содержание осмотически связанный воды в % от общего запаса, но — поскольку общий запас значительно ниже, чем в 1-м и 3-м вариантах — то абсолютное количество осмотически связанный воды в листьях 2-го варианта получилось в фазе кущения лишь немного выше, а в фазе колошения, где возрастание осмотического давления во 2-м варианте, по сравнению с 1-м, выражено значительно слабее, даже ниже, чем в листьях 1-го варианта.

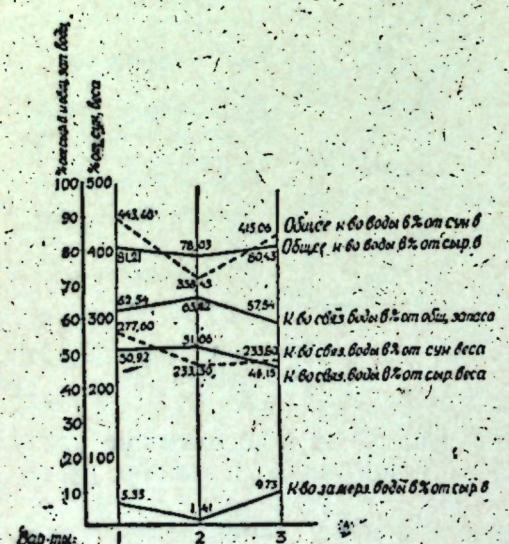


График 7.
Фаза кущения.

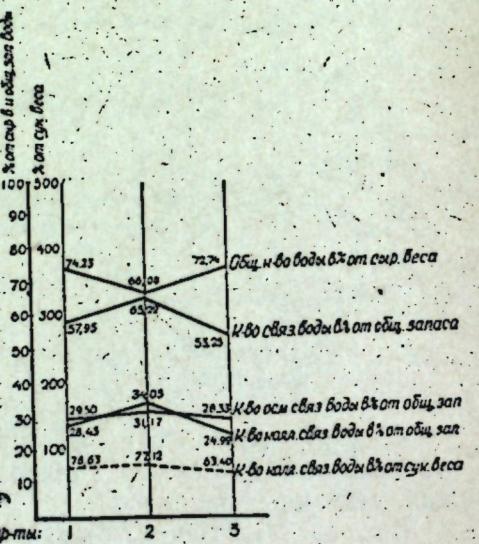


График 8.
Фаза колошения.

Подтверждением могут служить графики №№ 7 и 8, где приведено количество осмотически связанный воды, выраженное в % от общего запаса воды. Здесь кривая осмотически связанный воды в фазе кущения имеет более кругой подъем и в фазе колошения обнаруживает максимум также во 2-м варианте.

Количество коллоидно связанный воды непосредственно зависит от общего количества коллоидов в клетках и от степени их гидратации. Следовательно, можно ожидать, что ион Na^+ , повышающий степень дисперсности и гидратации коллоидов, должен повышать количество коллоидно связанный воды.

Кривые, характеризующие абсолютное количество коллоидно связанный воды в графиках №№ 5 и 6, подтверждают это предположение. В обеих фазах листья 1-го варианта имели большее количество коллоидно связанный воды, чем листья 3-го (контрольного) варианта. Следовало бы ожидать, что листья 2-го варианта будут содержать меньшее количество коллоидно связанный воды, т. к. ион Ca^{++} понижает степень дисперсности коллоидов. Однако, как видно из графиков №№ 5 и 6, это предположение не подтверждается. В фазе кущения листья 2-го варианта по абсолютному количеству коллоидно связанный воды занимают второе место, а в фазе колошения — даже первое. Очевидно, это объясняется большей абсолютной величиной сухого веса в листьях 2-го варианта, что уже отмечалось выше.

Большему сухому весу соответствует большее количество коллоидов, способных связывать воду. Очевидно, в ряде наших опытов это обстоятельство имело большее значение, чем степень гидратации коллоидов, и привело к высокому абсолютному содержанию коллоидно связанный воды в листьях 2-го варианта.

Иное получается при пересчете количества коллоидно связанный воды в % по отношению к сухому весу. В этом случае мы учтем степень гидратации коллоидов, и ход кривых становится совершенно иным; как это показывают графики №№ 7 и 8. В фазе кущения количество коллоидно связанный воды, выраженное в % от сухого веса, падает ниже контроля, как это и следовало ожидать, поскольку ион Ca^{++} уменьшает степень гидратации коллоидов. В фазе колошения кривая не имеет такой типичной формы, однако все же количество коллоидно связанный воды в листьях 2-го варианта не превышает соответствующей величины в листьях 1-го варианта. Но в этом случае все же остается непонятной причина повышения количества коллоидно связанный воды в листьях 2-го варианта по сравнению с листьями контрольными. Правда, следует иметь в виду, что небольшие количества электролитов (даже с двухвалентными катионами) могут повышать количество коллоидно связанный воды за счет повышения дзета-потенциала (Думанский (4)). Далее следует еще учсть то обстоятельство, что при проникновении в протоплазму кальция должно происходить эквивалентное вытеснение из нее калия, а ионы последнего гидратируются слабее, чем ионы кальция. Имеющиеся в нашем распоряжении данные не позволяют, к сожалению, дать надлежащего объяснения установленного факта некоторого увеличения под влиянием кальция степени гидратации коллоидов в стареющих листьях.

Затруднительно также объяснить причину, вызвавшую повышение сухого веса в листьях 2-го варианта. В качестве одного из возможных объяснений можно предположить, что больший водный дефицит, появившийся в листьях 2-го варианта после инфильтрации, привел к некоторому повышению фотосинтеза, которое могло иметь значение, поскольку последующее подсушивание листьев производилось на свету в течение 20—30 минут. Разница в интенсивности фотосинтеза могла привести за это время к некоторому различию в накоплении сухого вещества. Опыты Комиссара в 1937 г. показали, что инфильтрация листьев фосфорнокислым кальцием значительно повышает интенсивность фотосинтеза, тогда как инфильтрация кислым фосфорнокислым натрием не оказывает почти никакого действия.

Сравнение графиков №№ 5 и 6 дает представление об изменениях, произошедших в связи с возрастом растений. Стареющие растения имеют более высокое осмотическое давление клеточного сока, меньший общий вес воды, меньшее количество всей связанный воды и меньшее же количество коллоидно связанный воды.

Остановимся, наконец, на показателях, характеризующих водный режим растения в конце подсушки, особенно на соотношении общего количества воды, оставшегося после подсушки, и количества связанный воды.

Очевидно, что во время подсушки теряется только свободная вода, в результате чего резко повышается удельный вес связанный воды в общем запасе. Это иллюстрируется сопоставлением данных из таблиц № 4 и № 5 с данными из таблиц № 6 и № 7.

После потери воды в 30—33% от первоначального количества удельный вес связанный воды в общем запасе возрастает с 53—65% до 80 и даже 97%, причем, вследствие меньшего исходного коли-

Соотношение общей и связанной воды в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе кущения

Таблица 6

	Вариант 1 Листья, инъецированные раствором фосфорнокислого натрия	Вариант 2 Листья, инъецированные раствором фосфорнокислого кальция	Вариант 3 Контрольные (не инъецированные) листья
Потеря воды при подсушивании, в % от исходного кол-ва	30,69	31,23	30,38
Общее кол-во воды после подсушивания в % от сырого веса	$56,27 \pm 0,87^*$ $305,90 \pm 17,6$	$52,72 \pm 0,77$ $236,00 \pm 11,3$	$55,83 \pm 0,54$ $281,60 \pm 9,2$
Тоже в % от сухого веса			
Кол-во связанной воды в % от общего запаса воды после подсушивания	$90,53 \pm 0,73$	$97,34 \pm 0,99$	$82,54 \pm 1,09$

Соотношение общей и связанной воды в листьях пшеницы Lutescens 062 в фазе колошения

Таблица 7

	Вариант 1 Листья, инъецированные раствором фосфорнокислого натрия	Вариант 2 Листья, инъецированные раствором фосфорнокислого кальция	Вариант 3 Контрольные (не инъецированные) листья
Потеря воды при подсушивании в % от исходного кол-ва	32,91	33,69	33,00
Общее кол-во воды после подсушивания в % от сырого веса	$49,21 \pm 0,48$ $186,30 \pm 6,9^*$	$45,66 \pm 0,81$ $156,90 \pm 3,3$	$47,67 \pm 0,52$ $180,70 \pm 9,4$
Тоже в % от сухого веса			
Кол-во связанной воды в % от общего запаса воды после подсушивания	$89,60 \pm 0,76$	$97,15 \pm 0,83$	$80,31 \pm 0,83$

чества воды, особенно резко это возрастание происходит в листьях 2-го варианта, где в ряде случаев после подсушивания не удавалось наблюдать замерзания воды при температурах, доходящих до -10°C , что говорит за полное отсутствие свободной воды. Следовательно, в этих случаях удельный вес связанной воды в общем запасе возросло до 100%.

Отметим в связи с этим то важное положение, что активность воды в растении (являющаяся мерилом парциального химического потенциала воды) зависит не от общего количества воды в растении, а от соотношения в нем свободной и связанной воды и величины тургорного давления (при условии постоянства температуры).

* Разница с контролем недостоверна.

** Разница с контролем недостоверна.

Выводы

На основании наших наблюдений можно сделать следующие выводы.

1. Инъектирование листьев пшеницы 1% растворами фосфорнокислых солей вызывает некоторое снижение величины общего запаса воды, которое оказывается большим в случае инъектирования раствором фосфорнокислого кальция.

Причиной этого, по всей вероятности, является электроосмотическое выхождение воды из клеток, вследствие временной поляризации.

2. Абсолютное количество связанной воды в листьях, инъектированных растворами фосфорнокислых солей, выше, чем в листьях контрольного варианта.

Оба эти вывода вполне согласуются с выводами из работ Удольской и Кукса.

3. Количество связанной воды, отнесенное к единице сухого веса, оказалось максимальным в листьях, инъектированных раствором фосфорнокислого натрия, что объясняется диспергирующим действием иона Na^+ и одновременным увеличением степени гидратации коллоидов листьев.

4. Осмотическое давление клеточного сока и количество осмотически связанной воды (в % от общего запаса) оказалось максимальным в листьях, инъектированных раствором фосфорнокислого кальция.

Возможно, что причиной этого является усиление гидролитического распада белковых соединений, вследствие большого обезвоживания листьев этого варианта.

5. Количество коллоидно связанной воды, отнесенное к единице сухого веса, в фазе кущения оказалось максимальным в листьях, инъектированных раствором фосфорнокислого натрия (что может объясняться диспергирующим действием иона Na^+ и увеличением степени гидратации) и минимальным — в листьях, инъектированных раствором фосфорнокислого кальция (изменение степени гидратации коллоидов под влиянием иона Ca^{++}).

Однако в фазе колошения количество коллоидно связанной воды в листьях кальциевого варианта оказалось равным соответствующей величине натриевого варианта.

6. По мере старения растений пшеницы, в их листьях происходит повышение осмотического давления клеточного сока, понижение общего запаса воды, общего количества связанной воды и количества коллоидно связанной воды, что вполне совпадает с данными исследований других авторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М. — Вода в растении. Уч. зап. КГУ, т. 101, кн. 1, 1941.
- Бриллиант В. А. — Влияние повторного обезвоживания на фотосинтез. Д. А. Н., т. XVI, № 5, 1943.
- Демиденко Т. Т. и Баринова Р. А. — Влияние удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе. Изв. АН, № 2, 1937.
- Думанский А. В. — Учение о коллоидах. 1937.
- Комиссаров Д. А. — Влияние катионов и анионов минеральных солей на фотосинтез у высших растений. Тр. ин. физ. раст., т. I, вып. 2, 1937.
- Креке Н. П. — Теория циклического старения и омоложения растений. Сельхозгиз, 1940.
- Кукса И. Н. — Влияние минерального питания на зимостойкость и урожай озимой пшеницы. Хим. соц. земл., № 1, 1939.
- Минина Е. Г., Игрицкая Е. Б., Мацкевич П. П., Грамматикати О. Г. и Еремич Д. А. — Возрастные изменения растений в разных условиях влажности среды. Тр. ин-та физ. раст., т. IV, в. 2, 1945.

9. Семакин К. С.—Влияние зольных элементов и азота на стойкость растений к засухе и морозу. Экспер. бот., вып. 3, 1938.
10. Удольская Н. Л.—К вопросу об изучении элементов минерального питания, как факторов, изменяющих засухоустойчивость растений Д. А. Н., т. II, № 1, 1934.
11. Чощева З. П.—Методы определения связанный воды. Изв. гос. н.-иссл. ин-та химии, вып. 2; 1934.
12. Г. А. Bennet-Clark and D. Beton—Water Relations of plant Cells IV. Diffusion effects observed in plasmolysed tissues. New Physiologist, vol. 45, № 1, 1946, p. 5. 17.
13. H. Lundegard.—Ueber die Permeabilität der Wurzelspitzen von Vicia Faba unter verschiedenen äusseren Bedingungen. 1911.
14. F. I. Richards and Shin-Sheng-Han, Physiological studies in plant nutrition. X. Water content of barley leaves as determinated by the interaction of potassium with certain other nutrient elements. Annals of Botany, № 5, vol. 4, № 15, 1940.

А. М. АЛЕКСЕЕВ и Н. А. ГУСЕВ

ВЛИЯНИЕ ФОСФАТОВ И НИТРАТОВ НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ
ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО ИХ
ВОДОСНАБЖЕНИЯ

I. Вступление и обзор литературы

В первом нашем сообщении уже указывалось, что различные условия минерального питания должны сказываться на степени засухоустойчивости растений. За это говорят данные работ Удольской (17), Семакина (14), Кукса (9), Демиденко и Бариновой (5) и некоторых других.

Наши исследования, проведенные в 1946 г. (2), показали, что инъектирование листьев яровой пшеницы Lutescens 062 растворами фосфорнокислых солей вызывает некоторое понижение величины общего запаса воды в листьях и повышение количества связанный воды, зависящее от увеличения количества коллоидно связанный воды в результате возрастания степени гидратации и общего количества коллоидов, и от увеличения количества осмотически связанный воды в результате возрастания осмотического давления клеточного сока.

Следовательно, можно сделать вывод, что инъекция растворов фосфорнокислых солей в листья вызывает повышение агрегативной устойчивости коллоидной системы клеток, т. к. способствует повышению общего количества связанный воды и количества коллоидно связанный воды.

Этот вывод совпадает с немногочисленными данными, имеющимися в физиологической литературе.

Вместе с тем, результаты опытов 1946 г. дали возможность отметить различное влияние катионов солей на водный режим исследуемых листьев.

Инъекция натриевых солей вызывала сильное повышение количества коллоидно связанный воды (отнесенного к единице сухого веса), зависящее от гидратирующего действия иона натрия.

Инъекция кальциевых солей вызывала довольно значительное понижение общего запаса воды, сильное повышение осмотического давления клеточного сока и соответственно—повышение количества осмотически связанный воды.

Таким образом, становится очевидным, что при всестороннем изучении влияния фосфатов и нитратов на водный режим растений необходимо учитывать влияние катионов, входящих в состав солей. Этот вывод согласуется с некоторыми данными, приведенными в работе Демиденко и Бариновой (6) и в работе Рихардса и Шин-Шенг-Хана (20).

Результаты этих исследований послужили отправным пунктом для разработки новой, значительно более широкой схемы опытов, выполненной нами в 1947 году.

Библиотека Института
Филиала А.Н. СССР
П 9244 П 5791

В этих опытах мы ставили задачу возможно более полного и всестороннего изучения влияния на водный режим листьев пшеницы Lutescens 062 тех солей, которые чаще всего применяются в качестве минеральных удобрений. Поскольку был подвергнут изучению широкий ассортимент солей, то особый интерес приобретал вопрос о характере влияния различных солей на растения разного возраста. В литературе этот вопрос почти не освещается.

Наши исследования 1946 г. не могли дать в этом отношении достаточно определенных результатов, т. к. нами изучались только одни фосфаты. Однако "все явления в организме в той или иной степени и форме связаны с возрастным состоянием" утверждает Н. П. Кренке (8).

Имеющиеся литературные данные (Прянищиков*, Лундегорд*, Рессель*, Минина с сотр. (12); Удольская (17) и др.) говорят за то, что фосфор ускоряет старение растений, тогда как азот, напротив, замедляет его.

Следовательно, с точки зрения теории Кренке, следует ожидать, что фосфор будет оказывать более благоприятное влияние (в смысле повышения устойчивости против неблагоприятных внешних условий) на молодые растения, а азот — на растения стареющие, т. к. "... на восходящей ветви развития — в определенных пределах — усиленное старение организма может вести к усилению их вегетативной мощности, чего не бывает на нисходящей ветви, где старение всегда ведет к ослаблению исходного индивидуума" (Кренке).

Следует, однако, отметить, что Д. М. Новогрудский (13) утверждает, что действие фосфора и азота может быть прямо противоположным в зависимости от комплекса прочих жизненных условий. Так, старяющее действие фосфора, по мнению Новогрудского, оказывается лишь на бедном фоне (в отношении воды и элементов минерального питания), тогда как на богатом фоне фосфор может даже замедлять старение.

Для того, чтобы составить представление о влиянии различных солей на растения разного возраста, мы проводили наши исследования дважды: с растениями в фазе кущения и в фазе колошения.

Так же, как и в опытах предыдущего года, особое внимание было обращено на установление показателей, которые могли бы достаточно полно и всесторонне характеризовать состояние водного режима листьев.

Поскольку общее содержание воды не может характеризовать состояние водного режима растений (А. М. Алексеев (1)), то нами производилось дробное определение количества свободной воды, общего количества связанный воды, а также количества коллоидно и осмотически связанный воды. Однако один только фактор емкости — т. е. количество той или иной формы воды — не может полностью характеризовать состояния водного режима растений, подобно тому, как одна только теплоемкость не может характеризовать состояние теплового режима какого-либо тела. Требуется еще фактор напряжения, которым в случае теплового режима является температура, а в случае водного режима может служить химический потенциал воды.

Химический потенциал является мерилом химической работоспособности вещества при постоянной температуре, давлении и прочих постоянных условиях, кроме химических. Абсолютная величина химического потенциала не может быть определена. Можно определить лишь разность между химическим потенциалом воды в данном и

стандартном состоянии. Эта разность может быть выражена через активность воды, мерилом которой является относительное давление пара, зависящее, в свою очередь, от осмотического давления и сосущей силы клеток.

Поэтому для характеристики состояния водного режима, кроме общего запаса воды, общего количества связанный воды и количества коллоидно и осмотически связанный воды, мы определяли величину осмотического давления клеточного сока и сосущей силы клеток.

II. Схема и методика исследований

Как уже указывалось выше, задачей опытов 1947 года являлось изучение влияния на водный режим листьев пшеницы тех солей, которые чаще всего применяются в качестве минеральных удобрений. Кроме того, поскольку нас интересовали особенности влияния этих солей на листья, имеющие известный водный дефицит, то оказалось целесообразным ввести особый контроль для каждого варианта, позволяющий судить о различном действии солей на подсушенные и неподсушенные листья. На основании этих соображений была разработана следующая схема опытов:

1-я серия опытов — неподсушенные листья

2-я серия опытов — подсушенные листья

1-й вариант — влияние фосфорнокислого натрия*	
2-й "	калия*
3-й "	кальция*
4-й "	азотнокислого натрия
5-й "	калия
6-й "	кальция
7-й "	сернокислого аммония
8-й "	дистиллированной воды (общий контроль).

Это схема опытов была проведена в фазе кущения и в фазе колошения.

Воздействие солей осуществлялось путем инъекции 1% растворов их в межклетники листа, как и в опытах предыдущего года. Инъекция производилась центрофугированием или же при пониженном давлении. После инъекции листья 2-й серии подсушивались. Подсушивание производилось в обычной комнатной обстановке и доходило до потери 12—14% общего запаса воды.

Далее следовали определения, характеризующие состояние водного режима листьев.

Определение свободной воды производилось дилатометрическим методом, описанным в статье З. П. Чешевой (18), причем учитывалась вся вода, способная замерзать при температуре, доходящей до — 6°.

Определение общего запаса воды производилось путем высушивания навески листьев до постоянного веса при температуре 105°C. Это определение производилось в той же навеске, в которой определялась и свободная вода.

Общее количество связанный воды находилось по разности между общим запасом и количеством свободной воды в листьях.

Количество осмотически связанный воды находилось по формуле Окермана, а количество коллоидно связанный воды — по разности

* Цит. по Д. М. Новогрудскому (13).

* Для опытов применялись первичные фосфоры.

между общим количеством связанный и количеством осмотически связанный воды.

Осмотическое давление клеточного сока определялось параллельно методом Барджера и микрокриоскопическим методом, основанным на определении температуры оттаивания замороженного клеточного сока.

Сосущая сила клеток определялась предложенным Н. А. Максимовым так называемым компенсационным методом, сущность которого сводится к наблюдению изменений концентрации серии растворов сахара после помещения в них кусочков исследуемых листьев.

Повторность определений в подсушенных листьях была 10—19-кратной, в неподсушенных — 5—10-кратной.

Полученные числа обработаны по методам вариационной статистики (метод малых выборок).

III. Результаты исследований

Следует отметить, что навески листьев для всех исследований брались одинаковые — по 8 гр. Это дает возможность сравнивать абсолютные величины показателей водного режима, не прибегая к пересчету на проценты.

Остановимся прежде всего на изменениях величины общего запаса воды в листьях, произошедших в результате инъекции растворов солей. Эти изменения показаны в таблицах №№ 1 и 2 и на графиках №№ 1, 3, 5 и 7.

Как видно из приведенных цифр, инъекция растворов солей вызывала уменьшение общего запаса воды в листьях по сравнению с контролем (т. е. листьями, инъецированными водой). Исключение составляли только листья, инъецированные растворами NaNO_3 и $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Это явление уже было нами отмечено в опытах прошлого года. Минимальная величина водного запаса попрежнему наблюдалась в листьях, инъецированных растворами кальциевых солей.

Таким образом вновь подтвердилось высказанное в первом нашем сообщении предположение об электрическом выхождении воды из

Общее количество воды в листьях пшеницы *Lutescens 062* в фазе кущения (в гр)

Таблица 1

Варианты	Неподсушенные листья	Подсушенные листья
1. Инъекция раствор. NaH_2PO_4	$6,60 \pm 0,020$	$5,79 \pm 0,010$
2. " KH_2PO_4	$6,58 \pm 0,025$	$5,80 \pm 0,019$
3. " $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	$6,25 \pm 0,049$	$5,51 \pm 0,017$
4. " NaNO_3	$6,70 \pm 0,020^*$	$5,92 \pm 0,022^*/$
5. " KNO_3	$6,64 \pm 0,110$	$5,77 \pm 0,025$
6. " $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	$6,36 \pm 0,055$	$5,59 \pm 0,017$
7. " $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	$6,77 \pm 0,025$	$5,92 \pm 0,019$
8. " H_2O (контроль)	$6,75 \pm 0,030$	$5,91 \pm 0,023$

*) Разность с контролем недостоверна.

Общее количество воды в листьях пшеницы *Lutescens 062* в фазе колошения (в гр)

Таблица 2

Варианты	Неподсушенные листья	Подсушенные листья
1. Инъекция раствор. NaH_2PO_4	$5,63 \pm 0,033$	$4,86 \pm 0,030$
2. " KH_2PO_4	$5,64 \pm 0,033$	$4,84 \pm 0,020$
3. " $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	$5,22 \pm 0,070$	$4,48 \pm 0,020$
4. " NaNO_3	$5,82 \pm 0,047^*$	$5,09 \pm 0,030^*$
5. " KNO_3	$5,80 \pm 0,020$	$5,01 \pm 0,023$
6. " $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	$5,45 \pm 0,038$	$4,70 \pm 0,029$
7. " $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	$5,82 \pm 0,029^*$	$5,05 \pm 0,029^*$
8. " H_2O (контроль)	$5,90 \pm 0,027$	$5,10 \pm 0,029$

клеток, сделанное на основании наших наблюдений и данных из работы Веппет-Clark (19).

Электроосмотическое выхождение воды из клеток Веппет-Clark объясняет временно возникающей поляризацией, являющейся следствием более быстрого проникновения в клетку катиона и отставания аниона. Естественно, что двухвалентные ионы должны вызывать более сильную поляризацию, чем одновалентные, и, следовательно, должны приводить к большей потере воды. Этим может объясняться минимальная величина общего водного запаса в листьях кальциевых вариантов.

Подтверждением предположения о возможности электроосмотического выхождения воды из клеток могут служить также наблюдения над поглощением листьями растворов во время инфильтрации. Как показывают данные, приведенные в таблице № 3, максимальное поглощение наблюдалось в листьях контрольного варианта. В листьях других вариантов оно было значительно меньше, т. к. здесь, наряду с поглощением, происходил противоположный процесс электроосмотической отдачи воды клетками. Минимальное поглощение наблюдалось в листьях кальциевых вариантов, где электроосмотическая отдача воды происходила особенно сильно. (См. таблицу № 3).

Количество растворов, поглощенное листьями пшеницы *Lutescens 062* за время инфильтрации

Таблица 3

Варианты	Листья растений в фазе кущения	Листья растений в фазе колошения
1. Инъекция раствор. NaH_2PO_4	$2,15 \pm 0,040$	$2,37 \pm 0,097$
2. " KH_2PO_4	$2,21 \pm 0,061$	$2,46 \pm 0,084$
3. " $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	$1,14 \pm 0,043$	$1,58 \pm 0,076$
4. " NaNO_3	$2,17 \pm 0,039$	$2,30 \pm 0,095$
5. " KNO_3	$2,11 \pm 0,032$	$2,39 \pm 0,115$
6. " $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	$1,15 \pm 0,043$	$1,52 \pm 0,079$
7. " $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	$2,54 \pm 0,110$	$2,47 \pm 0,099$
8. " H_2O (контроль)	$2,92 \pm 0,082$	$3,23 \pm 0,082$

*) Разность с контролем недостоверна.

Изменения остальных показателей водного режима происходили настолько различно у молодых и старых растений, что дальнейшее рассмотрение результатов необходимо вести отдельно по фазам.

Остановимся на тех изменениях водного режима, которые происходили в листьях молодых растений (в фазе кущения), подвергавшихся инъекции, но не подсушенных. Данные, характеризующие эти изменения, приведены в таблице № 4 и графиках № 1 и № 2.

Прежде всего следует отметить, что инъекция растворов всех солей вызывала повышение осмотического давления клеточного сока, особенно сильное в листьях 4-го варианта, которые были инъецированы раствором азотнокислого натрия. Это обстоятельство было отмечено нами и в опытах прошлого года. Невозможно объяснить это повышение осмотического давления одним лишь увеличением концентрации клеточного сока вследствие проникновения солей в клетку, т. к. концентрация растворов была незначительной. Таким образом, здесь большую роль играло явление анатоноза: новообразование осмотически активных веществ в инфильтрованных листьях. Могло также оказаться усиленное связывание воды инъецированными листьями.

Инъекция растворов фосфорнокислых и азотнокислых солей вызывала значительное повышение общего количества связанной воды в листьях. Общее количество связанной воды слагается из осмотически и коллоидно связанный воды. Рассмотрим изменения этих величин.

Количество осмотически связанный воды находится в полном соответствии с величиной осмотического давления. Поскольку последнее было повышенным в листьях, подвергшихся инъекции растворов солей, то и количество осмотически связанный воды в них оказалось повышенным по сравнению с контролем, как это видно из таблицы № 4.

Изменения водного режима листьев пшеницы под влиянием инъекции растворов солей. Фаза кущения

Таблица 4

Варианты	Кол-во свободной воды (в гр.)	Общее кол-во связанной воды (в гр.)	Кол-во осмотически связанный воды (в гр.)	Кол-во коллоидно связанный воды (в гр.)	Сухой вес на вески (в гр.)	Оsmот. давл. клеточн. сока (в атм.)	Сосущая сила клеток (в атм.)
1. Инъекция раств. $\text{Na H}_2\text{PO}_4$	2,25 $\pm 0,250$	4,35 $\pm 0,230$	1,58 $\pm 0,030$	2,77 $\pm 0,030$	1,40 $\pm 0,039$	17,26 $\pm 0,339$	1,98 $\pm 0,000$
2. Инъекция раств. KH_2PO_4	3,30 $\pm 0,300$	3,28 $\pm 0,236$	1,58 $\pm 0,040$	1,70 $\pm 0,040$	1,42 $\pm 0,027$	17,31 $\pm 0,424$	2,31 $\pm 0,330$
3. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	1,42 $\pm 0,083$	4,83 $\pm 0,124$	1,23 $\pm 0,016$	3,59 $\pm 0,016$	1,75 $\pm 0,049$	14,46 $\pm 0,380$	1,65* $\pm 0,330$
4. Инъекция раств. Na NO_3	2,37 $\pm 0,125$	4,33 $\pm 0,105$	2,09 $\pm 0,026$	2,24 $\pm 0,026$	1,30* $\pm 0,020$	22,40 $\pm 0,543$	2,80 $\pm 0,160$
5. Инъекция раств. KNO_3	2,63 $\pm 0,125$	4,01 $\pm 0,017$	1,49 $\pm 0,028$	2,53 $\pm 0,028$	1,36 $\pm 0,110$	16,17 $\pm 0,318$	1,32* $\pm 0,000$
6. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,37 $\pm 0,125$	4,99 $\pm 0,071$	1,30 $\pm 0,026$	3,69 $\pm 0,026$	1,64 $\pm 0,055$	14,75 $\pm 0,285$	1,32* $\pm 0,000$
7. Инъекция раств. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	4,63* $\pm 0,125$	2,14* $\pm 0,150$	1,26 $\pm 0,041$	0,89 $\pm 0,041$	1,23* $\pm 0,025$	13,42 $\pm 0,433$	1,19 $\pm 0,130$
8. Инъекция H_2O (контроль)	4,19 $\pm 0,188$	2,56 $\pm 0,190$	1,08 $\pm 0,44$	1,48 $\pm 0,044$	1,25 $\pm 0,030$	11,50 $\pm 0,464$	1,32 $\pm 0,000$

* Разница с контролем недостоверна.

Количество коллоидно связанный воды определяется двумя факторами: фактором емкости, т. е. количеством коллоидных мицелл, способных связывать воду, и фактором напряжения, т. е. интенсивностью, с которой эти мицеллы способны гидратироваться. Последняя измеряется числом граммов воды, связанных одним граммом сухого веса коллоида (так называемое число гидратации).

Общее количество коллоидов в значительной степени может характеризоваться величиной сухого веса листьев. Эта величина была повышенной по сравнению с контролем почти во всех инъецированных листьях (кроме листьев, инъецированных раствором сернокислого аммония).

Причиной повышения сухого веса может быть увеличение интенсивности фотосинтеза инъецированных растворами солей листьев как вследствие наличия в них некоторого водного дефицита, так и вследствие стимулирующего влияния некоторых солей на фотосинтез. Так, Комиссаров (7) отмечал стимулирующее влияние фосфорнокислого кальция на фотосинтез. И в наших опытах 1946 и 1947 гг. отмечено особенно сильное повышение сухого веса в листьях кальциевых вариантов, являющееся, вероятно, следствием возрастания фотосинтеза под влиянием кальциевых солей и большего водного дефицита в этих листьях.

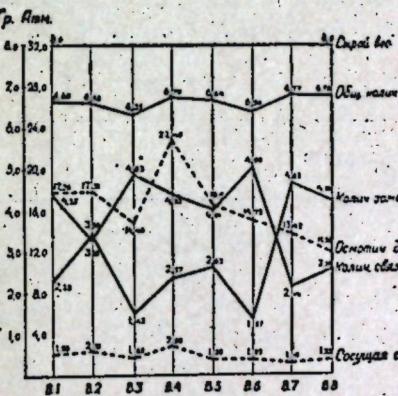


График 1.

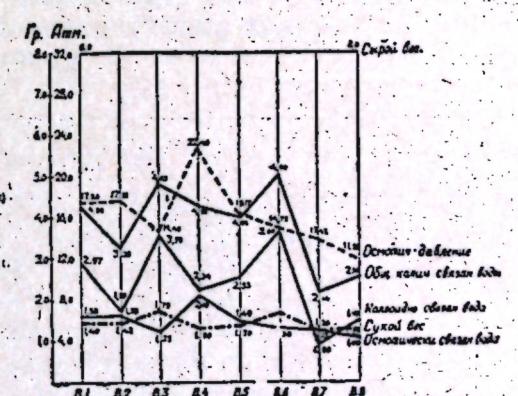


График 2.

Данные таблицы № 4 и график № 2 показывают, что изменения количества коллоидно связанный воды происходят в общем параллельно изменениям величины сухого веса листьев (т. е. количеству коллоидов). Об этом говорит также большая величина коэффициента корреляции между количеством коллоидно связанный воды и сухим весом: $r = +0,80$. (См. таблицу № 5).

Однако в некоторых случаях этот параллелизм нарушается. Например, в листьях, инъецированных раствором фосфорнокислого натрия, наблюдается высокое содержание коллоидно связанный воды, тогда как повышение сухого веса листьев этого варианта не такое значительное, как в листьях кальциевых вариантов. В этом случае, очевидно, доминирует фактор напряжения. Ион натрия обладает высокой гидратирующей способностью и в лиотропном ряду Гофмейстера стоит перед калием и кальцием.

Как указывает Кукса (9), фосфор также способен повышать гидрофильность коллоидов протоплазмы и увеличивать тем самым количество коллоидно связанный воды. Это подтверждается и данными из работы Рихардса и Шин-Шенг-Хана (20), свидетельствующими о наличии положительной корреляции между содержанием

воды и фосфора, причем эта корреляция была более значительной именно в присутствии натрия.

Другое нарушение параллелизма между содержанием коллоидно связанный воды и сухим весом наблюдается в листьях, инъецированных сернокислым аммонием. В этом случае происходит понижение количества коллоидно связанный воды по сравнению с контролем; причем понижение гораздо более сильное, чем это можно было ожидать, судя по сухому весу листьев (табл. № 4, график № 2). Здесь, повидимому, сказывается дегидратирующее действие иона SO_4^{2-} .

Для выявления относительной зависимости содержания коллоидно связанный воды от отдельных факторов, цифровой материал, полученный в опытах с инъекцией в листья фосфатов и нитратов, был подвергнут корреляционному анализу. Полученные данные приведены в таблице № 5, причем принята следующая нумерация сопряженных величин:

количество коллоидно связанный воды	0
осмотическое давление	1
сухой вес пробы	2
сосущая сила	3

Корреляция между содержанием коллоидно связанный воды и некоторыми другими факторами в листьях пшеницы, инъецированных растворами фосфорнокислых и азотнокислых солей. Фаза кущения

Таблица 5

Коэффициенты корреляции

$r_{01} = -0,74$,	$r_{01}(2) = -0,27$
$r_{02} = +0,80$	$r_{02}(1) = +0,50$
$r_{12} = -0,82$	$r_{03}(2) = -0,42$
$r_{03} = -0,76$	$r_{02}(3) = +0,55$
$r_{23} = -0,73$	

Выше уже была отмечена значительная положительная корреляция между количеством коллоидно связанный воды и сухим весом пробы листьев ($r_{02} = +0,80$).

Можно считать, что количество коллоидов возрастает параллельно с увеличением сухого веса листьев. Поэтому можно рассматривать положительную корреляцию между количеством коллоидно связанный воды и сухим весом листьев, как указание на большое значение фактора емкости — количества коллоидов — в определении содержания коллоидно связанный воды в листьях.

К сожалению, абсолютное количество коллоидов в листьях нам осталось неизвестным. Поэтому не могли быть высчитаны и числа гидратации, которые показали бы нам роль второго фактора, фактора напряжения — интенсивности гидратации — в определении содержания коллоидно связанный воды в листьях. Что и этот фактор имел определенное значение, указывает отрицательная корреляция между количеством коллоидно связанный воды и осмотическим давлением клеточного сока ($r_{01} = -0,74$). Повышение осмотического давления должно вести к снижению активности воды, к уменьшению интенсивности гидратации и уменьшению количества коллоидно связанный воды в листьях.

Однако в данном случае более значительную роль играл фактор емкости — количество коллоидов, связанное с сухим весом листьев.

Доказательством этого положения является то, что при элиминации влияния осмотического давления сопряженность количества коллоидно связанный воды с сухим весом листьев остается высокой ($r_{02(1)} = +0,50$) тогда как при исключении влияния величины сухого веса сопряженность количества коллоидно связанный воды с осмотическим давлением сильно снижается ($r_{01(2)} = -0,27$). Интересно, что в последнем случае сопряженность с величиной сосущей силы сохраняется более высокой ($r_{03(2)} = -0,42$).

Далее из цифр таблицы № 5 следует отметить отрицательную корреляцию между величиной осмотического давления и сухим весом пробы листьев ($r_{12} = -0,82$). Это обстоятельство говорит о том, что молекулярно дисперсные вещества, определявшие в основном величину осмотического давления клеточного сока, оказывали малое влияние на сухой вес листьев.

Из данных таблицы № 4 видно, что наибольшее количество коллоидно связанный воды имели листья, инфильтрованные солями кальция, затем — солями натрия, калия, и наименьшее — инфильтрованные сернокислым аммонием. Таким образом, в отношении влияния на содержание коллоидно связанный воды катионы в наших опытах располагаются в следующий ряд:



Интересно сопоставить этот ряд с рядом катионов по числу гидратации:

Число молей воды на моль ионов:	Ca	Na	K	NH_4
	10,0	8,4	4,0	4,4

Из этого сопоставления следует вывод, что гидрофильность поглощенных листьями катионов имела определенное влияние на количество воды, связанный коллоидами инфильтрованных листьев.

В связи с этим отметим, что С. Н. Алешин (3) нашел, что почвы (различных разностей), насыщенные кальцием, имели больше гигроскопической воды, чем почвы, насыщенные натрием.

Данные таблицы № 4 показывают значительное дегидратирующее действие сернокислого аммония (значительное уменьшение количества коллоидно связанный воды по сравнению с контрольными листьями). Подобного рода влияние сернокислого аммония на глобулярные белки показано в недавней работе Д. Л. Талмуда (16), причем в ней отмечается, что дегидратация глобулярного белка уменьшает степень его асимметрии, т. к. глобула начинает приближаться к шарообразной форме. В связи с этим происходит уменьшение растворимости белка и в пределе — коагуляция.

Сосущая сила клеток оказалась повышенной, по сравнению с контролем, в листьях, инъецированных растворами всех фосфорнокислых солей (табл. № 4 и график № 1). В листьях нитратных вариантов повышение сосущей силы наблюдалось лишь в 4-м варианте (инъекция раствора азотнокислого натрия), где это повышение явилось следствием резкого возрастания осмотического давления.

Здесь еще не замечается резкого различия в действии анионов PO_4^{3-} и NO_3^- . Это различие сказывается лишь в отношении изменений сосущей силы клеток в листьях фосфорных и азотных вариантов, а также в отношении содержания коллоидно связанный воды в листьях, инъецированных фосфорнокислым и азотнокислым натрием.

Переходим теперь к рассмотрению тех изменений водного режима листьев, которые произошли в результате подсушивания, следующего непосредственно за инъекцией. Эти изменения показаны в таблице № 6 и на графике № 3,

Естественным следствием подсушивания является понижение количества свободной воды, повышение осмотического давления и сосущей силы в подсущенных листьях по сравнению с неподсушеными.

Изменения водного режима листьев пшеницы под влиянием инъекции растворов солей и подсушивания

Фаза кущения.

Таблица 6

Варианты	Кол-во свободной воды (в гр)	Общее кол-во связан. воды (в гр)	Кол-во осмот. связан. воды (в гр)	Кол-во коллоид. связан. воды (в гр)	Сухой вес навески (в гр)	Осмот. давлен. клеточ. сока (в атм.)	Сосущая сила клеток (в атм.)
1. Инъекция раст. NaH_2PO_4	1,13 ±0,011	4,67 ±0,038	1,76 ±0,022	2,90 ±0,022	1,41 ±0,010	21,90 ±0,260	6,00 ±0,381
2. Инъекция раст. KH_2PO_4	1,66 ±0,066	4,14 ±0,057	1,47 ±0,020	2,68 ±0,020	1,39 ±0,019	18,24 ±0,262	2,61 ±0,249
3. Инъекция раст. $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	0,34 ±0,038	5,17 ±0,055	1,49 ±0,025	3,68 ±0,025	1,63 ±0,017	19,67 ±0,280	7,55 ±0,308
4. Инъекция раст. NaNO_3	0,88 ±0,050	5,05 ±0,095	2,13 ±0,022	2,92 ±0,022	1,25 ±0,022	25,80 ±0,268	6,40 ±0,220
5. Инъекция раст. KNO_3	1,88 ±0,060	3,89 ±0,082	1,32 ±0,022	2,57 ±0,020	1,40 ±0,025	16,40 ±0,255	3,03 ±0,244
6. Инъекция раст. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,46 ±0,037	5,14 ±0,040	1,93 ±0,035	3,21 ±0,035	1,61 ±0,017	24,71 ±0,463	4,75 ±0,242
7. Инъекция раст. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,44 ±0,113	2,48 ±0,115	1,25 ±0,028	1,23 ±0,028	1,28 ±0,019	15,31 ±0,371	2,25 ±0,133
8. Инъекция H_2O (контроль)	2,36 ±0,110	3,55 ±0,111	1,04 ±0,022	2,51 ±0,022	1,28 ±0,023	12,68 ±0,269	2,46 ±0,121

Труднее объяснить некоторое повышение общего количества связанной воды, произошедшее в результате подсушивания. Для объяснения этого явления необходимо проследить изменения количества осмотически и коллоидно связанных вод.

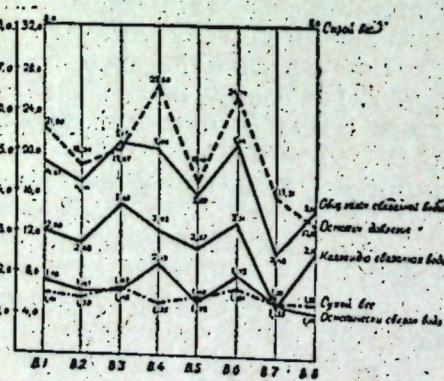


График 3.

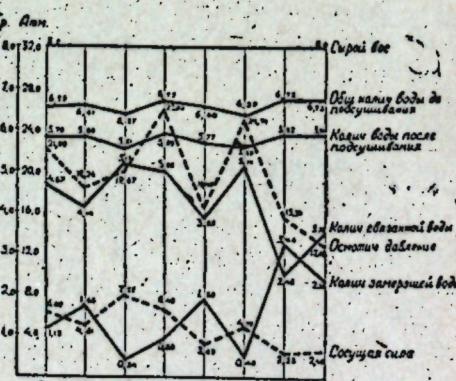


График 4.

Сравнение данных из таблиц № 4 и № 6, а также графиков № 2 и № 4 показывает, что, несмотря на довольно значительное повышение осмотического давления, подсущенные листья содержат в большинстве случаев такое же, а иногда и меньшее, абсолютное

* Разница с контролем недостоверна.

количество осмотически связанный воды, как и неподсушенные. Это обстоятельство объясняется тем, что количество осмотически связанный воды, найденное по формуле Окермана, выражается в процентах от общего запаса воды. Поскольку общий запас воды после подсушивания уменьшается на 12—14% своей первоначальной величины, то естественно, что и абсолютное количество осмотически связанный воды должно получиться меньше, чем это было бы при неизменной величине водного запаса.

Таким образом, изменения количества осмотически связанный воды только в отдельных случаях (1-й, 3-й и 6-й варианты), где повышение осмотического давления и, следовательно, количества осмотически связанный воды было особенно резким, могут объяснить повышение общего количества связанный воды после подсушивания.

Количество коллоидно связанный воды, наоборот, почти во всех варианты оказалось повышенным в подсущенных листьях по сравнению с неподсушеными (исключение составляли только 1-й и 6-й варианты). Особенно сильным было это повышение в листьях контрольного варианта.

Это явление трудно объяснить с точки зрения коллоидной химии, т. к. обезвоживание обычно ведет к уменьшению количества воды, связанный коллоидами. Причину, очевидно, следует искать в биохимических изменениях, имеющих место при подсушивании листьев. Можно предположить, что быстрый переход листьев от состояния полной водонасыщенности к состоянию, граничащему с завяданием, вызвал сдвиг ферментативного равновесия в сторону усиления гидролитической деятельности. На такую возможность указывают Курсанов (10) и Сисакян (15). Усиление гидролитической деятельности должно повести к дезагрегации коллоидных частиц и, следовательно, к повышению количества коллоидно связанный воды.

Следует отметить, что повышение количества связанный воды после обезвоживания отмечалось неоднократно в физиологической литературе. Так, Лебединцева (11) установила, что растения, подвергшиеся почвенной засухе или искусственно завяданию, содержали значительно большее количество связанный воды, чем контрольные. "Недостаток воды в почве повышает водоудерживающую способность клеток растений". "Завядание, как результат сильного обезвоживания, также приводит к повышению водоудерживающей способности клеток, сохраняющейся и после оправления" — пишет она в выводах. Аналогичный вывод можно сделать на основании данных Генкеля (4), который указывает, что у растений закаленных, т. е. перенесших обезвоживание, возрастает количество водорастворимых белков, что ведет к повышению гидрофильности коллоидов протоплазмы.

Посмотрим теперь, какой характер приобретают после подсушки листьев корреляционные связи между показателями водного режима. Эти данные приведены в таблице № 7.

Корреляция между содержанием коллоидно связанный воды и некоторыми другими факторами в листьях пшеницы, инъецированных растворами фосфорнокислых и азотнокислых солей и подсущенных

Фаза кущения.

Таблица № 7

Коэффициенты корреляции

$$\begin{aligned} r_{01}(2) &= +0,36 \\ r_{02}(1) &= +0,52 \\ r_{12} &= +0,11 \end{aligned}$$

$$r_{01}(2) = +0,52$$

$$r_{02}(1) = +0,60$$

Как видно из этой таблицы, положительная связь между количеством коллоидно связанной воды и сухим весом листьев (τ_{02}) наблюдается и у подсушенных листьев, как это имело место у неподсущенных (табл. № 5).

Интересно, что после подсушивания меняется характер связи между количеством коллоидно связанной воды и величиной осмотического давления (τ_{01} и $\tau_{01(2)}$): из отрицательной, каковой она была у неподсущенных листьев (табл. 5), она становится положительной у подсущенных. Положительная корреляция между осмотическим давлением и количеством коллоидно связанной воды в подсущенных листьях может быть объяснена тем, что значительное увеличение количества коллоидно связанной воды в них приводит к увеличению „нерасторяющего объема“ и, вследствие этого, к повышению осмотического давления клеточного сока. Указания на подобного рода зависимость можно найти в работах Калмыкова (6) и Генкеля (4).

Интересно также, что и коэффициент r_{12} стал теперь положительным. Положительная корреляция между осмотическим давлением и сухим весом листьев также может рассматриваться, как указание на роль коллоидов листьев (в основном определяющих величину сухого веса) в повышении осмотического давления клеточного сока.

В этой серии опытов уже ясно заметно различное действие анионов фосфорной и азотной кислот.

При сравнении действия соответствующих фосфорнокислых и азотнокислых солей нетрудно заметить, что листья, инъецированные растворами нитратов (кальция и натрия) имели гораздо более высокое осмотическое давление и количество осмотически связанный воды, чем листья соответствующих фосфатных вариантов. Однако последние имели более высокое содержание коллоидно связанной воды. Это различие особенно ясно показывают диаграммы (графики 5 и 6), построенные на основании средних величин для всех фосфатных и всех нитратных вариантов. Таким образом можно сделать вывод, что в фазе кущения на фоне подсушивания инъекция растворов фосфатов (кальция и натрия) способствует более значительному повышению агрегативной устойчивости коллоидной системы клеток, т. к. вызывает более сильное увеличение количества коллоидно связанной воды, чем инъекция растворов нитратов.

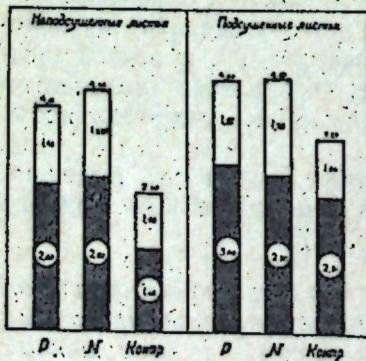


График 5.

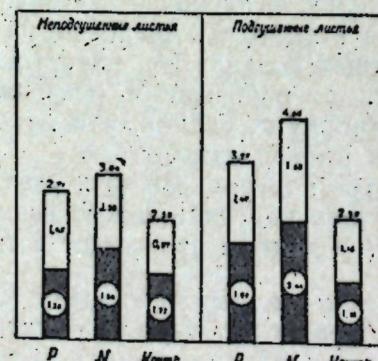


График 6.

Этот вывод вполне согласуется с точкой зрения теории Н. П. Кренке, согласно которой фосфор, ускоряющий старение, должен повышать стойкость молодых растений.

Следует отметить, что как в первой, так и во второй серии наших опытов неблагоприятное влияние оказывала инъекция раствора

сернокислого аммония. Листья этого варианта имели более низкое общее содержание связанный воды и количество коллоидно связанный воды. Как уже упоминалось выше, это обстоятельство объясняется, повидимому, дегидратирующим действием иона SO_4^{2-} .

Не дала хороших результатов также и инъекция калийных солей. Общее количество связанный воды и количество коллоидно связанный воды в листьях этих вариантов было, правда, выше контроля, но значительно ниже, чем в листьях натриевых и кальциевых вариантов. Это можно объяснить меньшим гидратирующим действием калия по сравнению с натрием. Рихардс и Шин-Шенг-Хан (20) установили даже наличие отрицательной корреляции между водой и калием. Вместе с тем, в листьях калийных вариантов не наблюдалось столь сильного повышения сухого веса, а, следовательно, и общего количества гидрофильных коллоидов, как в листьях кальциевых вариантов.

Переходим теперь к опытам, проведенным с растениями в фазе колошения.

Изменения водного режима, происшедшие в листьях этих растений под влиянием инъекции солей, показаны в таблице № 8 и графиках № 7 и № 8.

Так же, как и в фазе кущения, следует отметить прежде всего повышение осмотического давления в инъецированных растворами всех солей листьях по сравнению с контролем. Это повышение в отдельных случаях (4-й, 1-й и 2-й варианты) достигает очень значительных размеров, превышая почти вдвое соответствующую величину контрольного варианта. Так же во всех вариантах, кроме 7-го, повышенено, по сравнению с контролем, общее содержание связанный воды.

Изменения водного режима листьев пшеницы под влиянием инъекции растворов солей

Фаза колошения.

Таблица № 8

Варианты	Кол-во свободной воды (в гр)	Общее кол-во связан. воды (в гр)	Кол-во осмот. связан. воды (в гр)	Кол-во колл. связан. воды (в гр)	Сухой вес навески (в гр)	Осмот. давлен. клеточ. сока (в атм.)	Сосудистая сила клеток (в атм.)
1. Инъекция раств. NaH_2PO_4	2,80 ±0,093	2,83 ±0,114	1,58 ±0,033	1,25* ±0,033	2,37 ±0,0407	20,29 ±0,262	3,70 ±0,262
2. Инъекция раств. KH_2PO_4	3,25 ±0,112	2,39* ±0,106	1,51 ±0,010	0,87 ±0,010	2,36 ±0,033	19,38 ±0,149	3,37 ±0,346
3. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	2,32 ±0,105	2,90 ±0,133	1,22 ±0,014	1,67 ±0,014	2,78 ±0,062	16,88 ±0,186	2,43* ±0,131
4. Инъекция раств. NaNO_3	2,65 ±0,100	3,17 ±0,140	1,71 ±0,017	1,46 ±0,017	2,18* ±0,046	21,18 ±0,149	4,36 ±0,402
5. Инъекция раств. KNO_3	3,30 ±0,094	2,50 ±0,099	1,30 ±0,014	1,20* ±0,014	2,20 ±0,020	16,16 ±0,173	1,78* ±0,174
6. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	2,00 ±0,137	3,45 ±0,109	1,14 ±0,014	2,33 ±0,014	2,55 ±0,038	15,14 ±0,185	1,95* ±0,082
7. Инъекция раств. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,85* ±0,100	1,97* ±0,109	1,09 ±0,010	0,87 ±0,010	2,18* ±0,029	13,61 ±0,099	1,52 ±0,115
8. Инъекция H_2O (контроль)	3,70 ±0,093	2,20 ±0,100	0,97 ±0,014	1,22 ±0,014	2,10 ±0,030	11,51 ±0,319	2,21 ±0,147

*) Разница с контролем недостоверна.

Особенно высокое содержание связанной воды в этой фазе наблюдалось в листьях, инъецированных азотнокислым кальцием и натрием.

Количество осмотически связанный воды, как это видно из графика № 8, изменяется соответственно осмотическому давлению.

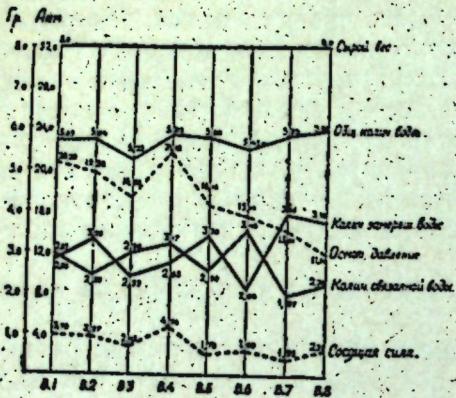


График 7.

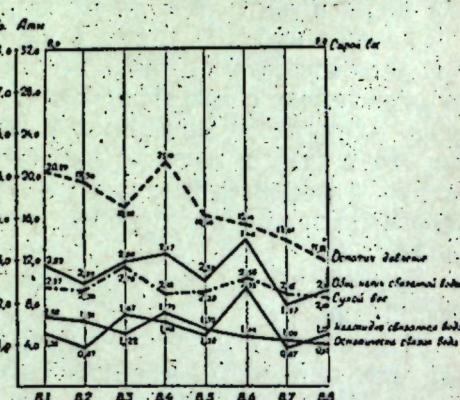


График 8.

Изменения количества коллоидно связанных вод происходят в общем соответственно изменениям сухого веса, отклоняясь, однако, от них в листьях, инъецированных растворами азотнокислого натрия и сернокислого аммония.

В листьях, инъецированных азотнокислым натрием, при невысоком сухом весе наблюдалось довольно значительно повышенное количество коллоидно связанных вод. Это объясняется гидратирующим действием натрия, о котором уже говорилось выше; однако в фазе колошения это действие оказывается значительно слабее, чем в фазе кущения, а при инъекции фосфорнокислого натрия — совершенно не оказывается. Очевидно, повышение гидратации коллоидов стареющих клеток уже не может происходить в такой сильной степени, как это было в молодых клетках. Это подтверждается также тем обстоятельством, что калий, обладающий меньшей гидратирующей способностью, — а по данным Рихардса и Шин-Шенг-Хана, даже проявляющий отрицательную корреляцию с водой —, вызывал в фазе колошения понижение количества коллоидно связанных вод, по сравнению с контролем (особенно фосфорнокислый калий).

Корреляционные связи между показателями водного режима листьев в фазе колошения приведены в таблице № 9.

Корреляция между содержанием коллоидно связанных вод и некоторыми другими факторами в листьях пшеницы, инъецированных растворами фосфорнокислых и азотнокислых солей

Фаза колошения.

Таблица 9

Коэффициенты корреляции:

$$\begin{aligned} r_{01} &= -0,70 \\ r_{02} &= +0,38 \\ r_{12} &= -0,61 \\ r_{03} &= -0,58 \\ r_{23} &= -0,67 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} r_{01(2)} &= -0,64 \\ r_{02(1)} &= -0,09 \\ r_{03(1)} &= -0,50 \\ r_{02(3)} &= +0,05 \end{aligned}$$

По сравнению с фазой кущения (табл. № 5) следует отметить более слабо выраженную (хотя и положительную) корреляцию между количеством коллоидно связанных вод и сухим весом листьев. Характер связи с величиной осмотического давления остается тем же, что и в предыдущей фазе. Есть даже основания считать, что в фазе колошения интенсивность гидратации играла более значительную роль в определении количества коллоидно связанных вод, чем количество коллоидов в листьях: при элиминации влияния сухого веса сопряженность количества коллоидно связанных вод с осмотическим давлением изменяется мало ($r_{01} = -0,70$, $r_{01(2)} = -0,64$), тогда как элиминация влияния осмотического давления ведет к потере связи количества коллоидно связанных вод с сухим весом ($r_{02(1)} = -0,09$).

В этой фазе сразу же заметно различное влияние анионов, которое здесь доминирует над влиянием катионов.

Листья, инъецированные растворами нитратов, имели значительно более высокое общее содержание связанных вод и количество коллоидно связанных вод, чем листья, инъецированные растворами соответствующих фосфорнокислых солей.

Листья, инъецированные растворами фосфатов, занимают среднее место по большинству показателей и, хотя стоят несколько выше листьев нитратных вариантов по количеству осмотически связанный вод и по величине сосущей силы, но по основному признаку, определяющему стойкость коллоидной системы клетки — количеству коллоидно связанных вод, приближаются к контролю (график 6), а при инъекции фосфорнокислого калия количество коллоидно связанных вод оказалось даже значительно ниже контроля (табл. № 8, график № 8).

Более благоприятное влияние нитратов в этой фазе также вполне согласуется с теорией Кренке, согласно которой азот, замедляющий старение, должен повышать стойкость стареющих растений.

Листья, инъецированные раствором сернокислого аммония, также как и в фазе кущения, имели пониженное, по сравнению с контролем, общее содержание связанных вод, количество коллоидно связанных вод и сосущую силу. Несколько повышенное содержание осмотически связанных вод находится в связи с повышением осмотического давления.

Различное действие фосфатов и нитратов проявилось еще более резко на фоне подсушивания листьев, как это можно видеть из таблицы № 10, графиков № 6, 9 и 10.

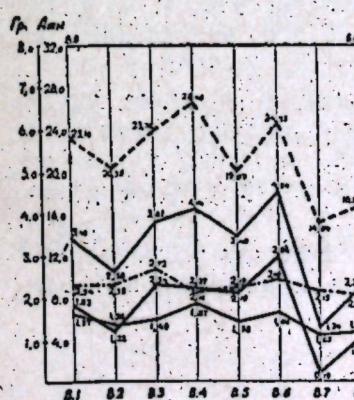


График 9.

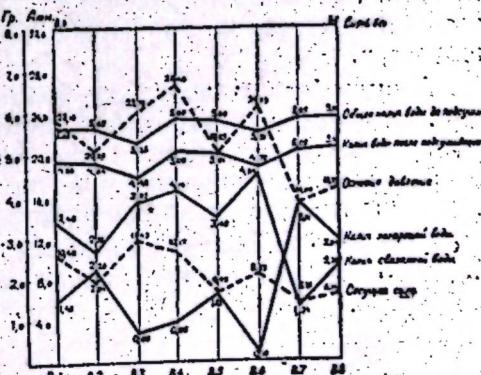


График 10.

Изменения водного режима листьев пшеницы под влиянием инъекции растворов солей и подсушивания. Фаза колошения

Таблица 10

Варианты	Кол-во свободной воды (в гр)	Общее кол-во связанной воды (в гр)	Кол-во осмот. связан. воды (в гр)	Кол-во колloid. связан. воды (в гр)	Сухой вес на-вески (в гр)	Осмот. давлени. клеточ. сока (в атм)	Сосущая сила клеток (в атм.)
1. Инъекция раств. NaH_2PO_4	1,46 $\pm 0,033$	3,40 $\pm 0,041$	1,57 $\pm 0,014$	1,83 $\pm 0,014$	2,34 $\pm 0,030$	23,16 $\pm 0,205$	10,48 $\pm 0,250$
2. Инъекция раств. KH_2PO_4	2,26 $\pm 0,037$	2,58 $\pm 0,048$	1,36 $\pm 0,022$	1,22 $\pm 0,022$	2,35 $\pm 0,020$	20,39 $\pm 0,341$	7,84 $\pm 0,252$
3. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	0,66 $\pm 0,025$	3,82 $\pm 0,029$	1,48 $\pm 0,017$	2,34 $\pm 0,017$	2,72 $\pm 0,020$	23,78 $\pm 0,264$	11,43 $\pm 0,307$
4. Инъекция раств. NaNO_3	0,95 $\pm 0,059$	4,14 $\pm 0,067$	1,87 $\pm 0,017$	2,27 $\pm 0,017$	2,11* $\pm 0,030$	26,40 $\pm 1,88$	10,17 $\pm 0,344$
5. Инъекция раств. KNO_3	1,53 $\pm 0,023$	3,48 $\pm 0,025$	1,38 $\pm 0,014$	2,10 $\pm 0,014$	2,19 $\pm 0,020$	19,83 $\pm 0,221$	6,42* $\pm 0,354$
6. Инъекция раств. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,16 $\pm 0,035$	4,54 $\pm 0,039$	1,60 $\pm 0,014$	2,94 $\pm 0,014$	2,49 $\pm 0,023$	24,33 $\pm 0,264$	8,13 $\pm 0,304$
7. Инъекция раств. $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,81 $\pm 0,089$	1,24 $\pm 0,095$	1,05 $\pm 0,010$	0,19 $\pm 0,010$	2,15* $\pm 0,029$	14,94 $\pm 0,129$	5,29 $\pm 0,289$
8. Инъекция H_2O (контроль)	2,84 $\pm 0,026$	2,26 $\pm 0,039$	1,16 $\pm 0,008$	1,10 $\pm 0,008$	2,10 $\pm 0,029$	16,33 $\pm 0,174$	6,14 $\pm 0,378$

Следует прежде всего отметить, что одновременно с уменьшением количества свободной воды и повышением осмотического давления и сосущей силы в результате подсушивания произошло повышение общего количества связанной воды, отмеченное нами в фазе кущения.

Инъекция растворов нитратов привела к значительно большему повышению общего количества связанной воды, чем инъекция растворов фосфатов (график 6).

Листья, инъецированные растворами нитратов, в этой серии опытов имели значительно большее количество коллоидно и осмотически связанной воды, чем листья, инъецированные растворами фосфатов, причем это количество значительно возросло в подсушенных листьях по сравнению с неподсушеными. В фазе кущения инъекция нитратов на фоне подсушивания этого возрастания не вызывала.

Таким образом, азот, как фактор, замедляющий старение растений, оказывал благоприятное влияние в отношении повышения стойкости коллоидной системы клеток стареющих растений, тогда как на растения, находящиеся еще на восходящей ветви кривой развития, аналогичное действие оказывал фосфор.

Данные о характере корреляционных связей между показателями водного режима листьев после подсушивания приведены в таблице № 11.

Корреляций между содержанием коллоидно связанной воды и некоторыми другими факторами в листьях пшеницы, инъецированных растворами фосфорнокислых и азотнокислых солей и подсушенных. Фаза колошения

Таблица 11

Коэффициенты корреляции	
$r_{01} = + 0,62$	$r_{01(2)} = + 0,26$
$r_{02} = + 0,58$	$r_{02(1)} = + 0,16$
$r_{12} = + 0,77$	

Изменения корреляционных связей после подсушивания происходят в этом случае в том же направлении, как и в фазе кущения: сохраняется положительная связь между количеством коллоидно связанной воды и сухим весом листьев (r_{02}), меняется характер связи между количеством коллоидно связанной воды и величиной осмотического давления (отрицательная корреляция превращается в положительную), меняется также характер связи между осмотическим давлением и сухим весом, причем коэффициент корреляции приобретает в этом случае более значительную величину, чем в фазе кущения ($r_{12} = + 0,77$).

Сравнение данных, характеризующих состояние водного режима листьев в обеих фазах (диагр. № 1 и № 2), дает возможность отметить, что происходящее в связи со старением понижение общего количества связанной воды и количества коллоидно связанной воды (зависящее от понижения степени гидратации стареющих коллоидов) проявляется в инъецированных растворами нитратов и подсушенных листьях значительно слабее, чем в инъецированных фосфатами и контрольных. Это иллюстрируется данными из таблицы № 12.

Возрастное понижение количества связанной воды в листьях пшеницы (в % от первоначального количества — в фазе кущения).

Таблица 12

	Листья, инъециров. растворами фосфатов	Листья, инъециров. растворами нитратов	Контрольные листья
Общее кол-во связан. воды	30%	14%	36%
Кол-во колloidно связан. воды	42%	16%	56%

Это обстоятельство является новым доводом, говорящим о благоприятном влиянии азотных солей на коллоидную систему клеток стареющих растений в условиях обезвоживания.

IV. Выводы

На основании результатов наших исследований и приведенных литературных данных оказалось возможным сделать следующие выводы.

1. Общее количество воды оказалось несколько пониженным, по сравнению с контролем, в листьях, инъецированных растворами

* Разница с контролем недостоверна.

фосфатов и большинства нитратов (кроме азотокислого натрия). Причиной этого, повидимому, является электроосмотическое выхождение воды из клеток вследствие временно возникшей поляризации.

2. Осмотическое давление клеточного сока оказалось повышенным, по сравнению с контролем, в листьях, инъецированных растворами фосфатов и нитратов.

3. Количество связанный воды оказалось повышенным, по сравнению с контролем, в листьях, инъецированных растворами фосфатов и нитратов, что является, очевидно, следствием повышения осмотического давления, а также следствием некоторого увеличения общего количества коллоидов (при применении кальциевых солей) и повышения степени гидратации коллоидов (при применении натриевых солей).

В фазе кущения более выгодные изменения водного режима в подсушенных листьях, способствующие большему повышению агрегативной устойчивости коллоидной системы клеток (большее увеличение общего количества связанный воды и, в особенности, количества коллоидно связанный воды) дали фосфаты, по сравнению с нитратами. Это обстоятельство вполне согласуется с точкой зрения теории циклического старения и омоложения, выдвинутой Н. П. Кренке, согласно которой фосфор, как фактор, ускоряющий старение, должен повышать стойкость молодых растений против неблагоприятных внешних условий.

5. В фазе колошения более выгодные изменения водного режима в подсушенных листьях вызывали, наоборот, нитраты.

С точки зрения теории Кренке вполне понятно, что на стареющие растения оказывал более благоприятное влияние азот, замедляющий старение.

6. Связанное со старением понижение количества коллоидно связанный воды происходило менее резко в листьях, инъецированных растворами нитратов, по сравнению с контрольными и инъецированными растворами фосфатов. Это еще раз подтверждает вывод о благоприятном влиянии азота на стареющие растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. М.—Вода в растении. Уч. зап. КГУ, т. 101, кн. 1, 1941.
2. Алексеев А. М. и Гусев Н. А.—Влияние фосфатов на водный режим листьев пшеницы в условиях недостаточного водоснабжения. Известия КФАН, № 1, 1949.
3. Алешин С. И.—К вопросу адсорбции воды в почве. Сборник Физика почв в СССР*. 1936.
4. Генкель П. А.—Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. ин-та физ. раст., т. V, вып. I, 1946.
5. Демиденко Т. Т. и Баринова Р. А.—Влияние удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе. Изв. АН, № 2, 1937.
6. Калмыков К. Ф.—Осмотическое давление клеточного сока у предпосевно-закаленных и яровизированных растений. Уч. зап. Перм. Гос. Ун-та, т. II, вып. 4, 1936.
7. Комиссаров Д. А.—Влияние катионов и анионов минеральных солей на фотосинтез у высших растений. Тр. Ин-та физ. раст., т. I, вып. 2, 1937.
8. Кренке Н. П.—Теория циклического старения и омоложения растений. Сельхозгиз, 1940.
9. Кука И. Н.—Влияние минерального питания на зимостойкость и урожай озимой пшеницы. Хим. соц. земл., № 1, 1939.
10. Курсанов А.—Сборник «Биохимия чайного производства». I, 1935.
11. Лебединцева Е. В.—Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. XXIII, 1929—30.
12. Минина Е. Г., Игрицкая Е. Б., Мацкевич П. П., Грамматиков О. Г. и Еремич Д. А.—Возрастные изменения растений в разных условиях влажности среды. Тр. Ин-та физ. раст., т. IV, в. 2, 1945.
13. Новогрудский Д. М.—К познанию водного режима однолетних злаков. Рукопись, 1946.
14. Семакин К. С.—Влияние зольных элементов и азота на стойкость растений к засухе и морозу. Эксп. ботан., вып. 3, 1938.
15. Сисякан Н. М.—Направленность ферментативного действия, как признак засухоустойчивости культурных растений. Биохимия, т. II, в. 4, 1937.
16. Талмуд Д. Л.—Структурные превращения белковых молекул. Совещание по белку. Изд. АН СССР, 1948.
17. Удольская Н. Л.—К вопросу об изучении элементов минерального питания, как факторов, изменяющих засухоустойчивость растений. ДАН, т. II, № 1, 1934.
18. Чешева З. П.—Методы определения связанный воды. Изв. Гос. н.-и. ин-та колл. химии, в. 2, 1934.
19. Beppet-Clark T. A. and Beton D.—Water Relations of plant cells IV Diffusion effects observed in plasmolysed tissues. New Physiologist, vol. 45, № 1, 1946, p. 5—17.
20. F. Y. Richards and Shin-Sheng-Han. Physiological Studies in plant nutrition. X Water content of barley leaves as determined by the interaction of potassium with certain other nutrient elements. Annals of Botany, № 5, vol. 4, № 15, 1940.

В. И. БАРАНОВ

К ИСТОРИИ ЛЕСОВ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ

1. Ископаемая флора из верхне-третичных отложений Татарской АССР и опыт восстановления доледниковых растительных ландшафтов

Растительный покров любой территории исторически обусловлен, он сложился в ряде последовательных закономерных перестроек в связи с изменением условий существования. С особенной очевидностью эти изменения в развитии растительного покрова выступают при охвате больших промежутков времени геологического масштаба или же в моменты резкой смены климатических условий. Об этапах развития растительности свидетельствуют сохранившиеся в пластах земной коры остатки животных и растений прежних геологических эпох. Геологическая свита напластований является подробной летописью событий, происходивших во время осадкообразования. По ней мы восстанавливаем историю развития животного и растительного мира, границы и соленость прежде бывших морей и делаем довольно точные заключения о климатической обстановке.

Для большинства стран северного полушария, располагающихся сейчас в умеренной зоне, особенно резкие смены климатических условий происходили в конце так называемого третичного периода, предшествовавшего четвертичному или современному периоду, в конце которого мы живем.

Начало четвертичного периода ознаменовалось сильным понижением температуры и образованием сплошных ледяных покровов на севере Евразии. Этот климатический сдвиг создал очень тяжелые условия для существования растений и животных. Пышная третичная растительность вымирает и сменяется более бедной, но, вместе в тем и более холодостойкой растительностью, которая сформировалась в результате приспособления и отбора более умеренных элементов третичных флор, населявших до того Сибирь и горы Евразии. Таким образом, современный растительный покров умеренных стран северного полушария в окончательных чертах сформировался в послеледниковое время, но материал для формирования был получен из тех третичных флор, которые оказались более устойчивыми к климатическим сменам. Вполне понятно, что для уяснения истории развития растительного покрова в его целом, особенно для познания исходных стадий его современного облика, чрезвычайно большое значение имеет конец третичного периода, который предшествовал ледниковой фазе. Этот предледниковый этап третичного периода получил название плиоцен. С характеристики плиоценового времени мы должны начинать историю современного растительного покрова, в частности, историю лесной растительности нашего края.

К сожалению, наши сведения о растительности плиоцене на территории Советского Союза весьма ограничены, особенно для Волжско-Камского края, и значительно уступают сведениям о более ранних этапах третичного периода, давших немало местонахождений с остатками ископаемой флоры. Так самый ранний этап третичного периода — палеоцен охарактеризован очень богатой субтропической фло-рой, найденной в Поволжье (Камышин) Мурчисоном; позднее сходная флора была обнаружена в Мугоджах А. Н. Криштофовичем. Следующий этап — эоцен представлен ископаемым комплексом тро-тического характера из окрестностей Киева, описанный в 1884 году И. Ф. Шмальгаузеном. Для середины третичного периода (олигоцен) имеется много местонахождений, позволяющих составить вполне отчетливое представление не только о составе флоры, но и о распределении ее в пространстве. А именно: местонахождения, располагающиеся на западе в пределах Украины, главным образом по пра-вобережью Днепра, а также в Курской области (Тим и Молотычи), характеризуют флоры с участием вечнозеленых растений, имеющих родственные связи в субтропических областях; наоборот, растения из восточных местонахождений, главным образом, из Приаралья до Дальнего Востока, включительно, принадлежат к листопадному типу умеренного климата. Первый теплолюбивый западный вариант А. Н. Криштофович называет полтавской флорой, второй — турагай-ской флорой. Нижний отдел второй половины — миоцен как раз характеризуется усиленной миграцией умеренных листопадных ра-стений с востока на запад, при чем в середине миоцена они дости-гают крайних западных пределов, доходя до берегов Атлантики. В плиоцене на всем протяжении Евразии от берегов Балтики до вод Тихого океана устанавливается сравнительно однообразный ха-рактер растительности; здесь в удивительно тесном контакте ужива-лись растения, свойственные сейчас только Дальнему Востоку или Европе, а некоторые — только лесам Северной Америки. При дви-жении с севера на юг этот растительный покров разнообразного флористического состава обнаруживал, однако, зональные смены с более богатой растительностью на юге и более бедной на севере.

Вполне понятно, что изучение этих доледниковых плиоценовых зон растительного покрова представляет исключительный интерес для познания тех изменений, которые происходили в ледниковые и межледниковые периоды и постепенно привели к современному со-ставу флоры и к современным фитоценозам, составляющим расти-тельный покров страны. Не довольствуясь весьма ограниченной па-леоботанической документацией, исследователи пытаются найти пережитки прошлого в составе современной флоры. Таким образом устанавливаются реликты, иными словами, "живые ископаемые" (Козо-Полянский, 1936) — растения, уцелевшие от прежних эпох в составе современной флоры. Эти, пережившие своих близких родичей "ста-рички", могут иметь различный возраст: одни сохранились с третич-ного времени (третичные реликты), другие засели здесь в леднико-вое время (ледниковые реликты).

В русской ботанико-географической литературе, начиная с работ основателя казанской геоботанической школы — Сергея Ивановича Коржинского, впервые поставившего проблему реликтов в составе наших лесов, всегда уделялось большое внимание этому вопросу. Советские флористы поставили проблему реликтов во весь рост. Вопросам палеофитогеографии посвящены два больших тома "Мате-риалов по истории флоры и растительности СССР" (1941—1947).

Изучению реликтовой флоры Поволжья в этом издании посвящена только статья И. И. Спрыгина, одного из ближайших учеников про-

фессора А. Я. Гордягина. В этой статье "Реликтовые растения По-волжья" Спрыгин пытается восстановить некоторые детали в долед-никовой и последниковой истории края, однако, слабая палеобота-ническая оснащенность наших сведений для конца третичного вре-мени не дает ему полной уверенности в правильной интерпретации фактов. Вполне естественно, что при таком положении всякая на-ходка в области плиоценовой флоры приобретает большой теорети-ческий интерес. Подобного рода находки также имеют большое зна-чение для геологического познания третичных отложений, в част-ности, для установления стратиграфии или возрастных отличий от-дельных напластований третичных отложений.

Ряд находок с остатками растений, относимых к самому концу плиоцена, был сделан в низовом Поволжье П. А. Никитиным (1933), который предполагает, что черные глины, завершающие акчагыльские слои (средний плиоцен под Сызранью), могут отвечать концу акчагыла и, следовательно, должны соответствовать таежной фазе, установлен-ной им для центральной черноземной области.

В черных глинах, завершающих акчагыльские слои под Сызранью в Студенецком овраге, Никитиным найдены: пихта (*Abies* sp.), ель (*Picea* sp.) и сосна (*Pinus* sp.), представленная пыльцой двух типов. К самым верхам плиоцена (нижнечетвертичная эпоха Борисяка) от-носит он ископаемый комплекс лигнитов у села Кривоборья на ле-вом берегу Дона, выше Воронежа, где обнаружены: *Brasenia tuber-culata*, *Aldrovanda vesiculosa*, *Nuphar canaliculatum*, *Eriogemum crassum*, *Sparganium noduliferum*, *Hypéricum quadrangulum*, *Ajuga*, *Salvinia*, че-тыре вида ивы, ольха, сосна и ель.

В приложенной к работе стратиграфической схеме в предакчагыльское время отмечается некоторое похолодание, акчагыльский ландшафт характеризуется как теплая лесостепь, которая в конце акчагыла сменяется таежной фазой, характерной для времени апше-ронских осадков.

Весьма ограничены по количеству найденных растительных остат-ков и другие ископаемые флоры плиоцена, как из ближайших мест, так и из более или менее удаленных от Поволжья пунктов. Так, в серии плиоценовых глин Прикамья, изученных А. В. Миртовой, пыльцевыми анализами установлено наличие пыльцы хвойных (ель, сосна, тсуга) и широколиственных пород, в том числе некоторых сравнительно теплолюбивых. Более характерный материал приводится А. Н. Криштофовичем с реки Ваенги в бассейне Северной Двины, из глинистых отложений, датируемых им как самые верхи плиоцена, и даже, быть может, относящихся к доледниковой фазе четвертич-ного периода. Пыльцевым анализом здесь (И. М. Покровская) были определены: сосна (*Pinus* sp.), ель (*Picea* sp.), береза (*Betula* sp.), ольха (*Alnus* sp.), орешник (*Corylus* sp.), липа (*Tilia* sp.); среди крупных ос-татков листьев А. Н. Криштофовичем указывается: папоротник — оноклея (*Onoclea sensibilis* L.), ольха, береза и тополь (*Populus Nigra* Chaney).

Приведенный нами материал с достаточной очевидностью подчер-кивает необходимость настойчивых поисков для плиоцена, поэтому особенно цены находки, сделанные в 1947 году в верхне-третичных (плиоценовых) отложениях Татарии. Наиболее богатый ископаемый комплекс обнаружен в Рыбной Слободе на Каме (свыше 250 отпечатков), значительно меньший — в Татарском Бурнашеве на реке Свияге (17 отпечатков).

Третичные отложения Поволжья представлены преимущественно морскими осадками акчагыльского и апшеронского морей, которые являются последовательными фазами развития Каспийского бассейна.

Акчагыльское время соответствует среднему плиоцену, северный залив акчагыльского моря доходил до Камы. Апшеронское время соответствует верхнему плиоцену и апшеронские осадки достигали северных пределов низового Поволжья. Однако, кроме морских отложений в пределах Поволжья имеются участки с выходами третичных пресноводных отложений, очень слабо охарактеризованных ископаемой флорой и фауной. Один из участков таких пресноводных верхнетретичных отложений известен в среднем Поволжье под названием „кинельской свиты“. Её предположительно относят к низам среднего плиоцена, считая, что она доакчагыльского возраста. Другой участок с выходами пресноводных песчано-глинистых напластований был отмечен в 1913 году В. А. Чердынцевым между Рыбной Слободой и Горицами на Каме. Позднее (1917) этот пункт был подробно описан совместно с М. Э. Ноинским, причем указано, что в нижних горизонтах этой свиты в плотных серых глинах залегает слой с конкрециями, содержащими остатки двудольных растений. В 1937 г. во время совместной экспедиции В. И. Баранова и Е. И. Тихвинской удалось собрать здесь несколько конкреций с отпечатками вяза и липы, которые и были отосланы в Ленинград знатоку ископаемой флоры действительному члену Украинской Академии наук А. Н. Криштофовичу, который и подтвердил предварительное определение; однако, небольшое число отпечатков не создало побудительных стимулов для изучения этой флоры.

В начале июня 1947 года во время экспедиционных работ по изучению болот и торфяников Татарской АССР, проездом через Рыбную Слободу, были осмотрены оползни в овраге около Гориц. В одном из оползней обнаружены конкреции, содержащие богатые растительные остатки. В результате раскопок, которые здесь проводились студенткой Т. Д. Мамлиной, в течение лета удалось собрать большую коллекцию отпечатков и взять образцы из различных слоев третичной свиты для пыльцевого анализа. Геолог В. А. Полянин, доцент Казанского гос. университета, посетивший этот пункт в конце июня, составил описание плиоценовых отложений применительно к современному состоянию обнажения, а приехавший из Чистополя ботаник В. Д. Авдеев, вместе с сопровождавшими его выпускниками средней школы, так энергично двинули раскопки, что мы скоро дошли до конца слоя, содержащего конкреции; из-за трудности земляных работ дальнейшие поиски пришлось прекратить до будущего года, когда овражная эрозия, возможно, вскроет новый участок оползня. Одновременно В. Д. Авдеев выполнил ряд фотоснимков местности и отдельных отпечатков растений. Другая часть снимков была выполнена Н. А. Гусевым, старшим научным сотрудником Казанского филиала Академии наук.

Во время обработки коллекции в нашей лаборатории появился доцент В. А. Полянин с довольно хорошими отпечатками растений, собранными им в третичных песчаниках около Татарского Бурнашева на реке Свияге. Перспектива иметь в своем распоряжении материал из другого местонахождения была слишком соблазнительной, да и характер отпечатков был несколько иной. Несмотря на трудность подступов к Бурнашеву (15 километров пешком от Пустых Морковаш), мы сделали туда две экспедиции, давших, однако, не более 17 отпечатков. После просмотра всех сборов лучшие отпечатки были зарисованы и сведены в общий атлас (19 таблиц, вместивших 205 фигур). Те, что доступны — сфотографированы для лучшей документации. Произведены пыльцевые анализы образцов из отложений, при чем глинистые слои из Рыбной Слободы оказались с довольно богатой пыльцевой и споровой флорой.

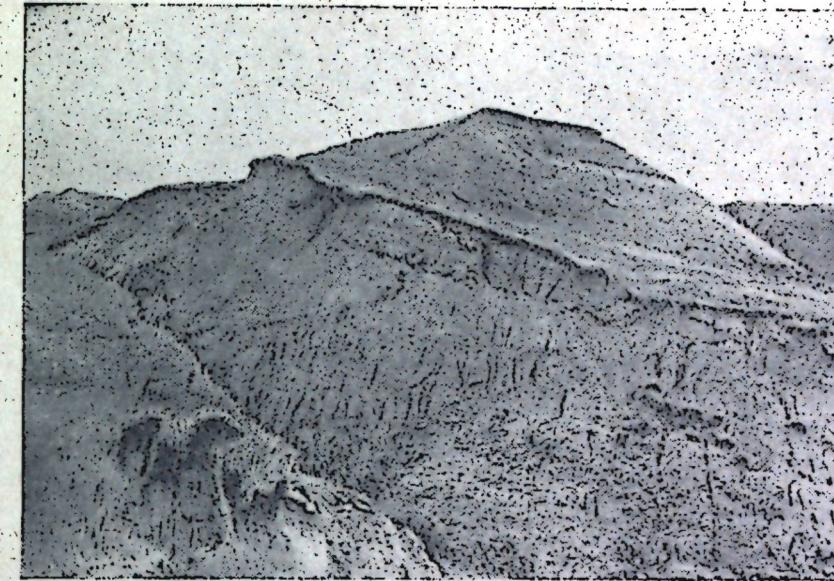


Рис. 1. Обнажение в вершине оврага у Рыбной Слободы, вскрывающее темносерые плотные глины, подстилающие верхний комплекс тонко-зернистых песков.

Фото В. Д. Авдеева.



Рис. 2. Общий вид средней части оврага между Рыбной Слободой и Горицами. Обнажение № 105, на котором вскрываются слои с конкрециями сидерита, содержащими растительные остатки.

Фото В. Д. Авдеева.

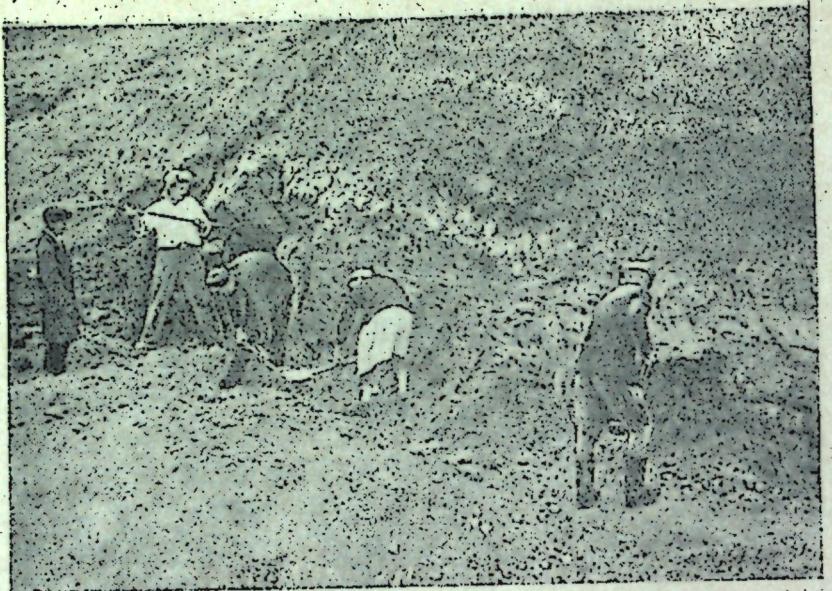


Рис. 3. За работой по откапыванию конкреций сидерита, содержащих растительные остатки.

Фото В. Д. Авдеева.

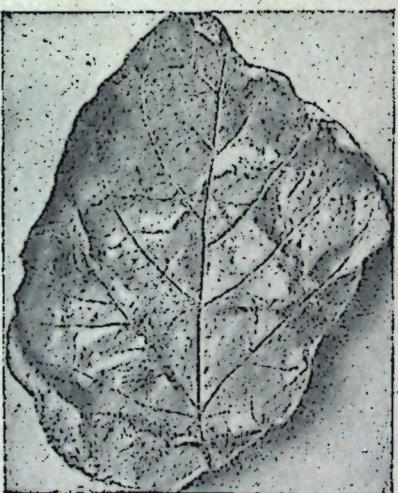


Рис. 4. Листовой отпечаток тополя (*Populus balsamoides* Goepp.), совпадающий с границами конкреции.

Фото Н. А. Гусева.

Для окончательной обработки материала пришлось сделать выезд в Ленинград (29.X—21.XI) и при ближайшем любезном содействии А. Н. Криштофовича установить с достаточной точностью систематический состав всей флоры.

Результаты пыльцевого анализа, выполненные сотрудником Казанского филиала Академии наук И. М. Васильевой, по сделанным рисункам были проверены в лаборатории И. М. Покровской (Ленинград, ВСЕГЕИ).

Большой интерес представляет самая форма сохранности растительных остатков в данном ископаемом комплексе: они заключены в овально сплющенные, на подобие больших лепешек, конкреции сидерита довольно плотной консистенции. Для получения отпечатков необходимо разбить конкреции в горизонтальной плоскости, при этом не более 20—30 из ста конкреций содержат растительные остатки. Таким образом для получения 250 отпечатков нам пришлось откопать, извлечь, разбить не менее 1000 конкреций. Трудность работы усугублялась еще тем обстоятельством, что конкреции залегали в самом нижнем горизонте обнажения и для добычи их приходилось удалять верхний слой.

Строение обнажения, данное в полевом журнале В. А. Поляниным (обнажение № 104), представляется в следующем виде:

1. Глины темносерые, жирные, плотные, с мелкими листочками слюды; видимая мощность 0,13 м.
2. Пески тонкозернистые, кварцевые, рыжеватые, косвенно-слоистые; видимая мощность 0,1 м.
3. Глины темносерые, алевритовые, слюдистые, пластичные; видимая мощность 0,1 м.
4. Пески мелкозернистые, тонкослоистые, кварцевые, слюдистые, неравномерно окрашенные, в общей массе темные, с тонкими ржавожелтыми прослойками и мелкими конкрециями нацело измененного сидерита; видимая мощность 0,5 м.
5. Глины зеленовато-серые в тонком прослаивании с песком (тонкозернистым, кварцевым), пески ржавожелтые, иногда образуют линзочки; глины пластичные, слюдистые; в глинах встречаются конкреции и тонкие прослойки глинистого сидерита. Конкреции слегка уплощены, размером до 0,15 м; с поверхности покрыты ржавотемной корочкой гидроксида железа, внутри плотны, с роговистым изломом и содержат включения растительных остатков; видимая мощность 0,8 м.
6. Пески тонкозернистые, кварцевые, в тонком прослаивании с суглинком; видимая мощность 0,2 м.
7. Глины зеленовато-серые в тонком прослаивании с песком; видимая мощность 0,6 м.
8. Глины зеленовато-серые, однородные, пластичные, с рыжеватыми промоинами; видимая мощность 0,9 м.
9. Глины темносерые, почти черные, тонкослоистые, пластичные, в сухом состоянии перебиты на мелкие плитчатые отдельности; видимая мощность 4,4 м.
10. Более светлые, с коричневатыми оттенками, глины; видимая мощность 0,5 м.

В общем, это обнажение характеризует нижний участок верхнетретичных отложений, представленных в овраге между Рыбной Слободой и Горицами. Всего в данной свите, по мнению В. А. Полянина, можно различить четыре комплекса слоев. Нижний комплекс, мощностью 3—5 м, характеризуется полимиктовыми песками со спрес-

составленный прутьевидными остатками растений; над ним располагается песчано-глинистый комплекс с горизонтом сферосидеритов, содержащих растительные остатки; предельная мощность до 20 м. Выше идет комплекс серых глин до 10 м мощностью, и верха представлены тонкозернистыми песками, переходящими в плотные глины (7–8 м).

Общий систематический состав всей флоры может быть охарактеризован следующим списком:

Мохообразные — Bryophyta.

Мхи — Musci.

1. *Muscites* sp. (споры мхов); в небольшом количестве в некоторых препаратах.

Папоротникообразные — Pteridophyta.

Плауновые — Lycopodiales.

2. *Lycopodium* (споры).

Папоротники — Filicales.

Кочедыжниковые — Polypodiaceae.

3. Адиантум — *Adiantum* sp. — единично в нескольких препаратах.

4. Пузырник — *Cystopteris* sp. (споры); единично и группы в некоторых препаратах.

Марсилиевые — Marsileaceae.

5. *Marsilea* sp. (споры); единично, плохой сохранности.

Хвоевые — Equisetaceae.

6. *Equisetum arcticum* Heer. Несколько отчетливых отпечатков.

Голосеменные — Gymnospermae.

Хвойные — Coniferae.

Сем. тиссовых — Taxaceae.

7. Подокарпус — *Podocarpus* sp. (пыльца); в нижних горизонтах глинистой свиты.

Сем. сосновых — Pinaceae.

8. Пихта — *Abies* sp. (пыльца); единично, но во многих пробах.

9. Ель — *Picea* sp. (пыльца); часто по всей толще свиты.

10. Сосна — *Pinus* sp. (пыльца); немного, сильно разрушенные зерна.

11. Сосна — *Pinus* sp₂ (пыльца); много и по всей толще.

12. Сосна — *Pinus* sp₃ (пыльца); единично.

13. Тсуга — *Tsuga europaea* Menzel; лигнитизированная шишка.

14. Тсуга — *Tsuga* sp. (пыльца); довольно часто, несколько вариирует по строению оболочки.

Покрытосеменные — Angiospermae.

15. Рогоз широколистный — *Typha latifolia* L. — отпечаток листа.

16. Р. узколистный — *T. angustifolia* L. Два отпечатка листьев.

- Сем. ежеголовниковых — Sparganiaceae.

17. Ежеголовка сетчатая — *Sparganium reticulatum* sp. п. — отпечаток нижней части листа.

Чешуевидные — Glumiflorae.

- Сем. злаковых — Gramineae.

18. Мятличник — *Poacites* sp. — узкий обрывок листа.

- Сем. осоковых — Cyperaceae.

19. Осокообразное — *Cyperites* sp. — отпечаток части листа.

Двудольные — Dicotyledones.

Ивовые — Salicales.

- Сем. ивовых — Salicaceae.

20. Ива остшая — *Salix acutissima* Coepp. — три отпечатка хорошей сохранности.

21. Ива египетская — *S. cf. aegyptiaca* L. — два отпечатка неполных.

22. Ива белая — *S. cf. alba* L. — три отпечатка листьев.

23. Ива узкая — *S. angusta* Al. Br. — два отпечатка листьев.

24. Ива прутьевидная — *S. viminalis* L. — много отпечатков различной сохранности.

25. Ива ископаемая — *S. integrifolia* Goep. — два слабых отпечатка.

26. Ива изменчивая — *S. varians* Goep. — несколько хороших отпечатков.

27. Тополь бальзамический — *Populus balsamoides* Goep. — несколько полных отпечатков листьев.

28. Тополь широколистный — *Populus latior* Al. Br. — два хороших отпечатка основания листьев.

29. Тополь уклоняющийся — *P. cf. mutabilis* Heer — отпечаток основания листа.

30. Осина — *P. tremula* L. — много хороших листовых отпечатков.

- Мирикоцветные — Myricales.

- Сем. мириковых — Myricaceae.

31. Мирика граболистная — *Myrica carpinifolia* Goep. — один отпечаток.

- Гикоревые — Juglandales.

- Сем. ореховых — Juglandaceae.

32. Птерокария — *Pterocarya* sp. — неполный отпечаток листа.

33. Орех — *Juglans cf. acuminata* Heer.

34. Орех — *Juglans* sp. (пыльца).

- Буковые — Fagales.

- Сем. березовых — Betulaceae.

35. Граб — *Carpinus Betulus* L. — несколько крупных листовых отпечатков.

36. Граб — *Carpinus* sp. — отпечатки более мелких листьев.

37. Лещина — *Corylus Avellana* L. — несколько неполных отпечатков листьев.

38. Береза — *Betula* sp. (пыльца), в небольшом количестве.

39. Береза Ноинского — *Betula Noinskii* sp. п. — два отпечатка листьев.

40. Береза Чердынцева — *B. Tscherdingelevii* sp. п. — три листовых отпечатка.

41. Ольха черная — *Alnus glutinosa* (L) Gártt. — несколько листовых отпечатков.

- Сем. буковых — Fagaceae.

42. Дуб — *Quercus roburoides* Bereng. — несколько листовых отпечатков различной сохранности.

43. Дуб Криштофовича — *Q. Kryshtofovitchiana* sp. п. — много отпечатков листьев с широким основанием и заостренными лопастями.

44. Дуб — *Quercus* sp. (пыльца) — в небольшом количестве.

- Крапивоцветные — Urticales.

- Вязовые — Ulmaceae.

45. Вяз грабовидный — *Ulmus carpinoides* Goep. — свыше 20 листовых отпечатков.

46. Вяз длиннолистный — *U. longifolia* Ung. — много листовых отпечатков различной сохранности.

47. Вяз миниатюрный — *U. minuta* Goep. — несколько однородных отпечатков округлых мелких листьев.

48. Вязолистник изящный — *Ulmiphyllum elegans* n. sp. — своеобразный отпечаток удлиненного листа.

49. *Zelkova* sp.— верхушка листа с зубцами.
 50. *Zelkova Richardi* Mix.— лучшей сохранности отпечаток верхней части листа.
 Центроспермовые—*Centrospermae*.
 Сем. лебедовых—*Chenopodiaceae*.
 51. Лебеда—*Chenopodium* sp. (пыльца)—единично, но во многих препаратах.
 Сем. гвоздичных—*Caryophyllaceae*.
 52. Лихнис—*Lychnis* sp. (пыльца)—в небольшом количестве.
 Лютиковоцветные—*Ranales*.
 Сем. мениспермовых—*Menispermaceae*.
 53. Луносемянник—*Menispermum* sp. (пыльца)—несколько зерен.
 Розоцветные—*Rosales*.
 Сем. розоцветных—*Rosaceae*.
 54. Рябина—*Sorbus* sp.—отпечатки листочеков.
 55. Вишня—*Prunus* sp.—неполный отпечаток листа.
 Сапиновые—*Sapindales*.
 Сем. анакардиевых—*Anacardiaceae*.
 56. Сумах дубоволистный—*Rhus quercifolia* Goerr.—отпечаток асимметричного бокового листочка тройчатого листа.
 Сем. падубовых—*Aquifoliaceae*.
 57. Падуб—*Hex* sp. (пыльца)—хорошей сохранности пыльцевые зерна с крупнобугорчатой структурой поверхности.
 Сем. кленовых—*Aceraceae*.
 58. Клен Миртовой—*Acer Myrtovae* sp. п.—один отпечаток.
 59. Клен Палибина—*Acer Palibinii* sp. п.—один отпечаток.
 60. Клен Поярковой—*Acer Pojarcovae* sp. п.—один отпечаток.
 Крушиноцветные—*Rhamnales*.
 Сем. крушиновых—*Rhamnaceae*.
 61. Крупина ломкая—*Rhamnus* cf. *Frangula* L.
 62. Крушинолистник татарский—*Rhamniphyllum tataricum* sp. п.
 63. Крушинолистник горицкий—*Rhamniphyllum goricense* sp. п.
 Мальвоцветные—*Malvales*.
 Сем. липовых—*Tiliaceae*.
 64. Липа обыкновенная—*Tilia cordata* Mill.—три почти полных отпечатка листьев.
 Зонтикоцветные—*Umbelliflorae*.
 Сем. деревеновых—*Cornaceae*.
 65. Дерен—*Cornus* sp.—один неполный отпечаток листа.
 Вересковые—*Ericales*.
 66. Сем. вересковых—*Ericaceae* (пыльца).
 Бирючинные—*Ligustrales*.
 Сем. масличных—*Oleaceae*.
 67. Ясень обыкновенный—*Fraxinus* cf. *excelsior*—два отпечатка листа с хорошо заметной нерватурой.
 Сем. жимолостные—*Caprifoliaceae*.
 по одному
 68. Калина обыкновенная—*Viburnum* cf. *Opulus* L. листовому
 69. Жимолость татарская—*Lonicera* cf. *tatarica* L. отпечатку.
 Вне системы Insertae sedis.
 70. *Phyllites angustifolia* n. foss. Шесть отпечатков
 71. *Ph. betuloides* n. foss. листьев
 72. *Ph. ignota* n. foss. родовые опреде-
 73. *Ph. myricifolia* n. foss. ления которых
 74. *Ph. populifolia* n. foss. недоступны.
 75. *Ph. prunifolia* n. foss.

Подробные описания всех форм с диагнозами новых видов (sp. п.) даются нами в отдельной работе, здесь же нужно лишь пояснить методические соображения, положенные в основание принятой номенклатуры.

Растительные отпечатки, вполне идентичные с ныне живущими видами или с описанными ранее ископаемыми, сопровождаются полным видовым названием с указанием автора, описавшего данный вид: Для отпечатков, идентичность которых с ныне живущими видами не может быть обоснована, добавляется прибавка—*fossilis* (ископаем.). Если устанавливается лишь близкое сходство с описанным ранее видом, делается прибавка—*affinis* (близкий) или *cf.* (сходный). Формы, определяемые до рода (например—в пыльцевых анализах), обозначаются родовым названием с прибавлением *sp.* (*species*). В тех случаях, когда даже родовое определение невозможно, ископаемое описывается под общим названием *Phyllites*, при чем, в виде некоторого новаторства, нами допущено прибавление видовых названий, характеризующих морфологические особенности данного отпечатка.

Характеризуя общий состав флоры, мы должны отметить наличие 5 папоротникообразных, в том числе один хвощ, 8 хвойных, 5 однодольных; что касается двудольных, то они представлены 18 семействами, охватывающими 28 родов с 56 видами.

Так как при установлении данного ископаемого комплекса одновременно с определением листовых отпечатков был использован и споро-пыльцевой анализ, то представляется небезинтересным сопоставить эти две формы палеоботанической документации.

Нужно отметить, что возможность использования споро-пыльцевого анализа одновременно с определением макрофоссилий, главным образом листовых отпечатков, был осуществлен В. Н. Сукачевым, (1934) при исследовании третичных отложений на берегу реки Томи, около г. Томска, из которых листовые отпечатки были описаны еще М. Э. Янишевским (1915), а семенные флоры—П. А. Никитиным (1935).

В работах И. М. Покровской „О стратиграфическом положении глин с мак-клиントиями с р. Лозьвы на Северном Урале“, дающей значительное пополнение к видовому составу листовой флоры, описанной отсюда А. Н. Криштофовичем (1933), мы имеем пример руководящего значения споро-пыльцевого анализа. В свою очередь, Т. Б. Байковская установила наличие пыльцы хвойных в богатом отпечатками двудольных (около 140 видов) глинистом горизонте сарматских отложений Амвросиевки в Донбассе, описанных Н. В. Пименовой (1941). Значительное пополнение дал пыльцевой анализ, выполненный А. А. Чигуряевой, для флоры Ашутаса с его исключительно богатой коллекцией отпечатков. (А. А. Чигуряева, 1948).

Однако дальнейшее развитие области применения пыльцевого анализа в данном направлении требует известного методического обоснования для получения общих установок при оценке количественных соотношений в составе флоры и при истолковании характерных черт растительного ландшафта.

Необходимость координации результатов споро-пыльцевого анализа и изучения листовых флор подсказывает продолжающимся совершенствованием техники споро-пыльцевого анализа, а также теми полезными изменениями, которые внесены в построение и истолкование споро-пыльцевых диаграмм работами В. П. Гричука (1942, 1947) и исследованиями Е. Д. Заклинской (1946), подошедшими к интерпретации пыльцевых диаграмм на основе изучения состава растительности и состава продуцируемой ею пыльцы в современных ландшафтных зонах и фитоценозах. Все всяких сомнений, дифферен-

циальный подход к построению пыльцевых спектров, предложенный В. П. Гричуком, вносит большую ясность в выявление основных индикаторов ландшафта, особенно при истолковании графика пыльцевых диаграмм, охватывающих значительные толщи осадочных пород.



Рис. 5. Растительные отпечатки с верхней поверхности самого крупного конкремция сидерита из верхне-третичных отложений Рыбной Слободы на Каме.

1—3. *Quercus Kryshlofovichiana* Baranov (n. sp.). 4. *Salix acutissima* Goepp. 5. *Alnus glutinosa* (L). Gärth. 6—7. *Ulmus longifolia* Unger. 8. *Betula* sp. 9. *Ulmus carpinoides* Goepp. 10. *Populus* sp. (край листа). 11. Часть ветки с перидермой (ольха).

Представляет несомненный интерес провести сопоставление споро-пыльцевого анализа и изучения листовых флор на таком местонахождении, где обе группы ископаемых остатков представлены достаточно полно.

Наш ископаемый комплекс Рыбной Слободы как раз удовлетворяет этим условиям. При большом количестве листовых отпечат-

ков он сопровождается богатыми пыльцой суглинками. Для последних выполнена целая серия пыльцевых анализов, захватывающих третичную толщу в ее основных горизонтах на всем протяжении разреза, а для глинистой свиты, включающей конкреции с растительными отпечатками, сделаны послойные анализы на протяжении 2,5 м.

Если из числа 75 форм, установленных для данной ископаемой флоры, откинуть 6, описанных без родового определения (*Phyllites*), то для остающихся 60 видов мы будем иметь 48 охарактеризованных листовыми отпечатками. Кроме того, один вид (*Tsuga europaea* Menzl.) представлен лигнитизированной шишкой.

Только споро-пыльцевым анализом обнаружено 16 форм: *Muscites* (главным образом — споры сфагнума), *Adiantum*, *Cystopteris*, *Marsilea*, *Lycopodiaceae*, *Podocarpus*, *Abies*, *Picea*, *Pinus* sp₁, *Pinus* sp₂, *Pinus* sp₃, *Fagus*, *Chenopodium*, *Lychnis*, *Menispernum*, *Hex*, *Ericaceae*.

Вместе с тем пыльцевой анализ подтверждает наличие 16 видов, установленных по листовым отпечаткам: *Pinus* sp., *Tsuga*, *Salix*, *Populus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, *Acer*, *Viburnum*, *Opulus*, *Ulmus*, *Rhus*, *Fraxinus*.

Таким образом из 60 видов 23,1% представлены только в пыльцевой флоре и 23,1% имеют двойную документацию — листовые отпечатки и споро-пыльцевой анализ.

Результаты споро-пыльцевого анализа плиоценовых отложений Рыбной Слободы на Каме по основным комплексам третичной свиты

Таблица 1.

Участок свиты	Комплекс серых глин	Темные глины	Слой с конкреми- циями	Полими- ковый го- ризонт
Название растений				
<i>Podocarpaceae</i>	—	1	—	—
<i>Pinus</i> sp ₁ (<i>Diploxyylon</i>)	81	65	20	2
<i>Pinus</i> sp ₂ (<i>Haploxyylon</i>)	1	5	2	—
<i>Picea</i>	7	25	12	1
<i>Abies</i>	1	2	1	—
<i>Salix</i>	2	—	—	—
<i>Populus</i>	—	1	—	—
<i>Pterocarya</i>	1	—	—	—
<i>Betula</i>	2	1	—	—
<i>Alnus</i>	1	—	1	—
<i>Corylus</i>	2	—	—	2
<i>Quercus</i>	1	—	1	—
<i>Fraxinus</i>	1	—	—	—
Общее количество зерен	100	100	37	5

В отношении послойного распределения спор и пыльцы по разрезу данной плиоценовой толщи нужно отметить исключительное богатство пыльцой глинистых пропластов. В одном препарате, как правило, можно было насчитать свыше 100 зерен.

Песчаные прослои показывают резкое снижение в содержании пыльцы. Особенно бедной в этом отношении оказалась прослойка полимиктовых песков, несмотря на то, что в ней встречались лигнитизированные остатки растений.

То же самое нужно сказать о супесчаном горизонте, вмещающем конкреции. Попытки пыльцевого анализа самих конкреций пока не дали определенных результатов.

В составе данной флоры несколько сомнительное положение занимает лишь *Rodosargus*, свойственный более древним флорам, поэтому, возможно, что эта пыльца является здесь переотложенной.

В данном случае мы сталкиваемся с очень важным вопросом методики споро-пыльцевого анализа определения пыльцы в ее первичном и вторичном залегании, что, безусловно, должно отразиться в степени минерализации пыльцы, как это вскрывается специальными исследованиями М. П. Горбачевской (1948).

То обстоятельство, что в составе нашей флоры хвойные, за исключением тсуги, представлены только пыльцой, позволяет предполагать, что они, повидимому, не входили в состав широколистенных фитоценозов, представленных флорой листовых отпечатков, а образовывали отдельные леса где-то поблизости, быть может, на более возвышенных частях водоразделов.

Что же касается тсуги, представленной, кроме пыльцы, еще лигнитизированной шишкой, то она, возможно, входила в состав хвойно-широколистенных фитоценозов. Пыльца тсуги установлена также И. М. Покровской (1947) в образцах, доставленных А. В. Миртовой из третичных отложений Закамья (Сидорова пустынь).

Наличие тсуги в составе нашей ископаемой флоры согласуется с находками этого хвойного в плиоцене Западной Европы и даже в некоторых случаях в межледниковых отложениях (А. Козловская, 1926). Ископаемой европейской флоре рода (*Tsuga*) сейчас присваивается название *Tsuga èuropaea* Menzl. Из плиоценовых отложений Курилий близ Софии Стоянов и Стефанов (1939) описывают хвою и семена этого вида. Однако Шафер (Szafer, 1946) для плиоценовых отложений Кросценко на Дунае (Польша) приводит два вида — *Tsuga-canadensis* Carr. и *Tsuga caroliniana* Engel., идя, повидимому, навстречу взглядам Брокман-Иероша (1925) на плиоценовые ценозы, как совмещающие в своем составе растения различных географических областей и различных высотных ситуаций.

Нужно заметить, что кроме Рыбной Слободы тсуга обнаружена еще и в верхне-третичных глинах на реке Белой, откуда геологом Ключниковым доставлена шишка хорошей сохранности.

Заметное вариирование размеров и структуры пыльцевых зерен тсуги в нашем материале требует специального биометрического исследования, которое позволит более точно различить эти две формы.

Из недревесных растений, обнаруженных пыльцевым анализом, особое внимание привлекает травянистая лиана — луносемянник (*Menispermum dahuricum*), уже указанный в семенных флорах П. А. Никитиным (1928) для среднего плиоцена в пределах Воронежской области наряду со многими азиатскими и североамериканскими растениями.

Наиболее западным пунктом нахождения этого растения являются плиоценовые отложения Кросценко, для которых Шафер (Szafer, 1938) приводит *Menispermum dahuricum* совместно с рядом растений, вскрывающих явно тургайский характер этой листопадной флоры, заключающей ряд американских (*Tsuga*) и среднеевропейских видов (*Taxus baccata*).

Современный основной ареал *Menispermum dahuricum* лежит в южном Забайкалье, южной части Амурской области и почти во всем Приморском крае в пределах СССР, а также по всей Корее, в Маньчжурии, южной Японии и северном Китае; самым западным пунктом ареала является город Иркутск.

К западу от этого основного ареала имеется лишь небольшой, оторванный остров зарослей даурского луносемянника в пределах Красноярского края.

Кроме даурского луносемянника к тому же роду относится всего еще один вид — *Menispermum canadense*, растущий в США, в области развития третичных реликтовых лесов приатлантической Северной Америки. Этот фактический материал указывает на сравнительно большую древность этого рода (М. М. Ильин, 1941).

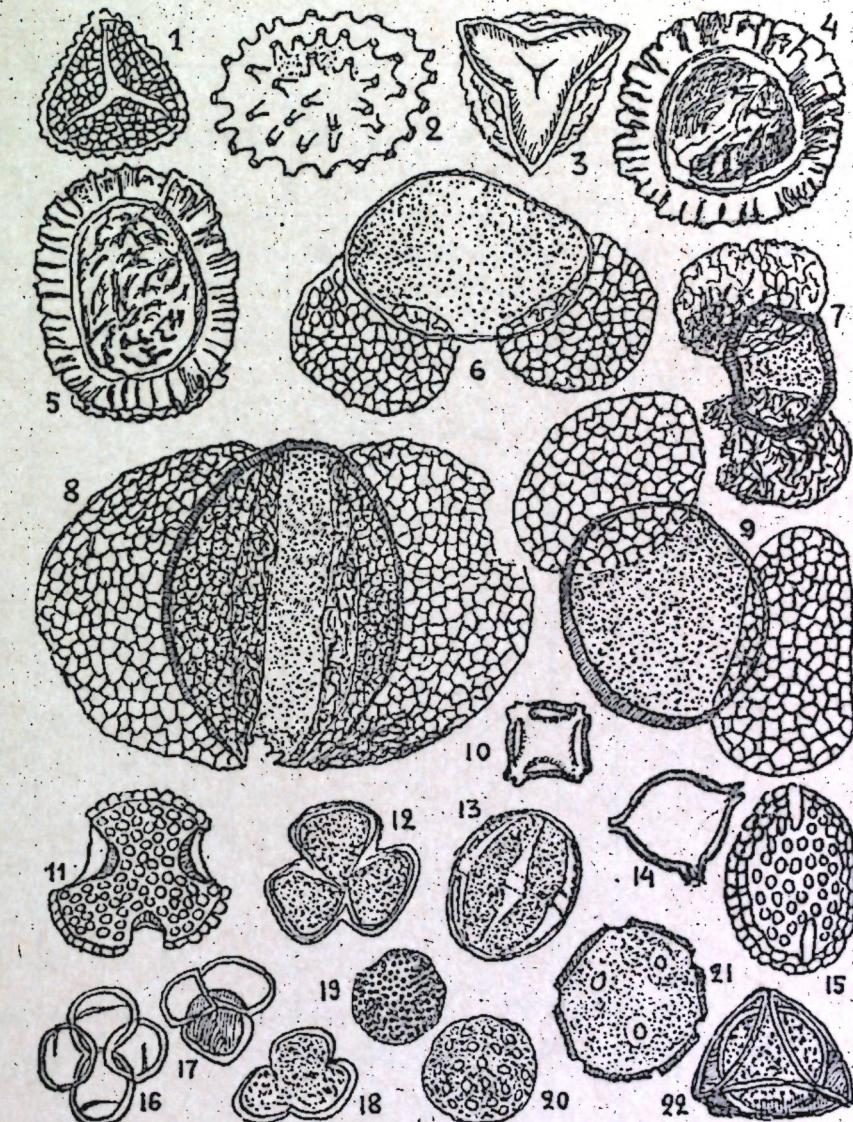


Рис. 6. Пыльцевая флора из плиоценовых отложений Рыбной Слободы. Увелеч. 700.

- 1—*Lycopodium*; 2—*Cystopteris*; 3—*Adiantum*; 4—5—*Tsuga*; 6—*Pinus*;
- 7—*Podocarpus*; 8—*Picea*; 9—*Abies*; 10—*Alnus*; 12—13—*Rhus*; 14—*Myrica*;
- 11—15—*Ilex*; 16—17—*Ericaceae*; 18—*Quercus*; 19—*Fraxinus*; 20—*Caryophyllaceae*;
- 21—*Juglans*; 22—Неопределенная пыльца.

Таким образом, данные П. А. Никитина и Шафера находят подтверждение в плиоценовой флоре Поволжья и дают палеоботаническую документацию для предположений, которые можно сделать на основании современного распространения этого монотипного голярктического рода.

Весьма показательна также группа наземных папоротников, охарактеризованных только спорами *Adiantum* и *Cystopteris*. Если пред-

Результаты споро-пыльцевого анализа плиоценовых отложений Рыбной Слободы. Глубина взятия проб показана от поверхности. Комплекс серых глин с тонкими прослойками песка.

Таблица 2.

Глубина в см	700	680	640	620	610	590	550	530	520	490	470	460
	Название растений											
<i>Pinus</i> sp ₁ (D)	73	58	80	82	102	76	81	110	76	62	78	81
<i>Pinus</i> sp ₂ (H)	9	8	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—
<i>Picea</i>	34	46	16	13	53	13	—	21	18	14	13	12
<i>Abies</i>	3	3	1	—	2	—	16	—	—	1	—	—
<i>Tsuga</i>	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—
<i>Salix</i>	2	—	—	1	—	3	—	1	—	—	—	—
<i>Juglans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>Betula</i>	11	2	2	2	5	5	3	7	5	7	6	4
<i>Alnus</i>	2	—	—	—	1	1	—	1	1	2	—	—
<i>Corylus</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—
<i>Fagus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Quercus</i>	2	—	—	2	—	—	—	2	—	—	2	3
<i>Tilia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Ilex</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>Acer</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Злаки	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	3
Вересковые	2	4	3	2	—	3	—	2	3	2	—	—
Друг. трав.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
пыльца	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—
Сфагновые мхи	5	10	—	13	10	13	5	18	11	10	8	1
Папоротники	—	—	—	4	1	3	—	1	1	—	2	—
Плауны	—	1	—	4	—	2	2	4	2	2	3	1
Другие споры	3	2	4	1	—	1	—	—	1	2	1	—
Общее колич. пыльцы и спор	144	134	107	125	177	129	107	126	117	113	115	106
Древесная пыльца	134	117	100	100	168	100	100	100	100	100	100	100
Травянистая пыльца	2	4	3	4	—	11	—	2	3	2	2	2
Споры	8	13	4	21	11	18	7	23	14	13	15	4
Колич. просмот. препаратов	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Результаты споро-пыльцевого анализа образцов коллекции А. В. Миртовой из плиоценовых отложений Закамья: 1) Сидорова пустынь, шурф № 9; 2) керн 15, скв. № 123; 3) Усольская скв. № 2. Анализы И. М. Покровской.

Таблица 3.

Местонахождение	№ 1		№ 2		№ 3		Всего
	Коли- чество	%	Коли- чество	%	Коли- чество	%	
Сем. Podocarpaceae	—	—	10	5,0	4	3,2	14
<i>Pinus</i> sp ₁ (D)	38	15,2	31	15,5	62	49,6	131
<i>Pinus</i> sp ₂ (H)	3	1,2	7	3,5	14	11,2	24
<i>Picea</i>	156	62,4	90	45,0	43	34,4	289
<i>Abies</i>	6	2,4	—	—	—	—	6
<i>Tsuga</i>	4	1,6	1	0,5	1	0,8	6
Сем. Taxodiaceae	—	—	1	0,5	—	—	1
<i>Betula</i>	2	0,8	1	0,5	—	—	3
<i>Alnus</i>	—	—	7	3,5	1	0,8	8
Fagaceae (Fagus?)	—	—	1	0,5	—	—	1
<i>Juglans</i>	—	—	2	1,0	—	—	2
<i>Ulmus</i>	—	—	16	8,0	—	—	16
<i>Tilia</i>	3	1,5	—	—	—	—	3
Gramineae	—	—	33	16,5	2	—	35
Cyperaceae	—	—	—	—	1	—	1
Chenopodiaceae	—	—	4	—	6	—	10
Ericaceae	—	—	2	—	—	—	2
Compositae	—	—	—	—	1	—	1
Umbelliflorae	—	—	4	—	—	—	4
Неопределенные п-ца	—	—	90	—	35	—	125
Lycopodiaceae	—	—	2	—	—	—	2
Polypodiaceae	—	—	23	—	—	—	23
Gleicheniaceae	—	—	—	—	2	—	2
Lelotriletes	—	—	—	—	8	—	8
Общее количество	212	—	325	—	180	—	717

Ставители рода *Cystopteris* имеют сравнительно широкое распространение и без видового определения не могут быть индикаторами климатической обстановки, то *Adiantum* до сих пор на территории нашего Союза остаются спутниками третичных реликтовых лесов Дальнего Востока, Кавказа и Средней Азии.

То же самое нужно сказать о водном папоротнике *Marsilea*, ближайшие современные местонахождения его имеются в Нижне-Волжском крае и в поливных посевах, как сорняк, *Marsilea* доходит до Сталинграда. Таким образом, климатические градиенты при ориентировке даже на папоротники должны быть смещены минимум на 5° к югу. Это в известной степени соответствует и той зональной ориентировке, к которой приводит изучение плиоценовой флоры Болгарии (Стоянов и Стефанов, 1939) и в прикарпатских странах (Шафер, 1946).

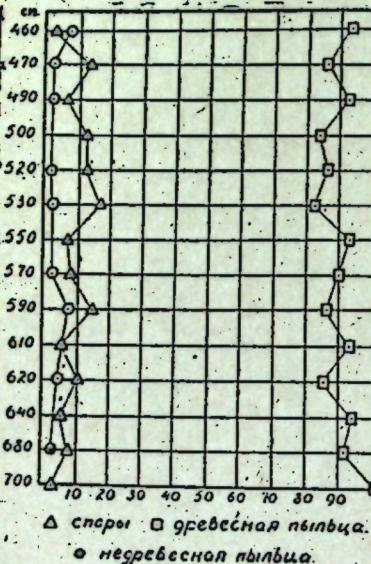


Рис. 7. Общий состав пыльцы.

Однако самым важным моментом применения пыльцевого анализа при изучении листовых отпечатков является возможность ориентировки по всему разрезу изучаемой толщи отложений независимо от горизонта, содержащего листовые отпечатки.

Для отложения Рыбной Слободы изменения флоры по вертикали можно видеть из сопоставления результатов анализа, данного в таблицах 1 и 2, а также из графика общего состава пыльцы (рис. 7).

То обстоятельство, что общий состав пыльцы по группам — древесная пыльца, травянистая пыльца, споры, очень мало изменяется как в пределах песчано-глинистой свиты (табл. 2), так и по всему разрезу отдельных подразделений ее (табл. 1), свидетельствует о сравнительном постоянстве климатических условий на протяжении всего периода формирования толщи. То же самое показывает и график древесной пыльцы. Некоторое увеличение в верхних горизонтах пыльцы хвойных, главным образом за счет сосны, быть может, соответствует некоторому похолоданию.

Заметное увеличение пыльцы ели — в нашем горизонте 700 см и в промежуточном 610 см, хорошо отражено в соответствующем уменьшении относительного количества пыльцы сосны. Показательна также мало изменяющаяся роль пихты.

Сопоставление результатов споро-пыльцевого анализа и изучение листовых флор плиоцена показывают, что за счет споро-пыльцевого

анализа значительно расширяется представление о видовом составе благодаря приносу пыльцы из окрестностей. В то же время, выходя за пределы горизонтов с листовыми отпечатками, пыльцевой анализ позволяет составить представление о динамике растительности за период формирования отложений.

В составе данной флоры несколько сомнительное положение занимает лишь *Podocarpus*, свойственный более древним флорам, и, возможно, что его пыльца является переотложенной. Остальные

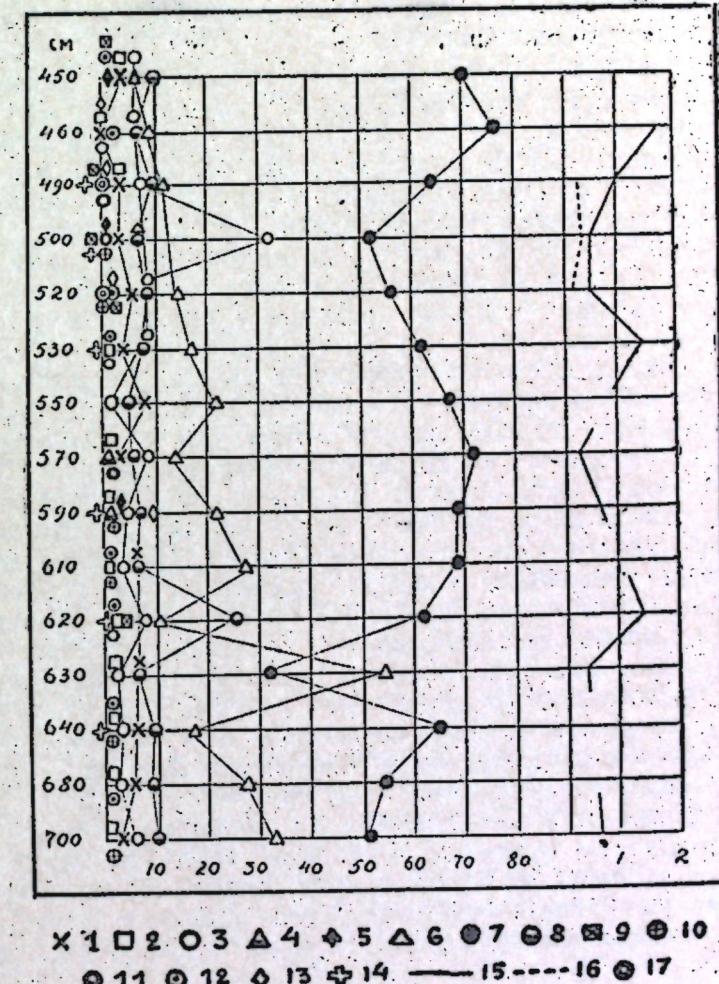


Рис. 8. Древесная пыльца.
1—Abies, 2—Alnus, 3—Betula, 4—Carpinus, 5—Corylus,
6—Picea, 7—Pinus diploxyylon, 8—Pinus haploxyylon, 9—Myrtaceae,
10—Salix, 11—Juglans, 12—Rhus, 13—Ilex, 14—Viburnum,
15—Quercus, 16—Ulmus, 17—Tsuga.

формы в совокупности составляют флористический комплекс достаточно характерный для плиоценовых флор, совмещающих в себе формы географически отдаленные. К таковым относится тсуга (*Tsuga europea* M.), находящаяся в плиоценовых отложениях Европы, а сейчас встречающаяся только в составе хвойных лесов Северной Америки (*Tsuga canadensis* M.).

Кроме того, во многих плиоценовых флорах обнаруживается совместное произрастание экологически различных растений, чаще всего это касается видов из различных климатических зон. У нас это выражено наличием ряда теплолюбивых видов (греческий орех, анти-

рекорий, падуб, сумах) при сильной представленности пыльцы северных хвойных (пихта, ель, сосна).

Однако, как бы ни отличались плиоценовые флоры по систематическому составу и общему экологическому облику растений от современных, мы никогда не должны отказываться от попыток путем их анализа восстановить представляемые ими типы растительности. Особенно это касается лесных фитоценозов, обладающих наиболее полными и устойчивыми формами видовых сочетаний в современных сообществах, из состава которых мы всегда можем подыскать аналога для плиоценовых комплексов.

Чтобы правильно понять и правильно истолковать данный флористический комплекс в составе 75 форм, сложившийся в результате находок, сделанных в двух точках (Рыбная Слобода и Бурнашево), но в аналогичных свитах пресноводных отложений, мы должны подойти к нему с обычными приемами флоро-генетического анализа, которыми мы оперируем при изучении как ныне живущей, так и ископаемой флоры. Трудности здесь возникают лишь в том отношении, что для географии растительного покрова плиоценена мы располагаем гораздо меньшей степенью осведомленности, чем о современном. Тем не менее, работами Чени, Кондит, Аксельрод (1944) для плиоценовых флор Калифорнии и Орегона, благодаря большому количеству изученных ископаемых комплексов, сделаны попытки детального восстановления структуры и географии фитоценозов. То же самое болгарские ученые (Стоянов и Стефанов, 1929) и польский палеоботаник Шафер (1946) осуществили для Восточной Европы на основании новых находок плиоценовой флоры в окрестностях Софии (Курилио) и около Кросценко на Дунае (Карпаты). Из построений Шафера, сделанных на основании сопоставления многочисленных находок плиоценовой флоры в Западной и Восточной Европе, наиболее важным для нас является признание зонального распределения растительности в плиоцене. Шафер устанавливает, по крайней мере, наличие трех зон: северной, средней и южной; при чем из числа наиболее крупных и хорошо изученных флор к северной зоне относятся: Кросценко на Дунае, Франкфурт на Майне; к средней или внутренней зоне — отложения Курилио в Болгарии и Подгумер в Румынии; а к южной — дельта Роны. Принимая во внимание широтные градации этих зон, для полосы, характеризуемой нашей флорой, пришлось бы создать еще более северную (boreальную) зону. Это подсказывает также и видовым составом нашей флоры, гораздо более бедной и более умеренной.

По преобладающим элементам из группы лиственных пород (ива, тополь, вяз, дуб, граб, орешник) наш ископаемый комплекс имеет известное физиономическое сходство с описанной еще ГеппERTом флорой из Сосниц (1855).

В стратиграфической таблице Шафера (Szafer, 1946, фиг. 1) флора Сосниц характеризуется как самая верхняя миоценовая, но по составу и по соотношению туземных и экзотических элементов она оказывается очень близкой к флоре Кросценко и к флоре Франкfurта на Майне.

Большое количество отпечатков листьев вяза, ивы, тополя и дуба сближают Сосниц с нашей ископаемой флорой.

Для восстановления картин географического ландшафта, при котором происходило осадкообразование, необходимо считаться с природой конкретий сидерита, который, по предположению В. А. Полянина, формировался в условиях пересыхающего русла среди мощных аллювиев. О наличии проточного бассейна говорит и остаток головы рыбы;

заключенный в одном из конкреций, определенной профессором Недошивиным как особый вид судака, близкий к современной форме. Известно, что судак является показателем проточных вод.

Однако водоем, в котором происходило осадкообразование, и который был окружен водно-болотной растительностью (ивы, тополя, рогоз, ежеголовка, хвош), принимал еще и делювиальные потоки, которые стекали с высокой части водораздела и приносили материал с листьями широколиственных пород, образующих здесь тогда целые леса.

В составе лесов, повидимому, видное место занимал дуб; его отпечатки довольно многочисленны и образуют в некоторых случаях целые прослойки в конкрециях. Наличие двух видов дуба указывает скорее всего на возможность существования здесь двух вариантов дубняков. Один из них, несомненно, очень близок к современному широколиственным ценозам с участием обыкновенного черешчатого дуба (*Quercus robur* L.). Об этом говорит наличие обычной "дубовой свиты" из вяза, клена, липы, ясения, орешника и жимолости. Повидимому, эта свита сопровождала здесь *Quercus roburoides* Bereng., отпечатки которого, в некоторых вариантах в нашем ископаемом комплексе, очень близки к *Quercus robur* L.

Другой вид дуба, названный в честь нашего известного палеоботаника дубом Криштофовича — *Quercus Kryshtofovitchiana*, со своей более толстой и кожистой пластинкой, с грубой нервацией и своеобразными заостренными лопастями, стоит особняком как среди ныне живущих, так и ископаемых дубов. Если судить по рисункам, приводимым Депапом (Drapet, 1912), он очень близко стоит к *Quercus Mirbeckii*, который многими рассматривается как подвид *Quercus lusitanica*, отличающийся листьями достаточно широкими, а главное — с широким основанием, свойственным как раз нашей форме. Если *Quercus Mirbeckii* — дуб, произрастающий ныне на юге Франции, считать ныне живущим эквивалентом *Quercus Kryshtofovitchiana*, то в присутствии пыльцы падуба (*Rhus sp.*) и остатков листьев сумаха (*Rhus quercifolia* L.), мы можем найти указание на существование в Камском плиоцене фитоценозов, аналогичных современным дубнякам южной Франции и Испании. Возможно, что граб (*Carpinus Betulus* L.), орех (*Juglans sp.*), птерокария сопровождали этот более теплолюбивый вариант лиственных лесов.

Что касается хвойных, то они представлены только пыльцевыми остатками, если не считать единственной шишки тусяги (*Tsuga euro-paea*). Это скорее говорит за их отдельное произрастание, может быть и на значительном расстоянии. Но не исключена возможность существования некоторых из них в составе широколиственных фитоценозов (пихта, тусяга).

Весьма любопытно, что в составе очень богатой (140 видов) сарматской флоры Амвросиевки и Донецкого бассейна, описанной Пименовой Н. В. (1941), с очень широким ассортиментом древесных пород (20 видов дуба, 7 видов клена, каштан, гладитчия, рябина, четыре вида гикоревых), обращает внимание полное отсутствие отпечатков хвойных. Однако Т. Н. Байковская микроскопическими исследованиями установила в глинистом горизонте, богатом отпечатками двудольных, наличие пыльцы хвойных.

Мы уже отметили, как несколько сомнительное, нахождение пыльцы *Podocarpus* sp. в составе данного ископаемого комплекса. Возможно, что она и переотложена, но мы не должны себя ограждать от сюрпризов, которые нам преподносят палеоботанические находки. Если мы в составе современной растительности встречаем тоже архаические формы, как гинкго (*Ginkgo*), уцелевший чуть ли не с верхне-

мелового времени, то тем более терпимо мы должны относиться к наличию реликтовых форм в составе плиоценового леса.

Широкое истолкование проблемы разновозрастности в составе ископаемых комплексов получает в высказываниях А. Н. Криштофовича (1947), который с подробными наслойками в составе фитоценозов в результате миграционных инвазий или в результате климатических смен связывает проблему реликтов в составе ископаемых флор. К реликтовым элементам, кроме *Podocarpus*, в нашем ископаемом комплексе с большой вероятностью нужно отнести гикоревые и сумах, как более теплолюбивые среди других.

Комплексный характер плиоценовых флор, совмещающих в своем составе растения различных географических областей, затрудняет суждение о климатических условиях, соответствующих тому или иному ископаемому комплексу. Так, например: растения, которые формируют хорошо изученную плиоценовую флору в окрестностях Софии в Болгарии, не представляют собой единой экологической группы и подразделяются на три категории: первая — (около 8% видов) соответствует климатическим условиям, существующим сейчас в лесных районах из хвойных в северной атлантической части Северной Америки (около 42° с. ш., с январской средней около 0°); вторая группа содержит около 65% видов, соответствующих климатическим условиям средней лесной полосы атлантической части Северной Америки (между 42—35° с. ш., с большими климатическими контрастами зимы и лета, с годовыми амплитудами температуры 20—25°); господствуют преимущественно лиственные породы. Третью группу составляют 27% видов, соответствующих южной части Северной Америки и простирающихся на севере до 35° с. ш., со смешанной флорой различных типов: лиственные деревья и скrub, как вечнозеленые, так и листопадные, а также южные хвойные (климат с короткой и мягкой зимой, январь выше 5° С, средняя температура июля около 25° С).

Приблизительно с такими же элементами сталкивается Медлер (1939) при анализе климатических показателей плиоценовой флоры Франкфурта на Майне. Этот момент особенно выразительно подчеркивает А. Н. Криштофович (1947), указывая, что черты климата можно распознать, рассматривая не только флору, но и структуру фитоценозов, отыскивая для них современных аналогов. Однако при этом приходится считаться с явлениями инвазий в переходные моменты формирования флоры.

Как известно, Кернер-Мариулан (1934) дал карту теплого и холодного времен года для Европы и Западной Азии в плиоценовом периоде. Наша плиоценовая флора из Волжско-Камского края, несомненно, позволит продолжить изотермы этой карты, пересекающие северные районы прикарпатских стран до Поволжья, где в среднем плиоцене в доакчагыльское время палеоботанически устанавливается наличие широколиственных ценозов с реликтовыми элементами присредиземноморского типа в ее северовосточных вариантах уже без буков и каштана, которые еще хорошо были представлены в миоцене, как, это видно по сарматской флоре Крынки и Амвросиевки. Возможно, что позднее, в самом конце предакчагыльской фазы, в результате увеличившейся континентальности, произошло некоторое похолодание, указанное Никитиным. В акчагыльское время, в результате утепляющего действия, идущего глубоко на север морского залива, растительность должна была сохранить теплолюбивые черты и плиоценовая тайга могла формироваться только в послеакчагыльский период, то есть в период отложения ашшеронских осадков в результате резкого похолодания климата в конце плиоцена. Не лишено,

однако, возможности предположение, что бедность ашшеронской флоры является результатом ее слабой изученности.

Сравнительная характеристика флоры плиоценовой пресноводной толщи, обоснованная ископаемым комплексом, найденным в овраге между Рыбной слободой и Горицами, позволяет придать данной свите плиоценовых слоев название «горицкой свиты», оставляя пока открытый вопрос о синхронизации ее с «кинельской свитой», описанной Мазаровичем (1927) из окрестностей Куйбышева.

Нужно надеяться, что, продолжая раскопки слоев этой свиты, содержащих растительные остатки, мы в ближайшие годы получим еще более обширный документальный материал для обрисовки растительных ландшафтов Волжско-Камского края.

Во всяком случае, изученный ископаемый комплекс уже сейчас позволяет установить для среднего плиоцена Волжско-Камского края преобладание сравнительно богатых широколиственных фитоценозов (ива, тополь, дуб, граб, вяз, липа, клен), при наличии ряда хвойных деревьев (тсуга, пихта, ель, сосна); последние или образовали отдельные леса по близости от бассейна, где происходило осадкообразование, или входили в состав полидоминантных сообществ смешанного хвойно-широколиственного третичного леса.

Два вида дуба (один — *Quercus roburoides*), повидимому, возглавляет установленный Ю. Д. Клеоповым «неморальный комплекс», а другой — *Quercus Kryshiovitchiana*, с гемиксерофильными чертами, является показателем более термофильного «кверцетального комплекса», тяготеющего к древнему Средиземью) заставляют предполагать, что в среднем плиоцене подобные дубняки, представляющие сейчас географически разобщенные типы фитоценозов, еще могли уживаться в тесном соседстве или закономерно сменяя друг друга в экологических рядах, связанных с различными элементами рельефа водоразделов. Это побуждает к новым поискам различных фаций отложений данной среднеплиоценовой свиты.

Выводы

1. Выходы обнажений третичной среднеплиоценовой пресноводной свиты песчано-глинистых отложений, наблюдавшиеся в Татарской АССР, обнаруживают местами наличие растительных остатков в виде хорошо сохранившихся отпечатков листьев, лигнитизированных дресвесин и шишечек хвойных, заключенных в конкреции сидерита; глины, вмещающие эти остатки, кроме того содержат значительное количество пыльцы хвойных и лиственных пород.

2. Летом 1947 года были изучены два местонахождения подобных растительных остатков: 1) в овраге между Рыбной Слободой и Горицами на Каме, 2) около Татарского Бурнашева на реке Свияге. На первом местонахождении было собрано 250 отпечатков, на втором — только 17.

3. На основании обработки всех имеющихся отпечатков и данных пыльцевого анализа песчано-глинистых отложений установлено 75 видов растений, из которых 5 папоротникообразных, в том числе один хвощ, 8 хвойных, 5 однодольных; что касается двудольных, то они представлены 19-ю семействами, охватывающими 29 родов с 57-ю видами.

4. Это позволяет допускать существование здесь в среднем плиоцене сравнительно богатых широколиственных лесов (тополь, ива, дуб, граб, вяз, липа, клен, орешник) с участием ряда хвойных (тсуга, пихта, ель, сосна). В составе этих лесов на положении реликтов со-

хранились, повидимому, некоторые более теплолюбивые формы (гикорь, падуб, сумах).

5. Обнаруженная в некоторых горизонтах глинистой свиты пыльца подокарпуса, возможно, является переотложенной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов В. И.—Новые находки плиоценовой флоры в Волжско-Камском крае. Ботанич. журн., № 1, 1948.
2. " Новая ископаемая флора из плиоценовых отложений Волжско-Камского края. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ. 1949.
3. " О жизни и работе А. Я. Гордягина. Уч. записки КГУ, т. 99, кн. 6, 1933.
4. " Развитие растительных ландшафтов СССР в третичное время. Природа, 1—2, 1941.
5. " Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Уч. записки КГУ, т. 108, кн. 3, 1948.
6. Горбачевская М. П.—Опыт выделения различных генераций пыльцы в межстадиальных отложениях у с. Ильинского по степени минерализации пыльцы. Конф. по споро-пыльцевому анализу МГУ, Москва, 1948.
7. Гричук В. П. и Заклинская Е. Д.—Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. Москва, 1948.
8. Ильин М. М.—Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири. Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.—Л., 1941.
9. Клеопов Ю. Д.—Развитие флоры широколистенных лесов европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, т. I, 1941.
10. Козо-Полянский Б. М.—В стране живых ископаемых. Изд. Мол. Гвардия, 1936.
11. Криштофович А. Н.—К истории растительности бассейна Северной Двины и Закавказья. Бот. журн., т. 24, вып. 5—6, 1939.
12. " Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. главн. бот. сада, т. 29, 1930.
13. " Сарматская флора с р. Крышки. Тр. Геолог. комит., в. 98, 1931.
14. " Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Матер. по истории флоры и раст. СССР, т. II, 1947.
15. Мазарович А. Н.—Опыт схематического сопоставления неогеновых и постчетвертичных отложений Поволжья. Изв. АН, вып. 9, 1927.
16. Никитин П. А.—О послемоноческих изменениях растительности и климата на территории Воронежской губ. Дневн. III-го Всесоюз. Съезда ботан., Москва, 1928.
17. " Семенная миоценовая флора у г. Томска. Докл. АН СССР, Новая серия, т. III, № 3, стр. 133—136.
18. Никитин Б. А.—Четвертичная флора низового Поволжья. Тр. комиссии по изуч. четверт. периода, т. 3, в. I, 1933.
19. Палибин И. В.—Этапы развития флоры прикаспийских стран. Изд. АН, 1936.
20. Пименова Н. В.—Сарматская флора Амвросиевки. Киев. Дисс., 1941.
21. " Флора третичных писковиков правобережья УССР. Тр. инст. геол., Киев, 1937.
22. Покровская И. М.—О стратиграфическом положении глини с макклинтокиями с р. Лозьвы на Сев. Урале. Тр. инст. геол. наук, вып. 88, геол. серия, № 26.
23. Спрыгин И. И.—Реликтовые растения Поволжья. Матер. по истории флоры и растит. СССР, т. I, 1941.
24. Сукачев В. Н.—Исследование четвертичных отложений Нарымского края. Экспед. АН СССР, 1934.
25. Чигуряева А. А.—К зайсанской третичной флоре Ашутаса. Докл. АН СССР, Новая серия, т. LXI, № 2, 1948.
26. Янишевский М. Э.—О миоценовой флоре окрестностей г. Томска. Тр. геол. ком. Новая серия, 131, 1915.
27. Brockman-Jeroch H. Zwei Grundlagen der Paleophytogeographia. Bot. Jahrbücher. Bd. 50, s. 203. 1925.
28. Chaney R. W., Condit C., Axelrod D. Pliocene Floras of California and Oregon. Washington, 1944, pp. 1—407, with 4 fig. and 64 plates.
29. Depaup J. Recherches sur la flore plioçene de la vallée du Rhône. Ann. des Sc. Nat. Botanique. 10 série, 1922.
30. Emberger L. Les plantes fossiles dans leur rapports avec le vegetaux vivants. Paris, 1944.
31. Koslowska A. La flore interglaciale des environs de Krakow 1926. Acta Soc. Bot. Polonae. Vol. 1. p. 215—218.
32. Mädler K. Die pliocene Flora von Frankfurt am Main. Frankfurt, 1939.
33. Stojanoff und Stefanoff. Beitrag zur Kenntnis der Pliocenflora der Ebene von Sofia. Zeitsh. der bulgarischen Geol. Gesellschaft. Jahrg. 1, H. 3, 1939.
34. Szafer W. Eine pliocene Flora in Kroscienko am Dunajec. Bull. de l'Academ. Polon. d. Sc. et Lettr. ser. W. 1938.
35. Szafer W. The pliocene Flora of Kroscienko in Poland. Rozpr. Widzialu matemat. przyrodnic. Polsk. Akad. T. 72, 1946.

А. В. ЛУКИН

ВОЗРАСТ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ
ЖИЗНИ РЫБ, КАК ОДИН ИЗ ФАКТОРОВ БОРЬБЫ ЗА
СУЩЕСТВОВАНИЕ

В работе устанавливается зависимость между возрастом полового созревания, размерами и продолжительностью жизни рыб Средней Волги. Дается объяснение значений установленных закономерностей в борьбе вида за существование.

Среди многих исследователей широко распространено мнение, что выяснение предельного возраста рыб не представляет интереса, т. к. при современном уровне техники лова, рыбы почти не имеют никаких шансов дожить до естественной старости. Такого рода указания мы встречаем не только в специальных статьях (см. Баранов, 1925), но и в учебниках (Суворов, 1940). Анализ промысловых уловов убеждает нас в ошибочности такого взгляда.

Даже в тех местах, где промысел развит наиболее интенсивно, как, например, на Северном Каспии, известны случаи поимки крупных старых рыб, достигших предельного возраста и потерявших способность к размножению. Для леща такие данные мы находим у Терещенко (1917). Дрягин (1940) в статье, посвященной яловости у рыб, указывает, что по мнению Солдатова и Державина воспроизводительная способность у самых старых особей осетровых рыб прекращается. Так обстоит дело у видов, отличающихся большой продолжительностью жизни и являющихся объектом весьма интенсивного промысла. Не подлежит сомнению, что виды с более коротким жизненным циклом имеют еще больше возможностей достичь предельного возраста. Наряду с этим совершенно очевидно, что многие рыбы, играющие весьма серьезную роль в жизни водоемов, как конкуренты и враги более ценных промысловых видов, но не достигающие крупных размеров, слабо подвержены воздействию человека, и многие из них достигают естественной старости.

В правильности нашего утверждения, что даже при наличии промысла часть рыб доживает до предельного возраста, мы убеждаемся также и при анализе соответствующего материала.

В районах малого рыболовства, где промысел на большинстве водоемов развит значительно слабее, рыбы имеют больше шансов достигнуть естественной старости. Здесь, следовательно, должны выступить более отчетливо те закономерности, которые существуют в естественных условиях между продолжительностью жизни рыб и другими важными экологическими особенностями видов, населяющих эти водоемы.

Значение закономерностей, определяющих продолжительность жизни рыб, имеет чрезвычайно важное теоретическое и практическое значение. Выяснение роли этого фактора в процессе приспособления

организма к условиям существования, выявление экологической значимости наблюдающихся при этом закономерностей дают нам ключ к пониманию того, что происходит в природе. Это позволяет учесть влияние на состояние запасов тех изменений в окружающей среде и в самом стаде, которые имеют место в результате деятельности человека и которые, в конечном счете, определяют состояние рыбных запасов и эффективность промысла. Только таким путем мы можем найти путь к правильному освоению водоемов и наметить мероприятия по регулированию численности рыбного населения. Решение всех этих вопросов является особенно актуальным в настоящее время в связи с задачами, поставленными перед рыбным хозяйством четвертым пятилетним планом и намечающимся коренным изменением режима многих важных промысловых водоемов в результате их промышленного использования.

До последнего времени специальных исследований, посвященных всестороннему изучению интересующего нас вопроса, не было. Наряду с этим во многих работах мы встречаем вполне определенные высказывания, из которых с полной очевидностью следует, что между продолжительностью жизни рыб, возрастом их полового созревания, их размерами и весом существует некоторая зависимость. Сам же факт такого рода высказываний лишний раз подчеркивает значимость затронутой нами темы для разрешения целого ряда теоретических и практических вопросов.

Фультон (Fulton, 1906) и Дрягин (1934) устанавливают, что между размерами рыб в момент достижения ими половой зрелости и предельной величиной этого признака существует определенная зависимость. Дрягин считает, что наименьшие размеры, при которых рыба может размножаться, примерно в два раза меньше наибольших размеров, обычных для данного вида.

Леа (Lea, 1919) для сельди и Зунд (Sund, 1911) для кильки допускают, что медленно растущие особи достигают половой зрелости позднее и отличаются большей продолжительностью жизни. Чугунов (1928) приводит ряд фактов, подтверждающих то обстоятельство, что в результате запуска рыболовства вобла в Сев. Каспии стала расти медленнее, половой зрелости она стала достигать позднее и увеличился возраст рыб.

Аверинцев (1933) отмечает, что в разных водоемах половая зрелость рыб одного и того же вида наступает в разном возрасте. В тех случаях, когда половая зрелость наступает поздно, рыбы отличаются большей продолжительностью жизни.

Мейснер (1933) допускает, что наиболее поздно достигают половой зрелости крупные, ведущие одиничный образ жизни рыбы (белуга, калуга, осетр), а рыбы стайные гораздо более скороспелы: они достигают зрелости в возрасте 2, 3 и 4 лет. Еще более скороспелы снеток и хамса (анчоус), которые начинают размножаться, не достигнув возраста 1 года.

Несмотря на такого рода вполне определенные высказывания, до последнего времени не было попыток обобщить полученные данные, не было и специальных исследований, затрагивающих проблему в целом. Во многих работах предельному возрасту рыб не уделялось должного внимания, благодаря чему фактический материал очень беден. При выяснении времени полового созревания ограничивались тем, что исследовали возраст размножающихся особей, пойманных на местах нереста. При этом не учитывалось то обстоятельство, что неполовозрелые рыбы обычно к местам нереста не подходят. Поэтому полученные данные не давали исчерпывающей характеристики вопроса и зачастую приводили к ошибочным выводам. Так, например,

мнение, что многие рыбы мечут икру не ежегодно, основывается обычно на том, что среди рыб одинаковых размеров встречаются как яловые, так и половозрелые особи. В действительности же часто имеют место иные соотношения: рыбы после наступления половой зрелости мечут икру ежегодно, а наличие среди крупных экземпляров яловых особей обусловливается их поздним созреванием. Источником ошибочных выводов явилось недостаточно полное изучение вопроса.

До последнего времени отсутствовали исследования интересующего нас вопроса, охватывающие ихтиофауну определенных водоемов полностью. Обычно изучался какой-либо один объект, имеющий промысловое значение. Это также не могло не отразиться на состоянии вопроса, так как для соответствующих обобщений необходим был более обширный материал, достаточно четко выявляющий роль окружающей среды в широком понимании этого слова. Возможно, что одной из причин отсутствия соответствующих работ является трудность сбора материала, необходимость проведения стационарных наблюдений и недооценка роли так называемых сорных рыб в жизни водоемов.

Наши исследования были начаты в процессе проработки текущей тематики Тат. отд. Всесоюзного н.-и. института озерно-речного рыбного хозяйства. В 1946 г. они проводились под руководством автора в Биологическом институте Казанского филиала Академии наук ССР и являлись одним из разделов исследований, проводимых по экологии рыб Средней Волги. Основной задачей являлось установить закономерности, существующие между возрастом полового созревания, размерами рыб и продолжительностью их жизни. С этой целью мы стремились получить возможно более полную картину путем проведения соответствующих наблюдений над всеми представителями местной ихтиофауны.

Вполне естественно, что не все виды были охвачены исследованием с одинаковой полнотой. Некоторые рыбы, как, например, голавль, встречаются в Волге редко, другие, хотя и ловятся в большом количестве, но в силу малых размеров представлены в уловах, главным образом, старшими возрастными категориями: уклейка, сарушка и др. Наконец, некоторые широко распространенные в Волге рыбы, почти вовсе не берутся промыслом: пескарь, подкаменщик, осетянка, елец и в значительной мере ерш.

Наиболее полно в нашем материале представлены те виды, которые являются широко распространенными и имеют достаточно крупную величину. Рыбы мелкие, достигающие половой зрелости при таких ничтожных размерах, что они в этом возрасте не берутся промыслом, представлены хуже: в некоторых случаях не удалось получить материала для исчерпывающей характеристики минимальных размеров и возрастов, при которых у них наступает половая зрелость. Наконец, виды, встречающиеся в уловах редко, представлены менее полно по сравнению с остальными.

Из 34 видов, размножающихся в Средней Волге и ее приаточных водоемах (не считая каспийской миноги), нам удалось собрать соответствующий материал по 26 видам. Кроме того, по трем видам из семейства вьюновых (вьюн, щиповка, голец) имеющиеся сборы не были использованы в работе, т. к. отсутствовали достаточно надежные способы определения их возраста. Кроме материала, собранного в процессе выполнения темы в 1946/47 г. г. сотрудниками Казанского филиала Академии наук ССР, нами использованы неопубликованные данные Татарского отделения ВНИОРХ и литературные источники по тем видам, которые в этом отношении были изучены достаточно

полно (стерлядь—Лукин, 1941; русский осетр—Петров, 1927; Лукин 1946; белуга—Петров, 1927; Бабушкин—1942; налим—Лукин и Ляхов, 1937).

Объем статьи не позволяет нам привести здесь полностью фактический материал по всем видам¹, затронутым исследованиями, и мы ограничиваемся сообщением основных выводов, иллюстрируя их соответствующим материалом.

Как уже отмечено в начале статьи, принятый в большинстве работ метод определения возраста полового созревания путем проведения наблюдений на местах нереста (см. Мейнер, 1933), не удовлетворяет нашим целям. Чтобы получить правильное представление о количестве половозрелых особей внутри каждой возрастной группы, мы производили свои сборы в то время, когда рыбы одинаковой величины держатся вместе, вне зависимости от состояния половых продуктов. Для большинства видов (карповые, окуневые, щука) наиболее подходящим моментом для отбора проб является поздняя осень. Единственным недостатком сборов этого периода служит то обстоятельство, что у самых мелких, впервые созревающих особей, в отдельных случаях половые продукты бывают слабо развиты, особенно у видов с поздним икрометанием. Несколько иные соотношения имеют место у стерляди: поздней осенью самцы и самки с развитыми гонадами залегают на ямах, и в уловах преобладают, главным образом, яловые рыбы. Поэтому материал лучше собирать несколько раньше.

До последнего времени оставалось неясным, что представляют собой неполовозрелые особи, возраст которых значительно превосходит возраст массового полового созревания рыб данной популяции (см. Дрягин, 1940): имеем ли мы дело с поздним наступлением зрелости, является ли здесь яловость результатом каких-либо ненормальных физиологических порядка или рыбы потеряли свою воспроизводительную способность в результате старости? При выяснении этого вопроса мы руководствовались следующим. Для каждого вида составлялись таблицы, показывающие размеры, возраст и состояние половых продуктов (такие данные мы приводим для леща, окуня и щуки в табл. 1, 2, 3). В тех случаях, когда неполовозрелые яловые особи встречались в нескольких возрастных группах подряд, давая закономерное снижение встречаемости с возрастом, мы считали, что мы имеем дело с неодновременным половым созреванием. В правильности такого заключения нас убеждает то обстоятельство, что во всех пробах рыбы после достижения ими некоторого предельного возраста, как правило, оказывались половозрелыми. В тех же случаях, когда яловые особи, изредка, встречались в таком возрасте, когда все рыбы, даже более мелкие, оказывались зрелыми, можно было предполагать, что мы имеем дело с явлением другого порядка. Повидимому, причины яловости здесь были обусловлены ненормальным развитием гонад, но во всяком случае не явились результатом старения (в этом случае мы имели бы увеличение яловости с возрастом, чего в действительности не наблюдалось). Только у стерляди в сборах 1946 г. нами было встреченено несколько яловых самцов в возрасте от 10 до 14 лет. Возможно, что в этом случае мы имели дело со старыми рыбами, у которых прекратилось развитие половых продуктов. Интересно отметить, что Кугель (Kugel, 1942) отмечает массовую гибель самцов уклейки после нереста. Если эти наблюдения правильны, то гибель рыб от естественной старости может иметь место без того, чтобы они предварительно теряли свою воспроизводительную способность.

Переходим теперь к изложению полученных результатов.

¹ Частично соответствующие данные приведены в нашей работе по экологии осетровых Средней Волги (часть II).

Возраст полового созревания

Возраст, при котором происходит половое созревание отдельных представителей волжской ихтиофауны, характеризуется очень широкими пределами¹. Раньше всех зрелость наступает у овсянки (*Leuciscus delineatus*): основная масса рыб этого вида начинает размножаться в возрасте одного года. Позднее всех приступает к икрометанию белуга, большинство самок которой, по данным Бабушкина, становится половозрелым на 15—27 году жизни. Это обстоятельство в значительной мере способствует выяснению тех закономерностей, которые нас интересуют.

Для всех исследованных видов характерно то, что возраст полового созревания подвержен очень сильным индивидуальным колебаниям. Обычно возраст наиболее позднего наступления половозрелости примерно в два раза больше возраста самых молодых, впервые приступающих к размножению особей. Такого рода соотношения имеют место у представителей всех исследованных нами семейств. Для иллюстрации сказанного приводим несколько таблиц, где показаны соответствующие данные по лещу (табл. 1), окуню (табл. 2), и щуке (табл. 3).

Лещ. Размеры, возраст и степень половой зрелости самок (август 1946 г. Тетюши).

Таблица 1

Возраст	Степень зрелости	Длина до конца чешуйчатого покрова (см)										n	итого			
		28,5	30,5	32,5	34,5	36,5	38,5	40,5	42,5	44,5	46,5	48,5	50,5	52,5	54,5	56,5
6 +	Неполов.	1	1	1	—	1										4
	Половоз.			1	1											6
7 +	Неполов.	1	1	1												3
	Половоз.		2	2	—	1										5
8 +	Неполов.		2	1	2											5
	Половоз.		3	2	7	1										18
9 +	Неполовоз.															4
	Половоз.					1	2	1								4
10 +	Неполов.					1										1
	Половоз.					1	3	1	3							8
11—17	Половоз.					2	3	3	2	—	3	—	1			14
	Итого:	1	1	9	8	10	6	7	5	6	2	—	3	—	1	59

Причелание: В пробе 1946 г. неполовозрелые самцы встречались до 9-летнего (8+) возраста; кроме того, один яловый самец оказался 13-летним (12+).

Кроме данных, приведенных в табл. 1, мы располагаем еще материалом Тат. отд. ВНИОРХ, собранным весною 1939 г. около устья

¹ Ряд данных по этому вопросу приводится в нашей работе по экологии осетровых Средней Волги, ч. II.

Свияги. В этих сборах самые молодые половозрелые самцы имели возраст 5 лет, а самки — 6 лет. Таким образом, у волжского леща самцы частично становятся половозрелыми примерно на год раньше, чем самые скороспелые самки.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что среди рыб одного возраста и одинаковых размеров встречаются как половозрелые, так и неполовозрелые особи. Аналогичные указания мы находим у Терещенко (1917) для леща полупроходного (Сев. Каспий).

Окунь. Размер, возраст и степень половой зрелости (пойма Волги около Свияжска. Зима 1946-47 г.)

Таблица 2

Пол	Возраст	Стадия зрелости	Длина до основания лучей хвостового плавника (см)												Итого					
			5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
♂♂	0+	Неполов.	13	4														17	17	
		Неполов.			1	2												3	9	
	1+	Половоз.				5	1											6		
	2+ и старше	Половоз.						1	4	13	11	9	3					41	41	
♀♀	0+	Неполов.	3	8														11	11	
	1+	Неполов.		1	7	1												9		
		Половоз.																	9	
	2+	Неполовоз.				2	1		3	2								8	14	
		Половоз.							1	4		1						6		
	3+	Неполов.						1	1									2	11	
	4+, 5+	Полов.							2	3		4						9		
Итого: ♂, ♀			16	13	8	8	1	2	2	4	20	21	12	8	—	1	—	—	117	117

Самки окуня начинают созревать на год позднее самцов. В то время как самцы в основной массе становятся половозрелыми к концу второго и третьего годов, самки становятся зрелыми в возрасте трех, четырех и пяти лет. Здесь по сравнению с лещом более четко выражена большая растянутость периода созревания у самок по сравнению с самцами, т. к. этот процесс протекает в более молодом возрасте.

Шука, так же как и окунь, является представителем таких рыб, у которых половая зрелость самцов наступает раньше, чем у самок. Большинство самцов созревает к концу второго года жизни. Только особи с замедленным ростом (их в наших условиях немного) отстают на один год от основной массы. Некоторые самки становятся половозрелыми к концу второго года жизни (35%), но подавляющее большинство созревает в возрасте трех лет (52%) и только около 13% рыб достигает зрелости к концу четвертого года. Так же как и у леща для нашего материала характерно, что среди рыб одинаковых размеров и возрастов встречаются неполовозрелые и половозрелые особи. Это особенно четко выражено у более молодых шук.

Шука. Размеры, возраст и степень половой зрелости самок из неводных уловов (октябрь, 1945 г. Тетюши)

Таблица 3

Возраст	Зрелость	Длина до конца чешуйчатого покрова (см)										п	Итого
		25	30	35	40	45	50	55	60	65	70		
1+	Неполов.	4	8	1	—	—	—	—	—	—	—	13	20
	Половоз.	2	3	2	—	—	—	—	—	—	—	7	
2+	Неполов.	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2	15
	Половоз.	—	—	2	5	6	—	—	—	—	—	13	
3+...5+	Половоз.	—	—	1	—	7	2	4	3	1	—	18	18
	Итого:	—	6	12	6	6	13	2	4	3	1	—	53

Примечание: Все самцы в нашем материале были крупнее 25 см и оказались половозрелыми; возможно, что у рыб с худшим ростом (которые могли уйти сквозь ячю невода) половозрелость наступает на год позднее.

Во всех приведенных выше примерах установленная нами зависимость, характеризующая индивидуальную изменчивость возраста, при котором наступает половая зрелость у рыб, выражена очень ясно. Такие же соотношения имели место и у других исследованных видов. Анализ литературных данных позволяет нам сделать допущение, что указанная закономерность имеет место и в других водоемах (за исключением видов, мечущих икринки один раз в жизни). Так, для уклейки и ряда других озерных рыб мы находим нужные сведения у Ярнфельта (Järnefelt, 1921—23), по лещу в работе Терещенко (1917) и Дементьевой (1945), по осетровым в цитированных выше работах Бабушкина, Лукина, Петрова, по треске у Сивертсена (Sivertsen 1935, цитир. по Мейену — 1944) и т. д.

Приведенные в таблицах 1, 2 и 3 данные указывают также на то, что возраст, при котором наступает половая зрелость только отчасти определяется временем, необходимым для достижения рыбой определенных размеров: во многих случаях самые крупные неполовозрелые особи оказываются на много больше и старше мелких производителей. Мы подчеркиваем это обстоятельство, т. к. некоторые исследователи склонны считать, что наступление половой зрелости у рыб связано с достижением ими определенных размеров. Для того, чтобы показать, какие соотношения имеют место между размерами половозрелых и яловых рыб, приводим таблицы 4, 5 и 6.

Заканчивая на этом обзор наших исследований, посвященных изучению возраста, при котором наступает половая зрелость, считаем необходимым отметить ту большую индивидуальную изменчивость, которая характеризует как возраст, так и размеры рыб, впервые созревающих. Такая большая изменчивость свойственна также и другим признакам, связанным с размножением и является, повидимому, свойством, которое позволяет популяции быстро приспособливаться к изменению условий существования.

Леиц. Размеры и степень половой зрелости в августовских пробах (Гемпиши, 1946).

Таблица 4

Пол	Зрелость	Длина до конца чешуйчатого покрова (см)										n	
		28,5—30,5—32,5			34,5—36,5			38,5—40,5			42,5—44,5		
46,5—48,5		50,5—52,5		54,5—56,5									
♂ ♂	Неполов. Половоз.	2 —	1 1	1 9	1 9	7 —	5 —	1 2	7 5	— 3	— 1	— —	— —
♀ ♀	Неполов. Половоз.	1 —	1 —	4 5	3 5	2 8	2 4	— 7	— 5	— 6	— 2	— 3	— 1

Окунь. Размножение и степень половой зрелости в зимних пробах (По итогам Волги около Свияжска. Зима 1946/47 г.)

Таблица 5

Пол	Зрелость	Длина до основания лучей хвостового плавника																		n	
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
♂ ♂	Неполов. Половоз.	13	4	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	
♀ ♀	Неполов. Половоз.	3	9	7	1	—	2	1	—	—	—	4	4	1	—	—	—	—	—	30	
		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	7	3	5	5	1	—	—	1	22

Все это отмечено в трудах самцов и птиц самок ввиду плохой видимости головных колец.

Причины различий в степени половой зрелости в осенних пробах (Темрюк, X, 1945 г.)

Пол	Зрелость	Длина до конца чешуйчатого покрова (см)							п	
		25 — 30 — 35 — 40 — 45 — 50 — 55 — 60 — 65 — 70 — 75	—	—	—	—	—	—		
♂♂	Полов.	7	13	9	11	8	1	—	2	—
♂♂	Неполовоз. Половоз.	4 2	10 3	1 5	1 5	1 5	13 2	— 4	— 4	— 1

Приимечание. У ягнуш-самок и одногодка самца возраст определить не удалось из-за плохой видимости головных колец.

Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб

Имеющиеся в нашем распоряжении данные позволяют утверждать, что между продолжительностью жизни рыб и возрастом их полового созревания существует определенная зависимость. Она заключается в том, что обычно в уловах встречаются рыбы, возраст которых не превышает удвоенного возраста полового созревания. Наряду с этим изредка вылавливаются особи более старые, продолжительность жизни которых приближалась к трехкратному возрасту полового созревания. Для ряда волжских рыб соответствующие данные приводятся в нашей работе по экологии осетровых. Последующие исследования значительно дополнили список изученности видов и подтвердили правильность сделанного заключения. Поясним сказанное несколькими примерами.

Овсянка достигает половой зрелости в возрасте одного, редко двух лет (самцы и самки). Старше трех лет эти рыбы в наших пребах не встречались.

Ерш. Как самцы, так и самки в подавляющем большинстве достигают зрелости к концу второго года жизни. Самые старые самцы в нашем материале имели возраст 5, а самки 6 лет.

Таблица

Соотношение полов у крупных щук

Лещ. Самцы достигают зрелости в возрасте 5—10 лет, самки в возрасте 6—11 лет. Самые старые самки оказались 22—24-летними, самцы—18-летними.

Берш. Половая зрелость у самцов и самок наступает в возрасте 3—5 лет. Самые старые рыбы как самцы, так и самки оказались 9-летними.

Язь. Половая зрелость у самцов наступает в возрасте 4—6 лет, самок—5—9 лет. Самые старые самки оказались 13-летними, самцы—14-летними.

Правильность установленной нами закономерности подтверждается также анализом возрастного состава тех видов, у которых половая зрелость у самцов и самок наступает не одновременно. Так, например, среди крупных и старых щук очень редко встречаются самцы (см. табл. 7). То же мы имеем у стерляди и других осетровых, у многих карловых (напр. серушка), у окуня и др.

В ряде случаев (стерлядь, окунь, щука и др.) самцы и самки отлавливаются одинаково интенсивно, и отсутствие в уловах старых и крупных самцов не может быть объяснено влиянием промысла. Отмеченное обстоятельство указывает на то, что часть рыб погибает, достигнув предельного возраста.

Отмеченное выше обстоятельство было известно давно, но до последнего времени не находило себе объяснения.

В правильности нашего заключения о зависимости продолжительности жизни рыб от возраста полового созревания нас убеждают также и литературные данные. Так, например, лещ, который созревает в Аральском и Каспийском морях значительно раньше, чем в Волге, имеет меньшую продолжительность жизни и полностью удовлетворяет приведенной выше закономерности (см. соответствующие данные, приводимые в работах Дементьевой—1945, Терещенко—1947, Дмитриева—1936, Кагановского—1927, Морозовой (по Никольскому)—1940).

Аналогичные соотношения имеют место у донского судака (Чугунова—1931), у трески Авачинского залива (Полутов—1936) и многих других рыб.

Известно, что с изменением условий обитания меняется темп роста рыб и время их полового созревания (Мейснер—1933, Васнецов—1947 и др.). Весьма показательно, что в связи с этим меняется также и продолжительность жизни представителей одного и того же вида в разных водоемах. Это было отмечено в свое время Аверинцевым (1933), а приведенные выше данные по лещу показывают, что происходящие при этом изменения не нарушают установленной нами зависимости.

Возраст полового созревания и размеры рыб

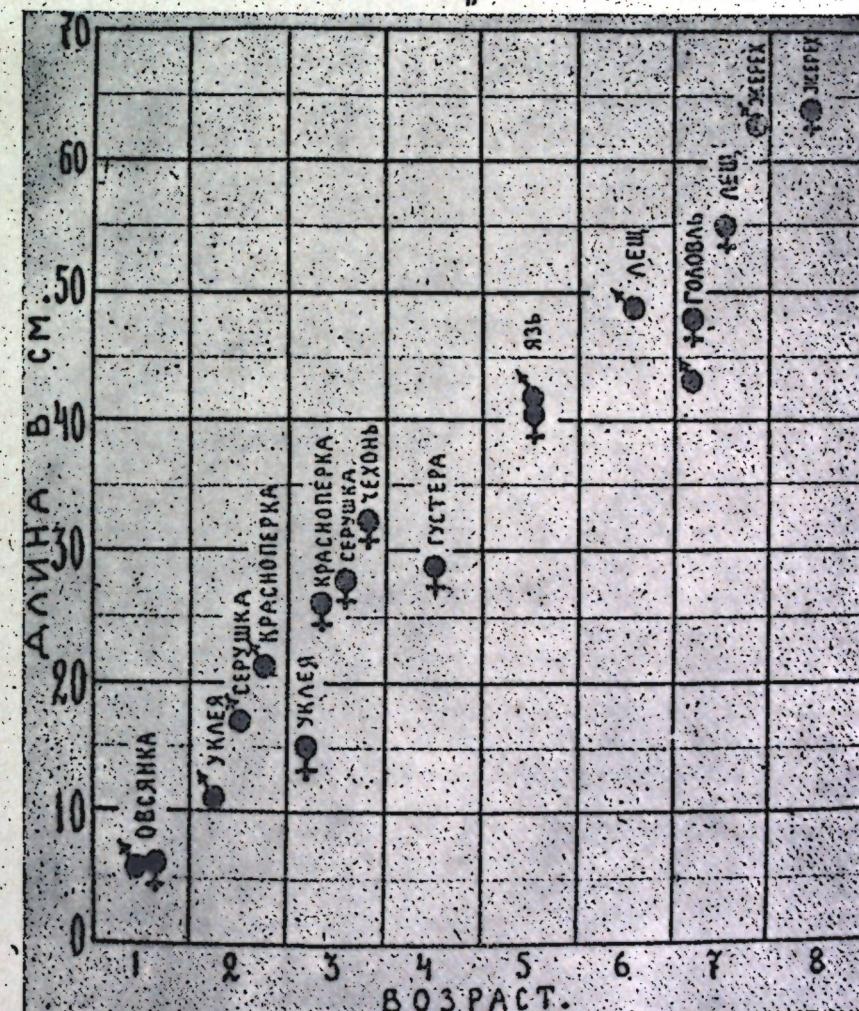
Вопрос о тех взаимоотношениях, которые существуют между размерами рыб и возрастом их полового созревания подробно не изучался, хотя по этому поводу и имелись определенные высказывания (см. Мейснер, 1933, стр. 84).

Для того, чтобы получить некоторый материал для выяснения указанных соотношений, мы воспользовались данными по тем рыбам, которые были представлены в наших сбоях достаточно полно. При этом оказалось наиболее целесообразным сгруппировать все имеющиеся наблюдения по семействам. Наибольшим количеством данных мы располагаем по карловым—10 видов, затем идут окуневые—4 вида и осетровые—3 вида. Остальные семейства представлены по одному виду каждое (щука, налим) и не могли быть использованы нами.

Данные по карловым рыбам мы приводим для наглядности графически (см. табл. 8). Здесь чрезвычайно отчетливо заметно, что

между возрастом, полового созревания и предельными размерами рыб имеется вполне определенная зависимость: чем позднее рыбы

Таблица 8



Возраст массового созревания и предельные размеры рыб.

Возраст полового созревания и предельные размеры рыб в учтенных уловах у окуневых

Таблица 9

Вид	Пол	Возраст полового созревания (число полных лет)	Максимальная длина (до основ. лучей С) в см
Ерш	♂	2	12,6
	♀	2 (3)	15,0
Окунь	♂	2,3	27,0
	♀	3 (4,5)	39,8
Берш	♂	3 (4,5)	40,0
	♂	3 (4,5)	46,0
Судак	♂	(4) (5) 6?	80,0
	♀	(5) 6?	80,0

становятся зрелыми, тем более крупных размеров они достигают. Этим можно объяснить то обстоятельство, что все наиболее ценные представители семейства карловых (так наз. крупный частик) являются позднеспелыми.

Аналогичные соотношения имеют место и у окуневых (см. табл. 9). Для осетровых мы располагаем такими данными (табл. 10).

*Возраст полового созревания и предельные размеры рыб в учтен-
ных уловах осетровых (по данным Бабушкина, Лукина и Петрова)*

Таблица 10

Вид	Пол	Возраст полового созревания	Максимальная длина (абсолютная в см.)
Стерлядь	♂	3—(8)	75 (Лукин)
	♀	(5) 7—10 (12)	90 (Лукин)
Осетр русский	♂	(10) 12—15 (?)	200 (Петров, 1927,
	♀	(12) 14—17 (?)	280 стр. 188)
Белуга*	♂	(12) 15—18 (?)	242 (Петров, 1927, стр. 213)
	♀	(15) 16—27 (?)	292

Все перечисленные выше данные получены в результате изучения рыбного населения Средней Волги. Исследованием были охвачены все доступные для нас виды. Факты показывают, что между возрастом полового созревания и рядом свойств, имеющих первостепенное значение в жизни рыб, существует ясно выраженная зависимость. Она заключается в следующем.

1. Возраст полового созревания подвержен сильным индивидуальным колебаниям: внутри популяции рыбы, наиболее поздно созревающие, примерно в два раза старше особей, созревающих в наиболее раннем возрасте.

2. В промысловых уловах обычно встречаются рыбы не старше двухкратного возраста полового созревания. Предельный возраст рыб не превышает трехкратного возраста полового созревания. В случае изменения условий существования, вызывающих ускорение или замедление процесса полового созревания рыб одного и того же вида, отмеченная закономерность сохраняется.

Исключением из этого правила являются рыбы, мечущие икру один раз в жизни.

3. Внутри одного и того же семейства виды, созревающие в половом отношении раньше, отличаются меньшими размерами по сравнению с рыбами позднеспелыми.

4. Все перечисленные выше признаки — возраст полового созревания, продолжительность жизни отдельных особей и предельные размеры, ими достигаемые, — подвержены сильным индивидуальным колебаниям.

Какое же значение имеют все перечисленные выше свойства в борьбе вида за существование, и как можно их использовать в интересах рыбного хозяйства?

Наличие широко идущей индивидуальной изменчивости экологических признаков вида, связанных с процессом воспроизводства стада, является результатом обитания рыб в водной среде и отсутствия у них способности противостоять многим неблагоприятным изменениям окружающей среды. Прежде всего следует отметить кратковременность (в историческом аспекте) существования как самих

* Одна белуга в возрасте 72—78 лет имела абсолютную длину равную 424 см.

континентальных водоемов, так и того комплекса факторов, который определяет условия обитания рыб в тот или иной период жизни водоема. Не меньшее значение имеет также степень влияния воздушной среды (метеорологические факторы) на режим водоемов. В силу неизменности погоды, в продолжении короткого отрезка времени могут происходить весьма резкие колебания в условиях существования. Они сказываются не только непосредственно на самих рыбах, но могут также вызывать весьма серьезные изменения и в биологическом окружении. В этих условиях большое значение для сохранения вида или популяции могут иметь место те свойства, которые обычно или не давали никакого преимущества, или же оказывались даже вредными. Этим самым следует объяснить такие значительные отклонения в индивидуальных особенностях наших рыб, которые позволяют виду не только сохранить свое значение при временном колебании условий существования, но и в тех случаях, когда эти изменения носят более серьезный и длительный характер. Наличие большого количества особей, отклоняющихся в ту или иную сторону от "нормы" является тем материалом, за счет которого естественный отбор создает новую по своим экологическим свойствам популяцию данного вида, приспособленную к существованию в несколько иных условиях, чем исходная.

Эти же самые свойства широкой индивидуальной изменчивости могут быть использованы в целях рыбного хозяйства. Особенно богатые перспективы в этом направлении намечаются сейчас, в годы четвертой Сталинской пятилетки, когда на смену старым, не оправдавшим себя методам воспроизводства запасов, внедряются в практику новые, основанные на получении большего количества жизнестойкого потомства, от меньшего количества производителей. К числу таких работ следует отнести организацию нерестово-вырастательных хозяйств путем приспособления естественных водоемов, проведение работ по выдерживанию молоди до стадии сеголетков и ряд других. Относительно небольшое количество производителей, с которым приходится в этих случаях иметь дело, позволяет более тщательно подходить к их отбору и использовать именно тех особей, которые являются носителями хозяйствственно ценных свойств.

Не меньшее значение будет иметь селекция и при внедрении в практику прудового хозяйства новых объектов, за счет освоения пригодных для этой цели представителей "дикой" ихтиофауны, населяющей просторы нашей необъятной родины. Совершенно справедливо как устно (Суворов, 1947), так и в печати (Ильин, 1947) указывается, что существующие объекты культурного рыбоводства (карп, форель и некоторые другие) не могут обеспечить полного освоения всего разнообразия естественных и искусственных водоемов, которыми так богата наша родина. Необходимо расширить список видов, пригодных для этой цели, а при проведении соответствующих работ учесть, что путем продуманного отбора можно значительно повысить хозяйственное значение качества тех рыб, которые будут внедряться в производство.

Возраст, при котором наступает половая зрелость, имеет большое значение в борьбе вида за существование. Совершенно очевидно также, что результат воздействия человека (как прямого, путем промысла, так и косвенного, в результате изменения условий существования) в значительной мере определяется тем, когда наступает половая зрелость у основной массы особей данной популяции.

Виды с коротким жизненным циклом, у которых, как мы уже видели, половая зрелость наступает рано, обладают способностью

быстро восстанавливать свою численность: при наличии соответствующих условий они могут в течение нескольких лет размножаться в огромных количествах. С другой стороны, нужно отметить, что неблагоприятные условия окружающей среды очень сильно отражаются на эффективности воспроизводства и численности стада этих рыб, т. к. в нересте участвует ограниченное число (1—2) возрастных групп производителей. При неблагоприятном стечении обстоятельств, вызывающих гибель приплода данного года, воспроизводительная способность стада резко снижается, т. к. сильно уменьшится стадо производителей. Перечисленные выше свойства позволяют этой категории рыб осваивать в короткие сроки вновь возникающие водоемы. В тех случаях, когда существование таких водоемов непродолжительно, только рыбы с коротким жизненным циклом найдут в них подходящие условия для обитания.

В ином положении находятся рыбы, достигающие крупных размеров, половая зрелость которых наступает поздно. В случае резкого снижения численности этих рыб в результате каких-либо неблагоприятных обстоятельств, пройдет много времени, прежде чем стадо восстановится до первоначальных размеров. Такого рода явление мы наблюдаем сейчас на Волге, где в результате заморов имела место массовая гибель многих ценных промысловых видов (см. Лукин, 1945). Когда создались нормальные условия для зимовки, очень быстро восстановились запасы рыб скороспелых, напр., чехони, в то время как стерлядь, половая зрелость которой (у самок) наступает впервые в возрасте 7—12 лет, до сих пор встречается в значительно меньших количествах, чем до заморов.

С другой стороны, запасы крупных, позднеспелых видов подвержены гораздо меньшей степени воздействию временных факторов. Даже в случае гибели поколений 1—2 лет, всегда остается достаточно мощное стадо производителей, обеспечивающих более или менее нормальное пополнение запасов.

Таким образом, следует, что рыбы крупные оказываются приспособленными к существованию в таких водоемах, где в течение длительного времени среда не испытывает значительных изменений.

Из всего сказанного видно, что восстановительная способность популяции обратно пропорциональна возрасту полового созревания (вполне естественно, что это имеет место при сравнении видов, сходных по своему образу жизни).

С другой стороны, мы видели, что более устойчивое состояние запасов свойственно рыбам, у которых половая зрелость наступает поздно. Это обусловлено тем, что здесь в размножении участвует несколько поколений производителей. Чем позднее у данной популяции или вида наступает половое созревание, тем большее количество производителей разных возрастов будет участвовать в нересте. Выпадение одного-двух поколений будет здесь отражаться менее болезненно, чем у тех видов, где половая зрелость наступает рано. Таким образом, показателем устойчивости запасов, в смысле их большей независимости от временных неблагоприятных изменений окружающей среды, служит возраст полового созревания.

Если взять крайние случаи рассмотренных нами явлений (возраст полового созревания и его значение для воспроизводства запасов и сохранения численности стада), то мы должны будем прийти к заключению, что мы имеем здесь два примера различного приспособления организмов, дающих в конечном итоге возможность виду сохранить свое существование.

1. Рыбы скороспелые и мелкие обеспечивают свою численность тем, что обладают наиболее высокой восстановительной способ-

ностью. Этим путем ими обеспечивается также возможность быстрого освоения водоемов и создаются условия для обитания там, где рыбы позднеспелые оказываются неприспособленными. С другой стороны, численность этих рыб подвержена очень сильным колебаниям под влиянием кратковременных неблагоприятных изменений условий обитания.

2. Рыбы позднеспелые и крупные. Сохранение численности стада обеспечивается тем, что в размножении принимает участие большое количество производителей разных возрастов, и что каждая самка откладывает икру несколько раз в жизни. Эти рыбы приспособлены к существованию в водоемах, длительное время сохраняющих основные свои свойства неизменными.

Указанные выше особенности, определяющие различные пути, по которым идет приспособление и сохранение численности популяции у рыб, в известной мере обусловлены теми размерами, которых достигают половозрелые особи.

Рыбы мелкие нуждаются в меньшем количестве пищи, чем крупные особи. Это позволяет им осваивать такие участки водоемов, которые не могут быть пригодны для других рыб. Раннее наступление половой зрелости обеспечивает меньший отход в период созревания. В силу этого большее количество рыб достигает зрелости и принимает участие в размножении, чем обеспечивается нормальное пополнение стада, несмотря на небольшую абсолютную плодовитость отдельных особей.

У рыб крупных, достигающих половой зрелости поздно, естественный отход за счет выедания хищниками и смертность от болезней должны быть больше, а количество особей, достигающих зрелости меньше, чем у видов мелких. Поэтому для поддержания численности стада они должны обладать способностью производить больше молоди. Это достигается тем, что крупные рыбы имеют большую абсолютную плодовитость и тем, что отдельные производители участвуют в нересте несколько лет подряд. При этом, чем позднее в данной популяции наступает половая зрелость, тем большее число раз участвует в нересте каждый производитель. Если мы назовем произведение средней индивидуальной плодовитости на число нерестов в жизни рыб данной популяции плодовитостью популяции, то можно сказать, что для рыб позднеспелых характерно более высокое значение этой величины (подробно этот вопрос нами разбирается во II части работы по экологии осетровых Средней Волги).

Таким образом, факт, что между размерами рыб, продолжительностью их жизни и возрастом полового созревания существует определенная зависимость, находит себе объяснение. Экологическое значение этой зависимости заключается в том, что для поддержания нормальной численности стада позднеспелые виды нуждаются в более высокой плодовитости популяции по сравнению с рыбами, сходными с ними по образу жизни, но созревающими в более молодом возрасте. Это достигается тем, что абсолютная плодовитость крупных особей больше и тем, что рыбы размножаются большее число раз в жизни.

Какое же значение имеют все перечисленные выше закономерности, и как их следует использовать при рациональной постановке промысла.

Прежде всего следует отметить, что нормальное пополнение стада наиболее ценных промысловых рыб (как правило, крупных и позднеспелых) в естественных условиях обеспечивается тем, что в нересте принимают участие несколько поколений производителей. Организация промысла, отлавливающего значительное количество крупных рыб, снижает плодовитость популяции. Если остальные условия остаются неизменными, то это ведет к уменьшению численности

данного вида. Рыбы же более мелкие, легче ускользающие от орудий лова, в меньшей степени страдают от промысла, и их количество в водоеме возрастает за счет снижения конкуренции со стороны более интенсивно облавливаемых. Еще худшие результаты имеют место в тех случаях, когда под видом борьбы с сорными рыбами, получают широкое применение мелкочайные орудия лова, т. к. в большинстве случаев это ведет к массовому вылову неполовозрелой молоди ценных промысловых видов и еще больше снижает эффективность размножения. В правильности такого заключения нас убеждают данные, приводимые в работах Тюрина (1946) и Дрягина (1947), указывающие на снижение удельного веса ценных промысловых рыб при организации интенсивного облова озер. При этом интересно отметить, что запасы щуки, обладающей высоким показателем восстановительной способности, остаются на одном уровне.

Из всего сказанного следует, что для поддержания промыслового значения ценных видов необходимо или обеспечить участие в нересте достаточного количества производителей, или создать такие условия, при которых эффективность размножения этих видов повысилась. К числу таких мероприятий следует отнести мелиорацию мест нереста, охрану молоди от преждевременного вылова, борьбу с сорной рыбой (особенно с теми видами, которые являются врагами икры и молоди). Объем и направление этих мероприятий определяются специфическими особенностями водоемов и экологическими особенностями покровительствуемых видов.

Борьба с чрезмерным увеличением численности сорных рыб особенно эффективно может быть проведена путем использования в этом направлении хищных рыб, среди которых, как правильно указывает Тюрин, особого внимания заслуживает щука.

Приведенная выше закономерность позволяет также утверждать, что при создании новых водоемов, первое время будут происходить весьма существенные изменения в качественных показателях, характеризующих рыбное население этих водоемов. Сперва в уловах будут преобладать виды скороспелые, отличающиеся высокими показателями восстановительной способности. Среди них важное хозяйственное значение будет иметь щука. По мере подрастания молоди крупных ценных промысловых видов, будет усиливаться стадо производителей последних, и они все больше и больше будут вытеснять другие виды, пока установится динамическое равновесие между отдельными рыбами, населяющими водоем, и определяемое их биологическими свойствами. Рационально проведенные мероприятия в значительной мере могут ускорить этот процесс. Особое внимание следует уделить подбору производителей, приспособленных к размножению в новых условиях. Во многих случаях может оказаться, что местная ихиофауна в этом отношении будет неполноценной и тогда потребуется много времени, чтобы путем естественного отбора из нее выделилась популяция, приспособленная к новым условиям. Наши данные показывают, что этот процесс будет наиболее длительным именно у рыб наиболее ценных в промысловом отношении.

Выводы

1. Между возрастом полового созревания и продолжительностью жизни рыб Средней Волги существует определенная зависимость. Она заключается в том, что обычно в промысловых уловах рыбы оказываются не старше двухкратного возраста полового созревания.

2. Виды мелкие отличаются ранним половым созреванием, коротким жизненным циклом и высокой восстановительной способностью. К этой категории относится большинство сорных рыб.

3. Интенсивный облов производителей ценных промысловых видов, для которых характерны крупные размеры и позднее наступление половой зрелости, снижает воспроизводительную способность популяции. Для поддержания запасов этих видов необходимо проведение специальных работ, в целях повышения эффективности процесса размножения и охраны молоди от преждевременного вылова.

4. Борьба с сорными рыбами, обладающими высокой восстановительной способностью, весьма затруднительна. Во многих случаях весьма эффективным может оказаться использование хищников в целях подавления численности сорных рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С. В. К вопросу об определении сырьевой базы. Рыбное хоз-во, 3, 1933.
- Бабушкин Н. Я. К систематике каспийской белуги. Изв. Азербайдж. н.-иссл. рыбозоологии, 7, 1942.
- Баранов Ф. Рыболовство и предельный возраст рыб. Бюлл. рыбн. х-ва, 9, 1925.
- Васицков В. В. Рост рыб как адаптация. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биолог., нов. серия, LII, I, 1947.
- Дементьев Т. Уточнение процента промыслового выживания леща по нерестовым отметкам на чешуе. Рыби. промышл. СССР, I, стр. 24—27, 1945.
- Дмитриев Н. А. Лещ Азовского моря. Тр. Аз.-Черном. н.-пром. экспед. б, 1931.
- Дрягин П. Размеры рыб при наступлении половозрелости. Рыбное хозяйство СССР, 4, стр. 24—30, 1934.
- Дрягин П. А. О яловости у рыб. Информ. сборн. консульт. бюро ВНИОРХ, 4, 1940.
- Дрягин П. А. Послевоенное состояние рыбных запасов в озере Ильмень. Рыбн. хозяйство, 2, 1947.
- Ильин Б. С. Акклиматизация рыб и ее перспективы. Рыбное хозяйство, 7, 1947.
- Кагановский А. Г. Материалы к познанию Аральского леща. Изв. Отд. прикл. ихт., 2, V, 1927.
- Лукин А. В. и Ляхов С. М. Биологический анализ промысловых уловов налима. Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, LV, 1—2, 1937.
- Лукин А. В. О повторности нереста у стерляди. Докл. АН СССР. Нов. сер., 2, XXXII, 1941.
- Лукин А. В. Волжские заморы. Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, LVII, 1—2, 1945.
- Лукин А. В. Экология осетровых Средней Волги. Труды Казанского об-ва естествоисп., LVII, 3—4, 1947.
- Мейен В. Я. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, сер. биологич., 2, 1944.
- Мейсиер В. Я. Промысловая ихтиология. 1933.
- Никольский Г. В. Рыбы Аральского моря. Мат. к позн. фауны и флоры СССР, изд. Моск. общ. испыт. природы. Нов. серия, отд. зоол., I (XVI), 1940.
- Петров В. В. Материалы по изучению роста и возраста каспийских осетровых. Изв. Отд. прикл. ихтиол., VI, 2, 1927.
- Полутов И. А. Треска Авачинского залива. Рыби. хоз-во, 6, 1946.
- Суворов Е. К. Основы общей ихтиологии. 1940.
- Суворов Е. К. Задачи и пути развития прудового хозяйства. Тезисы доклада на конференции ВНИОРХ. 1947 (рукопись).
- Терещенко К. К. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Тр. Астрах. ихт. лабор., IV, 2, 1917.
- Тюрина П. В. Как улучшить качественный состав рыбных запасов в лещевых озерах. Рыбн. хозяйство, 10—11, 1946.
- Чугунов Н. Л. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астрах. научно-рыбозоологии, VI, 4, 1928.
- Чугунова Н. И. Биология судака Азовского моря. Тр. Аз.-Черном. научн. пром. экспед., 9, 1931.
- Fulton T. W. The Twentieth Annual Report Fishehery Board for Scotland, 1906.
- Järnefelt H. Acta soc. pro fauna et flora Fennica, 52, 1921/23.
- Kugel G. Zeitschr. f. Fischeret, XL, 2, 1942.
- Lea E. Publicl. de circonstance, 66, 1912.
- Sverdrup Repp. on Norweg Fish and Marine Invest, IV, 10, 1935.
- Sund O. Aarsberetn vedkomm. Norgs Fiskerier 1911.

А. В. ЛУКИН

О РОЛИ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА В ПРОЦЕССЕ
ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРГАНИЗМА РЫБ К УСЛОВИЯМ ВНЕШНЕЙ
СРЕДЫ, НАИБОЛЕЕ БЛАГОПРИЯТНЫМ ДЛЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА

(В этой статье выясняются причины, обусловившие зависимость
сроков икрометания весенненерестующих рыб от
температуры воды)

Взаимоотношения, существующие между сроками икрометания рыб и окружающей средой, представляют большой теоретический и практический интерес. Достаточно указать хотя бы на тот факт, что в правилах рыболовства особое внимание уделяется охране естественного размножения рыб, а основные мероприятия по регулированию добычи направлены к тому, чтобы обеспечить оптимальные условия для нереста главнейших представителей промысловой ихтиофауны.

Специального изучения интересующего нас вопроса, особенно для пресноводных рыб, не было. Наряду с этим следует отметить, что многие исследователи, занимающиеся биологией рыб, высказывали свои соображения о влиянии отдельных факторов внешней среды на начало икрометания. Подавляющее большинство склонялось к тому, что начало икрометания весенненерестующих рыб определяется температурой воды (Кузнецов, 1890, Мейснер, 1908, Арнольд, 1915, Терещенко, 1917, Никитинский, 1927, Чугунов, 1928 и ряд других). Однако Мейснер, подводя в 1933 г. итог тому, что сделано в этой области, должен был признать следующее: "литературные данные по наблюдающимся во время икрометания температурам воды настолько отрывочны; что использовать их для определенных четких выводов пока не представляется возможным" (1933, стр. 101).

Наиболее обширный материал по условиям, при которых происходит размножение волжских рыб, был собран за последние десятилетия для стерляди, в связи с работами по искусственно оплодотворению икры. Однако и здесь не было достигнуто решения вопроса. Интересно отметить, что хотя для стерляди по сравнению с другими рыбами имелось наибольшее число наблюдений, высказывания исследователей о роли отдельных факторов среды в определении сроков икрометания оказались самыми разноречивыми. В то время, как для других рыб принималось почти единодушно, что начало икрометания обусловлено температурой воды, по стерляди мнения разошлись очень существенно, и Гримм (см. подстрочное примечание к статье Кузнецова, 1890) считал даже, что стерлядь в этом отношении представляет какое-то исключение.

Прежде всего следует отметить, что Бэр (1860) установил более ранние сроки икрометания стерляди в верхних участках Волги по

сравнению с нижележащими. Дальнейшими исследователями это было поставлено в связь с прохождением пика паводка. Однако очень скоро появилось и противоположное мнение — о зависимости сроков нереста стерляди от температуры воды (Кузнецова, 1908, Арнольд, 1915 и др.). Наиболее обстоятельные данные в пользу этой зависимости приводит Мейснер в итоге подробного анализа литературного материала. Несмотря на это, вскоре Александров (1910), в результате собственных наблюдений, приходит к выводу, что нерест стерляди не зависит от температуры воды в такой степени, как допускается Мейснером. Поводом к такому заключению послужило то обстоятельство, что во время работы Александрова стерлядь на Волге нерестовала при температуре воды более высокой, чем обычно. Берг (1911) в своей сводке по биологии осетровых, не отрицая некоторой роли температуры, указывает, что сроки икрометания ставятся в связь с прохождением пика паводка. Наконец, Бабаскин (1930) отрицает совершенно роль температуры и уровней. Он принимает, что сроки нереста стерляди зависят от активной реакции воды (pH) и кислородного режима реки**.

Наблюдения Тат. отд. ВНИОРХ над размножением весенненерестующих волжских рыб, проводившиеся систематически в течение ряда лет, а также анализ большого фактического материала, собранного в процессе работы по искусственно разведению стерляди, позволили более детально изучить влияние отдельных факторов среди на сроки икрометания.

Прежде всего соответствующие данные были получены для стерляди (Лукин, 1937, 1946). Анализ условий, при которых происходит размножение этой рыбы в Волге, показал, что сроки ее икрометания не зависят от времени прохождения пика паводка, а определяются температурным режимом реки. При этом некоторые колебания в температурах, при которых имеет место начало массового нереста в различные годы, также находят себе полное объяснение. Дело в том, что начало нереста определяется двумя моментами, обусловленными температурным режимом реки в преднерестовый период: наличием определенных температур на местах икрометания и готовностью самого организма к размножению. В годы, когда вода прогревается медленно, икра у стерляди успевает созреть к тому моменту, когда на нерестилищах будут условия, необходимые для размножения, и икрометание начинается при относительно низких температурах. В годы с быстрым потеплением воды половые продукты стерляди не успевают созреть к тому времени, когда на нерестилищах вода будет иметь температуру при которой возможно размножение; икрометание происходит позднее, при относительно более теплой воде, чем обычно.

Подобные же результаты были получены и при анализе условий, при которых происходит размножение волжских рыб, мечущих икру на пойме. Автору удалось показать, что начало нереста этих рыб не зависит от времени прохождения пика паводка и определяется температурой воды (печатается). В дальнейшем, сотрудником Т. О. ВНИОРХ Штейнфельд (печатается) было установлено, что некоторое различие в температурах, при которых начиналось икрометание, в годы с неодинаковым гидрологическим режимом обусловлено теми же причинами, что и у стерляди: состоянием организма в период размножения и температурными условиями на самих нерестилищах.

* Как показали наблюдений Тат. отд. ВНИОРХ (Всес. и.-и. ин-т озерно-речного рыбного хозяйства), в период нереста стерляди содержание растворенного в воде кислорода и величина pH колеблются в таких пределах, что влиять на сроки икрометания не могут.

Оба эти момента определяются термическим режимом реки в преднерестовый период. При этом у рыб, размножающихся на поймах, указанная закономерность выступает более отчетливо, чем у стерляди. Это объясняется тем, что места, где держатся производители перед икрометанием, весьма существенно отличаются по своему гидрологическому режиму от мест нереста.

Дальнейшие исследования автора над размножением волжских рыб показали, что у видов мечущих икру весною решающее значение для воспроизводства популяции имеет совокупность факторов, связанных с пиком паводка. Значение этих факторов для сохранения вида настолько велико, что — как показывают данные Т. О. ВНИОРХ и Казанского филиала АН СССР — размножение весенненерестующих рыб полностью адаптировано к этим условиям (тип икрометания, кратковременность самого нереста, характер икры и ее развитие, поведение молоди и т. д.).

После выяснения важности для воспроизводства популяции наличия целого ряда условий, связанных с прохождением пика паводка, невольно возникает мысль о том, почему сроки нереста определяются только температурой воды. Было бы естественно ожидать, что время икрометания должно зависеть в первую очередь от тех условий внешней среды, которые определяют результаты нереста и к которым приспособлен сам процесс размножения.

Не делаем ли мы ошибки, придавая такое большое значение температуре?

Для того, чтобы разобраться в этом вопросе, посмотрим, при каких температурах проходит массовый нерест рыб одного и того же вида в водоемах с различным гидрологическим режимом. Это даст нам возможность установить, являются ли те температуры, при которых размножаются рыбы Средней Волги, общими и для других мест. В последнем случае можно было бы допустить, что зависимость сроков икрометания от термического режима обусловлена внутренними свойствами организма, т. е. что физиологические отправления особей данного вида, связанные с процессом размножения, могут протекать только при вполне определенных, узко ограниченных температурах. Тогда стала бы совершенно понятной причина зависимости сроков икрометания от температуры воды. Если же результаты сравнения покажут, что один и тот же вид размножается при различных температурах, то искать причину интересующей нас зависимости надо в чем-то другом.

Для анализа остановимся на разборе литературных данных по тем видам, которые являются наиболее изученными: на леще и судаке.

В Средней Волге массовое икрометание леща, по нашим данным, начинается при температуре воды в $10,0^{\circ} - 13,5^{\circ}$.

Для дельты Волги Терещенко (1917) приводит уже иные показатели: $17^{\circ} - 20^{\circ}$.

В низовьях Дона лещ нерестует при $23^{\circ} - 24^{\circ}$ (Недошивин, 1928).

В озере Туусула (Финляндия) икрометание леща начинается тогда, когда вода прогреется до 18° (Järnefelt H. 1921/23). Весьма близкие показатели приводят и Brofeldt P. (1920): $18^{\circ} - 19^{\circ}$.

Приведенные выше данные вполне отчетливо говорят о том, что массовое икрометание леща в различных водоемах начинается при весьма различных температурах. При этом характерно, что для каждого водоема в отдельности температура воды в начале массового нереста колеблется в очень небольших пределах.

То же самое имеет место и у судака.

В Средней Волге икрометание его начинается при температуре воды в 8,3°—10,9°; в низовьях Кубани (по Чугуновой, 1931) — при 12,0°—12,5°; в озерах Финляндии при 14°—23°¹.

Если мы посмотрим, при каких же условиях внешней среды происходит размножение леща и судака в различных по своему режиму водоемах (берем реки), то принуждены будем отметить следующее: время икрометания обычно совпадает с периодом наиболее высокого стояния полов вод. Мы уже отмечали выше, что этому периоду соответствует наиболее благоприятное для выживания молоди сочетание комплекса факторов внешней среды. Таким образом, хотя в каждом отдельном водоеме начало массового размножения зависит от температуры воды, и температуры, которые при этом имеют место, ограничены весьма узкими пределами, начало икрометания в целом все же совпадает с наличием целого комплекса условий среды, благоприятствующего воспроизведству, но не имеющего прямого воздействия на организм производителей (в смысле регулирования сроков нереста).

Каким образом могла возникнуть указанная закономерность, где значение температуры в известной мере сводится к роли посредника между организмом производителей и основными условиями среды, определяющими результаты процесса воспроизведения данной популяции?

Мы представляем себе это следующим образом. В результате естественного отбора выживало потомство тех особей, которые размножались в сроки наиболее благоприятные для воспроизведения популяции. В результате этого происходил отбор тех индивидуумов, у которых процесс созревания половых продуктов и самый нерест соответствовал тому температурному режиму водоема, который сопутствовал основному комплексу факторов, благоприятствовавших выживанию икры и молоди. Так как между указанным комплексом и температурой воды нет четко выраженной зависимости, в отдельные годы имеются обычно небольшие расхождения между сроками нереста, обусловленными температурой воды и временем наступления оптимума для размножения (пик паводка).

Благоприятные условия для размножения большинства весенне-нерестящих рыб совпадают с прохождением пика паводка. К этому времени вода не успевает прогреться, и наиболее высокому стоянию половодья соответствует температура воды, колеблющаяся по отдельным годам в пределах от 7° до 16°C и в среднем равная около 10°. Для многих видов (лещ, серушка, судак и др.) указанная средняя является, повидимому, весьма близкой к нижней границе того температурного оптимума, при котором может происходить нормальное размножение этих рыб. Для других, — например, у сазана, — физиологические особенности организма оказались иными, и такие рыбы не имели возможности приспособиться к икрометанию

¹ Более высокая (по сравнению со Средней Волгой) температура воды, при которой начинается икрометание озерных рыб, может быть объяснена следующим. В озерах поверхностные слои воды, где расположены нерестилища, прогреваются значительно быстрее и раньше, чем более глубокие, где держатся производители перед нерестом. В силу этого созревание половых продуктов задерживается и наступает тогда, когда в прибрежных участках вода хорошо прогреется. В реках же, благодаря течению и перемешиванию, прогревание всей толщи воды происходит равномернее. Во всяком случае, чем бы ни вызывалось такое различие в температурах, при которых начинается нерест, оно имеет место. Этим самым устанавливается, что зависимость сроков икрометания от температуры воды не может быть объяснена стенотермичностью исследованных видов. Ясно также, что процесс размножения этих рыб может протекать вполне благополучно при довольно широком диапазоне колебаний температуры.

при низких температурах. Воспроизведение их запасов в Средней Волге происходит при крайне неблагоприятных условиях. Наряду с этим, в наших местах щука может считаться представителем тех рыб, у которых размножение происходит при более высоких температурах, чем это имеет место во многих северных водоемах. Если там наблюдается нерест в то время, когда озера еще частично покрыты льдом, у нас она нерестует при температуре не ниже 3,5°. Особенно ясно отмеченная закономерность выступает в годы с затяжной и холодной весной, когда река уже давно освободилась от льда.

В итоге всех перечисленных выше фактов мы приходим к следующему заключению.

Начало размножения весенне-нерестящих рыб с однократным икрометанием определяется температурным режимом водоема в преднерестовый период. Для одного и того же вида в определенных, исторически сложившихся условиях, массовый нерест ограничивается весьма узкими, но вполне определенными температурными пределами. Наряду с этим, в водоемах, различных по своему гидрологическому и термическому режиму, массовое размножение одного и того же вида проходит при весьма отличных температурах. Последнее обстоятельство говорит о том, что сама по себе температура воды (в известных, но довольно широких границах) не является фактором, определяющим результаты воспроизведения. Очевидно, что организм рыб, приспособливаясь к размножению в сроки наиболее благоприятные для выживания потомства, приспособливается одновременно к той температуре воды, которая сопутствует основному комплексу факторов внешней среды, создающему оптимальные условия для воспроизведения популяции. Определенная зависимость между сроком икрометания и температурным режимом закрепляется наследственно путем отбора и свойственна только данной популяции, живущей в определенных условиях.

При нарушении гидрологического режима водоема, нарушается также ранее существовавшая связь между температурой воды и другими важными для воспроизведения показателями окружающей среды. Поэтому в новых условиях массовый нерест, зависящий от температурного режима, часто не совпадает уже с оптимумом, и эффективность воспроизведения стада снижается, что ведет к уменьшению запасов рыб. Такого рода соотношения могут иметь место во вновь возникающих в результате гидростроительства водохранилищах на реках.

Выводы

1. Сроки икрометания весенне-нерестящих рыб определяются как наличием соответствующих условий в окружающей среде, так и готовностью самого организма к размножению. В том и другом случае особо важное значение имеет температура воды.

2. Представители одного и того же вида, населяющие различные по своему гидрологическому режиму водоемы, размножаются при различных температурах.

3. Размножение рыб в одном и том же водоеме в различные годы происходит при весьма близких температурах, свойственных данной популяции.

4. Определенному комплексу условий внешней среды, важному для воспроизведения стада, но не имеющему прямого воздействия на организм производителей, сопутствует обычно вполне определенный термический режим водоема.

5. В результате естественного отбора в данной популяции выживают потомство особей, размножающихся при оптимальных условиях и сопутствующих им температурах. Таким путем устанавливается зависимость сроков икрометания от температуры воды. Этим обеспечивается размножение в сроки, наиболее благоприятные для выживания молоди и, таким образом, в данном случае роль температуры в значительной степени сводится к роли „фактора посредника“ между средой и организмом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров К. — Нерест стерляди в р. Волге под Симбирском весной 1910 г. Вести. рыбопром., 5—6, XXV, 1910 г.
2. Арнольд И. — Опыты Казанского отдела Российского общества рыбоводства и рыболовства по искусственноому оплодотворению икры и выводу мальков стерляди в 1911—1914 гг. Вести. рыбопром., 1—2, 1915.
3. Бабаскин А. В. — Влияние концентрации водородных ионов на выживаемость икры и мальков *Acipenser ruthenus*. Уч. зап. Казан. у-та, LXXX, 3—4, 1930.
4. Бэр К. и Данилевский — Исследования о состоянии рыболовства в России, II, 1860.
5. Кузнецов И. Д. — Поездка на Волгу весной 1890 г. Вести. рыбопром., 9—10, V, 1890.
6. Лукин А. В. — Физические условия нереста стерляди на тетюшском нерестилище „Черемша“. Уч. зап. МГУ, Биология, 9, 1937.
7. Лукин А. В. — Некоторые особенности температурного режима весеннего наводки р. Волги и их влияние на сроки нереста стерляди. Природа, 2, 1946.
8. Лукин А. В. — Приспособительный характер нереста рыб Средней Волги и его особенности в зависимости от условий внешней среды. (Печатается).
9. Мейснер В. И. — Отчет о работах Волжской биол. станции весной 1907 г. с целью искусственного оплодотворения икры стерляди. Раб. Волжск. биол. ст., 4, II, 1908.
10. Мейснер В. И. — Промысловая ихтиология. 1933.
11. Недошивин А. Я. — Материалы по изучению донского рыболовства. Тр. Азово-Черн. научно-пром. эксп., 4, 1928.
12. Никитинский В. Я. — Двухлетние наблюдения над икрометанием некоторых озерных рыб. Русск. гидроб. журн., 5—7, стр. 153—156, 1928.
13. Терещенко К. К. — Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Тр. Астрах. ихт. лаб., 2, IV, 1917.
14. Чугунов Н. Л. — Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астрах. научн. рыбхоз. ст., 4, VI, 1928.
15. Чугунова Н. И. — Биология судака Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. научно-промышл. эксп., 9, 1931.
16. Штейнфельд А. Л. — О зависимости сроков размножения весенне-нерестящих рыб от температуры воды на пойме и в Волге. (Печатается).
17. Vogefelt P. — Eivois Fiskerförsöksstation. Finlands Fiskerier, B, 6, 1920.
18. Järnefeldt H. — Untersuchungen über die Fische und ihre Nahrung im Tisulasee. Acta societ. pro fauna et flora Fennica, 52, 1921/23.

А. В. ЛУКИН и А. Л. ШТЕЙНФЕЛЬД

ПЛОДОВИТОСТЬ ГЛАВНЕЙШИХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

В работе приводятся данные, характеризующие плодовитость 13 видов волжских рыб: плотвы, язя, густеры, леща, синца, чехони, карася золотого, сома, щуки, судака, берши, окуня и налима. Приводятся данные по абсолютной и относительной плодовитости и по показателю порционности икрометания. Устанавливается зависимость между характером икрометания и экологическими особенностями исследованных видов. Указывается возможность использования установленных закономерностей при разработке мероприятий по рациональной постановке промысла и воспроизведению запасов.

Данных по плодовитости рыб Средней Волги мало. Только по стерлядь за последние годы появились работы, в которых соответствующий материал приводится с достаточной полнотой (Лукин, 1946; Шмидтов, 1939). По другим осетровым, хотя и имеются опубликованные данные (Киселевич, 1924; Бабушкин, 1947), но они относятся к дельте Волги, где, как известно, встречаются озимая и яровая формы этих рыб (Берг, 1934). Результаты этих исследований нельзя поэтому обобщить на осетровых, размножающихся в среднем течении реки (осетр, белуга), т. к. здесь преобладает озимая рыба. Наблюдения над проходными сельдями также относятся к дельте. Из опубликованных работ, где имеются материалы по плодовитости, можно упомянуть только две статьи по налиму (Лукин, 1935; Лукин и Ляхов, 1937). Данные по плодовитости леща даются в отчете Т. О. ВНИОРХ и Шапошниковой (1948). По остальным рыбам как опубликованных, так и рукописных данных до последнего времени не было, и только недавно Татарским отделением ВНИОРХ собран небольшой материал по этому вопросу, использованный в работе по экологии осетровых (Лукин, 1947).

Учитывая насущную потребность в более точном знании основных показателей, характеризующих процесс размножения волжских рыб, в первую очередь их плодовитости, Казанским филиалом АН СССР совместно с Татарским отделением ВНИОРХ было проведено соответствующее исследование, частью которого является настоящая статья. При проведении исследования мы считали необходимым также обратить внимание на более точное определение характера икрометания волжских рыб, т. к. после указаний Дрягина (1939) о наличии порционного икрометания у многих карловых, для нас было совершенно очевидным, что мы можем встретиться с анало-

гичным явлением и при изучении местной ихтиофауны. Более подробно результаты исследований в этом направлении нами публикуются в другом месте (Лукин, 1946; Лукин, 1947).

При изучении плодовитости мы собирали материал по всем рыбам, размножающимся в Волге и ее придаточных водоемах, но основное внимание было уделено основным промысловым видам. В этой статье мы приводим данные для следующих рыб: 1) плотвы, 2) язы, 3) густерей, 4) леща, 5) синца, 6) чехони, 7) карася золотого, 8) сома, 9) щуки, 10) судака, 11) берша, 12) окуня, 13) налима*. Кроме учета значения перечисленных видов в рыбном хозяйстве края, мы руководствовались при выборе объектов для исследования стремлением представить в нашем материале с достаточной полнотой рыб различных по своей экологии.

Сборы по плодовитости производились или поздней осенью, или весной до начала нереста. Обычно эти сроки вполне удовлетворяли поставленной цели: икра была уже хорошо развита, и можно было без труда отличить у рыб с порционным нерестом икринки первой генерации. В виде исключения среди самых мелких, впервые созревающих самок осенью встречались особи, у которых икра, хотя и должна была, несомненно, созреть весной, но в период отбора проб была еще недоразвитой. У сома, для которого в Средней Волге характерен однократный нерест (весной почти все икринки имеют одинаковый размер), осенью половые продукты развиты еще настолько слабо, что в яичниках встречаются икринки весьма различной величины.

При взятии проб икра отделялась от пленок, взвешивалась и тщательно перемешивалась. В зависимости от веса яичника для подсчета плодовитости бралась с разных участков навеска от 1 до 5 г. Когда мы имели дело с асинхронным созреванием икры, кроме абсолютной плодовитости, подсчитывалось количество икры первой генерации и определялся показатель порционности икрометания (отношение количества икры, остающейся после удаления икринок первой генерации, к общей плодовитости — Лукин, 1947). Учитывался размер рыб (у карловых и щуки бралась длина до конца чешуйчатого покрова; у окуневых — до основания лучей хвостового плавника; у осетровых, сома и налима — абсолютная). При наличии возможности производители взвешивались.

Переходим теперь к рассмотрению полученных данных.

Сем. осетровых — *Acipenseridae*.

Мы не будем останавливаться подробно на анализе имеющихся данных по осетровым Средней Волги, т. к. они опубликованы. Отметим здесь только основные показатели, характеризующие плодовитость этих рыб в том объеме, который необходим для сравнения с видами, являющимися основными объектами нашего исследования.

Стерлядь — *Ac. ruthenus* L. Абсолютная плодовитость стерляди в зависимости от размеров рыб колеблется от 4, до 140 тыс. икринок. Относительная плодовитость ее равна около 20 икринок на 1 г веса тела. Обычно в уловах стерлядь не превышает веса в 4 кг, хотя отдельные особи бывают значительно крупнее — до 16 кг (встречаются они, правда, чрезвычайно редко). Плодовитость таких рыб будет, конечно, на много выше приведенных цифр. Стерлядь

* Разделы работы, посвященные плотве, густерей, синцу и чехони написаны Штейнфельд, по остальным рыбам — Лукиным. В сборе материалов и в камеральной обработке, кроме авторов, принимали участие и. о. научн. сотр. Т. О ВНИОРХ Королева и лабор. Казанского филиала АН Васянин.

размножается в самом русле реки, на камнях и гальке, в период наиболее высокого стояния полых вод. Другие рыбы в это время здесь почти не держатся. Половая зрелость у самцов наступает в возрасте 3—8 лет, у самок — 5—12. Для стерляди, так же как и для других осетровых, характерен однократный нерест.

Русский осетр — *Ac. gueldenstaedtii* Br. В настоящее время крупные осетры в Средней Волге встречаются редко. Половозрелые самки обычно не превышают веса 40 кг. Плодовитость таких осетров, весом от 13 до 37 кг и длиною от 131 до 174 см, колеблется в пределах от 100 до 321 тысячи икринок. Относительная плодовитость равна, в среднем, 9 икринкам на 1 г веса тела ($n=9$, колебания: 7—12 икринок). Размножается осетр на тех же участках, где и стерлядь; половая зрелость у него наступает значительно позднее, чем у стерляди. Самцы созревают в более молодом возрасте, чем самки.

Русский осетр и стерлядь являются рыбами, весь процесс размножения которых, также как и образ жизни молоди, приспособлены к участкам реки с быстрым течением. Этим оба перечисленные выше вида весьма существенно отличаются от всех остальных волжских рыб: даже у видов, размножающихся на стрежне реки, биология молоди имеет много общего с видами, нерестующими на полоях.

Сем. карловых — *Cyprinidae*.

Семейство карловых наиболее богато представлено в нашей ихтиофауне. Соответственно этому мы встречаем здесь большое разнообразие в экологии размножения отдельных видов, а также и в тех размерах, которых эти рыбы могут достигать (Лукин, 1946, 1947). Мы выделяем из всего этого разнообразия три основных группы:

1. Виды, размножающиеся в самом русле реки.
2. Виды, размножающиеся на полоях.

Таблица 1.

Плодовитость серушки Средней Волги

	Длина (см)	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
	Вес (г)	8,5	17	16	28	42	52	61	78	115	—	143	150	195	221	301	350	337	404	410	473
Плодовитость абсолютная в тысячах	Средн.	2	5	4	4	8	12	14	11	10	—	6	1	2	3	3	1	2	2	1	1
	Мин.	1,1	2,2	2,6	3,0	5,1	6,8	6,6	10,6	11,8	—	20,0	23,5	30,8	33,0	44,8	58,3	57,4	72,1	67,0	95,3
	Макс.	0,9	1,6	1,8	2,4	3,5	3,4	3,2	5,0	7,5	—	18,4	—	29,5	25,1	38,8	—	50,0	66,9	—	—
		1,3	2,4	4,1	3,5	6,0	10,0	10,4	15,4	16,7	—	22,5	—	32,2	41,8	50,5	—	64,9	77,4	—	—

3. Виды, размножающиеся в водоемах поймы.

К первой категории из числа рассмотренных нами рыб относится язь (мечущий икру ранней весной). Ко второй группе относятся все остальные рыбы, кроме карася золотого, размножающегося летом в водоемах поймы.

Серушка — *Rutilus rutilus fluvialis* Jak. Встречается как в самой Волге, так и в придаточных водоемах. Самцы становятся половозрелыми в возрасте 2—3 лет, самки, в возрасте 3,4 и 5 лет. Размножается она на полоях, откладывая икру в один прием. Нерест начинается, обычно, когда вода нагреется до 8°—10°C, что совпадает с периодом наиболее высокого стояния полых вод.

По плодовитости серушки в нашем распоряжении было 92 пробы икры, собранной в 1944—1947 г.г.; по месту сбора материал распределялся следующим образом:

в октябре 1944 г. у Тетюш собрано	8 проб,
в мае 1945 г. у Займищ	11 "
в октябре 1945 г. у Тетюш	17 "
в феврале 1946 г. в Камском Устье	18 "
в апреле 1946 г. у Победилова	1 "
в октябре 1946 г. у Тетюш	28 "
в январе 1947 г. на Свияге	2 "
в апреле 1947 г. у Займищ	2 "
в августе 1947 г. у Тетюш	5 "
Итого:	92 пробы

Результаты определения плодовитости приводятся в табл. 1.

Относительная плодовитость серушки колеблется от 75 до 202 и равна в среднем 133 икринкам на 1 г веса тела рыбы.

Как показывает таблица 1, абсолютная плодовитость определялась у самок размером от 9 до 28 см длины, самое низкое значение ее наблюдалось у самки в 9 см — 924 икринки, самое высокое — у самки 28 см длины — 95,3 тыс. икринок.

Наши данные сходны с данными Домрачева и Правдина (1926) для ильменской плотвы. Там для рыбы длиной 17,4 см приводится абсолютная плодовитость в 11,0 тыс., для рыбы длиной 15,6 см — 10,5 тыс. икринок. В более южных районах, например, в низовьях Днепра, плодовитость плотвы (Сыроватская, 1927) колеблется от 6 до 44 тыс. икринок для рыб, размером 18—28 см абсолютной длины.

Данных по плодовитости рыб в районах, близких к нашему, мало. Сюда можно отнести наблюдения Дрягина для плотвы р. Вятки (1928 г.), по его данным минимальная плодовитость в 1,1 тыс. икринок встречена у самки длиной 8,5 см; максимальная — 48,3 тыс.— у самки длиной 23 см. Эти данные очень близки к нашим.

Относительная плодовитость у серушки Средней Волги, по нашим наблюдениям равна 133 икринкам, по данным Сыроватской для днепровской плотвы — 127, средняя относительная плодовитость плотвы р. Вятки (по Дрягину) равна 131. Как видно, данные довольно сходные для всех районов, по которым мы провели сравнение.

Язь — *Leuciscus idus* (L.). Язь имеет большое промысловое значение. Размножается он ранней весной на каменистых участках реки, когда вода прогреется до 3,5°C. Половая зрелость наступает у самцов и самок в возрасте (4), 5—7, (8) лет. Язь откладывает икру в один прием.

Сбор материала по плодовитости язя производился на Волге около Займищ (весна 1945 и 1947 г.г. — 11 проб) и у Тетюш (осень 1945, 1946 и 1947 г.г. — 6 проб). На Каме (с. Мансурово, весна 1947 г.)

сделано четыре наблюдения. Имеющийся у нас материал сгруппирован в таблице 2.

Плодовитость язя Средней Волги.

Таблица 2

Длина в см	20—22	24—26	28—30	32—34	36—38	40
Число данных	1	3	2	4	4	2
Вес в г	—	—	—	625	705	870
Плодовитость абсолютная	Средняя	28,1	26,3	59,2	66,9	76,1
в тысячах	Минимальн.	—	25,0	23,4	44,3	59,4
	Максим.	—	33,9	29,2	80,2	76,1

Относительная плодовитость ($n=12$) колеблется в пределах от 59 до 114 и равна в среднем 86 икринкам на 1 г веса тела.

Данные по плодовитости язя Аральского моря мы находим у Летищевского (1946):

Длина в см	Икры в тысячах		
	Мин.	Макс.	Среди.
15—20	16,4	26,7	20,3
21—25	16,5	61,2	34,2
26—30	55,9	92,2	71,8
31—35	97,7	136,9	109,9

Из приведенных данных следует, что плодовитость язя в Аральском море несколько выше по сравнению со Средней Волгой.

В Днепре у трех исследованных Сыроватской (1927) язей относительная плодовитость оказалась равной 43, 94 и 111 икринкам ($M=83$), цифры весьма близкие к тому, что было получено нами.

Густера — *Blæsca bjoerkna* (L.). Густера является одной из наиболее распространенных рыб Средней Волги. Размножение ее происходит на полоях во второй половине паводка, когда вода прогреется до 14°C. Половая зрелость у самцов наступает в возрасте 3—5 лет, у части самок на год позднее.

Для определения плодовитости густеры в нашем распоряжении было 115 проб. Материал был собран в течение нескольких лет на Волге в районе Тетюш (гл. образом), у Казани (с. Займище) и в Камском устье.

На неоднородность размеров икринок у некоторых видов рыб внерестовый период указывалось рядом авторов, но впервые наличие порционного икрометания именно у густеры было доказано только в 1939 г. Дрягина в работе, написанной по материалам ильменской экспедиции ВНИОРХ.

Исследование, проведенное нами над волжской густерой, показало, что и здесь наблюдается порционное икрометание. Среди густеры Средней Волги встречаются, главным образом, рыбы с двухкратным перестом, но в смысле порционности волжская густера является более разнородной, чем ильменская.

Приведем теперь данные, полученные при определении плодовитости волжской густеры (табл. 3).

Плодовитость густеры Средней Волги

Таблица 3

Длина (см.)	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
Вес (г)	45	57	60	74	89	115	136	168	191	228	265	288	336	371	423	492	530	570	
Плодоножка абсолютная в тысячах:	п	2	9	15	5	18	11	7	7	6	5	4	4	4	5	5	5	3	1
Сред.	5,6	9,8	13,4	16,0	20,0	29,3	38,6	36,8	41,5	50,9	64,6	70,0	78,0	108,2	114,1	118,4	127,9	141,6	
Мин.	2,8	7,4	7,2	6,6	11,3	23,1	27,5	21,6	25,6	43,3	51,6	58,3	55,2	93,9	103,1	100,0	108,7	—	
Макс.	8,4	15,0	21,4	20,0	30,5	39,1	68,0	46,9	61,6	66,3	73,6	90,9	90,0	118,6	121,2	133,7	156,7	—	

Показатель порционности икрометания колеблется в пределах от 1 до 43 процентов и равен в среднем по всему материалу 20,6%.

Относительная плодовитость колеблется в пределах от 130 до 496 и равна в среднем 239 икринкам на 1 г веса тела.

Для сравнения степени выраженности порционности икрометания ильменской густеры и волжской мы приводим данные Дрягина, вычислив по нему величину показателя:

№№ п/п	Длина (см)	Вес (г)	Порции (тыс.)		Общая пло- довит. (тыс.)	Относительная плодовитость	Показатель порционности
			I	II-III			
1	23,0	312	54,5	27,2	81,7	266	33%
2	13,7	58	9,2	8,4	17,6	303	48%
3	13,5	57	8,7	7,5	16,2	285	46%
4	12,8	46	7,5	6,6	14,1	307	47%
5	12,7	43	7,1	11,5	18,6	434	62%
6	11,0	28	5,6	5,4	11,0	392	49%
Среднее:				26,2	331		47%

Таким образом, по данным Дрягина плодовитость ильменской густеры размером от 11 до 23 см и весом от 28 до 312 г колебалась от 11,0 до 81,7 тысяч икринок. Если взять для удобства сравнения наших данных с материалом по Ильменю рыб до 23 см длины, то видно, что плодовитость густеры Средней Волги колеблется от 2,8 до 90,0 тыс. Таким образом, при сходных размерах и весе у волжской густеры наблюдаются большие колебания в числе икринок.

Густера наблюдается большие колебания в числе икринок. Относительная плодовитость по нашим материалам для этих же размеров колеблется от 130 до 496, при средней взвешенной равной 239 икринкам. Увеличения относительной плодовитости с увеличением размеров рыб не наблюдалось. Относительная плодовитость волжской густеры, ниже ильменской. То же самое характерно для показателя порционности икрометания. У волжской густеры имеют место колебания от 1% до 43%, у ильменской — от 62% до 33%. Показатель порционности икрометания волжской густеры в среднем значительно ниже, чем у Ильменской. Кроме того, ильменская густера почти вся обладает более резко выраженной порционностью икрометания. Дрягин пишет: „У густеры при массовом просмотре материала в

уловах 1936 и 1937 г. г. удалось встретить лишь один экземпляр нерестовой самки, у которой при первом вымеле не было обнаружено остаточной икры. И, несомненно, это исключительный случай. Обычно же у густеры наблюдается 2 порции икры, но нередко встречаются особи и с тремя порциями." В нашем же материале довольно часто встречаются экземпляры с весьма низким показателем порционности икрометания. При анализе материала с учетом места сбора оказалось, что с меньшей порционностью ловится густера, главным образом, у с. Займище, на 12 км выше Казани; у Тетюш же (120 км ниже Казани) показатель порционности более высокий (см. табл. 4).

Величина показателя порционности и крометания в зависимости от места лова

Таблица 4

Место лова	Показатель порционности икрометания (в %)									
	1—5	10—15	20—25	30—35	40—45	1—5	10—15	20—25	30—35	40—45
с. Займище	8	3	3	1	2	1				
Камское Устье	—	1	1	—	3	6	2	2		
Тетюши	3	4	11	17	15	16	10	3	2	

Абсолютная плодовитость густеры приводится рядом авторов, но для Средней Волги соответствующих данных нет. Интересно сравнить наши наблюдения с тем, что известно для других водоемов. Так, Домрачев и Правдин (1926) указывают, что плодовитость густеры Ильменя равна 100 тысячам и более. В нашем материале наибольшая плодовитость в 156 тысяч была у самки 28 см длиной, основная же масса рыб имела гораздо более низкие показатели.

Сыроватская (1927) для густеры Днепра указывает среднюю плодовитость 54,4 тыс. икринок. Последняя цифра вычислена по 10 экз. от 16,5 до 29,0 см abs. длины (плодовитость колебалась у них в пределах от 17,4 до 109,2 тыс. икринок). Относительная плодовитость колебалась у днепровской густеры от 176 до 385 икринок на 1 г. веса тела рыб ($M = 313$) и оказалась, таким образом, значительно более высокой, чем у нас и весьма близкой к тому, что привел Дрягин для оз. Ильменя.

Лещ — *Abramis brama* L. Лещ является одной из наиболее важных промысловых рыб Средней Волги. Размножается он на полосях, икрометание его начинается, когда вода прогреется до 10° — 13° С. Половая зрелость наступает у самцов в возрасте 5—10 лет, у самок в возрасте 6—12 лет.

По плодовитости леща мы располагаем 57 данными, собранными на Волге и Каме в пределах ТАССР. Часть из них—35 наблюдений—была получена в 1939 г. (отчет Тат. отд. ВНИОРХ по Куйбышевскому водохранилищу 1939 г.), часть в 1945—1947 г. г.

Всего 22 набл.

Плодовитость леща Средней Волги

Таблица 5

Длина в см.	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
Число данных	1	2	3	1	7	5	7	6	4	3	3	3	3	3	2	—	—	1	—	1	2	
Среднее	84	98	93	78	125	156	160	139	202	199	282	281	246	255	326	—	—	342	—	523	639	
Миним.	—	87	85	—	76	93	97	97	150	190	211	183	227	251	299	—	—	—	—	—	626	
Максим.	—	109	98	—	217	223	246	176	278	206	362	361	274	320	352	—	—	—	—	—	651	

Относительная плодовитость колеблется в пределах от 79 до 183 и равна в среднем ($n = 20$) по всему материалу 122 икринкам на 1 г веса тела. Весьма близкие показатели были получены для волжского леща около Куйбышева Шапошниковой (1948), где относительная плодовитость оказалась равной 125 икринкам.

Основная масса икринок у леща Средней Волги одного размера. Наряду с этим у многих особей встречаются в небольшом количестве и значительно более мелкие. Аналогичные указания мы находим в работе Дрягина и Муратовой (1948), проводивших наблюдения в районе Чебоксар. По нашим данным мелкая икра составляет от 0% до 10% общей плодовитости, и в среднем ее количество равно 3,5% ($n = 18$).

Лещ в дельте Волги обладает более высокой относительной плодовитостью, которая в среднем равна 208 икринкам на 1 г веса тела. Мейен (1944) указывает, что основной массе леща в Северном Каспии свойственно однократное икрометание.

Еще более плодовит аральский лещ, который отличается от волжского тем, что для него характерно порционное икрометание: по данным Филатова у аральского леща в период инереста встречаются икринки разных размеров. Морозова (1923) установила, что эта мелкая икра составляет около 35%. Относительная плодовитость колеблется здесь от 163 до 392, давая в среднем 269 икринок на 1 г веса тела ($n = 46$).

Лещ Азовского моря обладает плодовитостью близкой к той, что мы получили для Средней Волги. Относительная плодовитость его равна 144 икринкам (приведено на основании Дмитриева—1931).

Днепровский лещ (Сыроватская, 1927) обладает несколько большей относительной плодовитостью = 166.

Синец—*Abramis ballerus* (L.). Летом это рыба обычно держится в реке, но осенью заходит на зимовку в затоны. Размножается она на полосях одновременно с серушкой, что совпадает обычно с наиболее высоким уровнем весеннего паводка. Половая зрелость у самцов и самок наступает в возрасте (3) 4 и 5 лет.

Плодовитость синца была определена у 51 рыбы. По местам и времени сбора материал распределялся следующим образом.

В октябре 1945 г. у Тетюш собрано	25 проб,
В феврале 1946 г. у К. Устья	1 проба,
В мае 1946 г. у Тетюш	4 пробы,
В октябре 1946 г. у Тетюш	2 пробы,
В октябре 1946 г. у К. Устья	19 проб

Итого: 51 проба.

В результате обработки получены данные, приведенные в таблице 6.

Плодовитость синца (*Abr. ballerus*) Средней Волги

Таблица 6

Длина (см.)	18	19.	20	21	22	23	24
Вес (г)	88	88	105	118	136	156	196
Плодовитость абсолютная в тысячах	4	12	11	9	6	7	2
Средняя	5,0	8,1	8,6	10,3	15,2	16,0	21,4
Миним.	4,4	4,8	5,3	4,9	9,8	14,9	17,4
Максим.	6,1	11,2	11,5	12,8	21,3	18,4	25,4

Относительная плодовитость колеблется от 44 до 129 и равна в среднем, 90 икринкам на 1 г веса тела рыбы.

Как видно, размер производителей, обработанных для определения плодовитости, колеблется от 18 до 24 см. Плодовитость колебалась от 4,4 тыс. (у самки длиной от 18 см) до 25,5 тыс. (у самки длиной 24 см). Необходимо отметить здесь, что в Волге после заморов 1939—1942 г.г. стало очень мало ловиться крупного синца, поэтому о плодовитости крупных экземпляров мы не имеем сведений. Вообще о плодовитости синца в литературе очень мало данных, а имеющиеся относятся к крупным экземплярам; так, Домрачев и Правдин (1926) указывают для ильменского синца 37 см длиной плодовитость более 70,0 тыс. Сабанеев (1911) указывает, что плодовитость синца около 20,0 тыс. За отсутствием крупных экземпляров в нашем материале мы не имеем возможности сделать соответствующее сравнение. И. С. Титенков (1940) в работе по ильменскому синцу приводит цифру 11,3 тыс. икринок—это плодовитость, высчитанная по 100 экземплярам синца. Колебания плодовитости от 4,2 до 25,4 тыс. шт., средний вес самки 110,9 г. Длина, к сожалению, не указана. По нашему материалу средняя абсолютная плодовитость 10,8 тыс., средний вес—116,7 г.

Как уже было отмечено выше, относительная плодовитость волжского синца равна в среднем 90 икринкам. Если высчитать относительную плодовитость по ильменскому материалу Титенкова, беря его среднюю абсолютную плодовитость и средний вес, то она равна 101 икринкам,—несколько больше, чем на Волге.

Чехонь—*Pelecus cultratus* (L.). Чехонь в большом количестве встречается в Средней Волге. Летом она держится в самой реке, но поздней осенью заходит на зимовку в затоны, где в основном и берется промыслом. Размножается она, повидимому, на полосях, откладывая икру на прошлогоднюю растительность, но затем икринки отрываются от субстрата, и дальнейшее их развитие происходит уже в реке (см. Дрягин, 1938, Дрягин и Муратова, 1948). Половая зрелость у основной массы самцов и самок наступает в возрасте 3—4 лет. Нерест обычно совпадает с окончанием паводка, когда вода прогреется до 16°.

Плодовитость чехони нами была определена у 70 экземп.

По месту и времени сбора материал распределялся следующим образом.

В октябре 1944 г. собрано в Тетюшах	3 пробы
В октябре 1945 г.	30 "
В октябре 1945 г. у с. Мансурова	3 пробы
В феврале 1945 г. в К. Устье	9 "
В мае 1946 г. в Тетюшах	6 "
В октябре 1946 г. в Мансурове	4 "
В октябре 1946 г. в Тетюшах	11 "
В январе 1947 г. на Свияге	2 "
В мае 1947 г. в Тетюшах	2 "
Всего 70 проб.	

Данные о плодовитости чехони приводим в табл. 7.

Плодовитость чехони

Таблица 7.

Длина (см)	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Средний вес (г)	—	53,8	68	73	95	101	114	127	157	161	191	185	270	320
п	1	2	7	12	14	12	5	3	2	4	4	1	2	1
Среднее	4,8	4,3	6,5	6,3	8,2	9,7	11,5	11,2	13,5	14,1	17,5	12,8	23,9	23,4
Миним.	2,6	2,4	1,2	2,0	4,2	7,5	9,2	12,2	9,6	13,3	—	23,3	—	—
Максим.	6,0	11,8	9,0	12,6	14,3	15,6	13,1	14,8	19,2	23,3	—	24,5	—	—

Относительная плодовитость чехони колебается от 30 до 159 и равна в среднем 92 икринкам на 1 г веса тела рыбы.

Как показывает таблица, размеры производителей, у которых определялась плодовитость, колебались от 18 до 31 см, и абсолютная плодовитость от 1,2 до 24,5 тыс. икринок.

Выше мы говорили о порционности икрометания, наблюдающейся у густеры и о связанных с этим различиями в диаметре икринок одной и той же особи. У чехони тоже имеет место такого рода явление; у 70 исследованных самок — 26 имели различие в величине икринок. Но такого резкого различия, как это наблюдалось у густеры, здесь нет. Повидимому, разница эта является результатом не порционности икрометания, а просто неодновременного созревания икринок, тем более, что чехонь мечет икру позже большинства волжских рыб, следовательно часть икры у нее может быть менее зрелой.

По плодовитости чехони с участков, расположенных вблизи от места наших наблюдений, данных в литературе нет. Для других районов мы имеем данные о днепровской чехони, приведенные Сыроватской (1927). Она определяет среднюю плодовитость чехони в 25,0 тыс. икринок (по 8 экземплярам), минимальную в 8,1 тыс. (для чехони 31 см абсолютной длины) и максимальную в 34,3 тыс. (для чехони 43 см абсолютной длины). Относительная плодовитость днепровской чехони колебается от 42 до 91 икринок на 1 г веса тела рыбы и равна в среднем 57. Таким образом, в Средней Волге чехонь одного и того же размера с днепровской должна

быть более плодовитой, т. к. относительная плодовитость в наших краях значительно выше (равна в среднем 92).

Тихонов (1928) для чехони бассейна Азовского моря дает следующие цифры: у донской чехони средняя плодовитость, вычисленная по 40 экземплярам, равна 33,5 тыс., минимальная 10,0 тыс. (при длине тела 27 см), максимальная 58,0 тыс. (при длине тела 39 см). Домрачев и Правдин (1926) указывают, что плодовитость чехони длиной 25,7 см из р. Мсты была 19,4 тыс. (Данные других авторов — Нескелья, Сабанеева, Рябкова — вызывают сомнения, так как приводимая ими цифра в 100,0 тыс. слишком отличается от вышеупомянутых наблюдений. Возможно, что плодовитость 100 тыс. наблюдалась у очень крупных экземпляров).

При сборе материала по плодовитости в нашем распоряжении были более мелкие экземпляры, чем у Сыроватской и Тихонова, полученные цифры не особенно удобны для сравнения, т. к. минимальные размеры самок чехони Днепра и Дона почти совпадают с максимальными размерами нашей чехони, собранной на Волге; сравнивать поэтому можно только эти последние, а не весь материал. Так, И. Н. Тихонов указывает, что средняя плодовитость чехони длиной 27—29 см равна 10 тыс., у нас средняя плодовитость для этих размеров 15,5 тыс.

Н. И. Сыроватская для самки 31 см абсолютной длины и весом 175 г дает цифру плодовитости 8,1 тыс., у волжской чехони весом 173 г (длина до конца чешуйчатого покрова 27,5 см) абсолютная плодовитость равна 15,5 тыс.

Летичевский (1946), изучая плодовитость чехони Аракса, пришел к выводу, что аральская чехонь плодовитее чехони Азовского моря одних и тех же размеров. Если же сравнивать плодовитость по возрастным группам, то плодовитее оказывается чехонь азовской.

Сравнивая наши данные с наблюдениями Летичевского и Тихонова, мы пришли к выводу, что чехонь Средней Волги несколько более плодовита, чем в Азовском море. Аральская чехонь, для которой характерна порционность икрометания, по своей плодовитости на много превосходит волжскую (при сравнении рыб одинаковых размеров). Еще ярче это заметно при сравнении плодовитости рыб одинакового размера:

Вес чехони	Азовское море	Средняя Волга	Аральское море
150—250 г	10 тыс.	15,0 тыс.	29,6 тыс.
259—350 г	20 "	23,7 "	31,7 "

Карась золотой — *Carassius carassius* L. Золотой карась может считаться типичным обитателем сильно заросших поенным водоемов — прудов. Размножение его происходит в середине лета. В это время в силу большего количества мелкой рыбы (окунь, овсянка, плотва и др.), остающейся в поемых озерах после спада воды, условия для выживания молоди крайне неблагоприятны.

Материал по карасю нами собран в поемых водоемах Волги около Займищ (п=1), в районе Тетюш (п=3) и в двух озерах близ устья Свияги (п=15). Результаты анализа этого материала приведены в таблице 8.

Относительная плодовитость четырех наиболее крупных карасей оказалась равной в среднем 321 икринкам при колебании у отдельных особей от 204 до 473.

Показатель порционности икрометания в среднем равен 69% (п=19) при колебаниях от 63% до 82%.

Плодовитость золотого карася в Средней Волге

Таблица 8

Длина в см	Число данных							
	9—11	13	15	17	19	21	23	25
1	1	2	10	—	1	3	1	
Средн.	9,1	11,9	20,5	34,9	—	73,1	173,5	125,6
Миним.	—	—	16,5	23,6	—	—	164,0	—
Максим.	—	—	23,6	46,5	—	—	189,0	—

Днепровский карась, по данным Сыроватской (1927) обладает весьма близкой относительной плодовитостью—280 икринкам (колебания от 250 до 340 $n=5$).

Сем. сомовых — Siluridae.

Единственным представителем этого семейства в водах Средней Волги является сом (*Silurus glanis* L.). Сом—крупная, хищная рыба, достигающая веса до 100 кг и выше. Размножение его происходит на полоях, что было точно установлено для наших мест всего несколько лет тому назад наблюдениями Татарского отделения ВНИОРХ (Штейнфельд). Отличительной чертой биологии сома, так же как и белуги, осетра и щуки, является быстрый рост молоди, достигающей к концу первого года крупных размеров. Половая зрелость наступает у него поздно, повидимому, не раньше 6 лет.

Мы располагаем следующими данными по плодовитости волжского сома (табл. 9).

Одна рыба (№ 1) поймана 25/V 1947 г. около с. Займище, остальные поздней осенью того же года около с. Мансурово (Кама).

Плодовитость днепровского сома очень близка к нашим данным.

Относительная плодовитость сома в Днепре колеблется от 20 до 30 икринок на 1 г веса тела (Сыроватская, 1927, $n=7$).

Плодовитость сома Средней Волги

Таблица 9

№	Длина абс. (см)	Вес в г	Абсолютная плодовитость в тыс.	Относительная плодовитость
1	106	6.250	133.1	21
2	107	—	157.1	—
3	91	—	91.7	—
4	94	—	44.9	—
5	106	7.400	111.8	15
6	107	6.900	165.4	24
7	115	9.400	159.6	17

Сем. щуковых — Esocidae.

Единственным представителем этого семейства в наших местах является щука (*Esox lucius* L.), крупный хищник, широко распространенный в водоемах края и имеющий большое промысловое значение. Щука отличается быстрым ростом и ранним наступлением половой зрелости (в возрасте 2—3 лет у самцов и 2, 3, 4 лет — у самок). Размножается она рано. При "нормальном" температурном

режиме весеннего паводканерест ее совпадает с моментом залития поймы. Мы располагаем 19 данными по плодовитости щуки, частично собранными на Волге в районе Тетюш (осень 1945 и 1946 г.г.—9 проб), около с. Займище (весна 1947 г.—3 пробы). На Каме (с. Мансурово, зима 1946 и 1947 г.г.) проанализировано 7 рыб. Результаты анализа приводятся в таблице 10.

Относительная плодовитость колеблется в пределах от 14 до 40 и равна в среднем 25 ($n=16$) икринкам на 1 г веса тела.

В дельте Волги (Киселевич, 1924) щука была плодовитее, чем в среднем течении реки (см. табл. 11). Для Аральского моря (Летицкий, 1946) и Оби (Ефимова, 1946) приводятся данные близкие к нашим. В Днепре (Сыроватская, 1927) щука немногим более плодовита, чем в Средней Волге: относительная плодовитость ее здесь равна 31 икринке на 1 г веса тела рыбы.

Сем. окуневых — Percidae.

В Средней Волге встречаются четыре представителя семейства окуневых — окунь, судак, берш и ерш. Для первых двух характерно однократное икрометание; для двух последних — порционное. Мы рассматриваем здесь первые три вида, из них окунь и судак размножаются на полоях, берш — на полоях или в самой реке в первой половине лета, когда Волга войдет в берега.

Судак — *Lucioperca lucioperca* (L.). Один из важнейших промысловых видов рыб Средней Волги. Половая зрелость наступает у самцов в возрасте (4), 5, 6 лет, у самок — на год позднее.

Весь наш материал по плодовитости судака собран на Каме, около Мансурова, зимой 1946 г. (одна проба) и зимой 1947 г. (все остальные). Получить данные по волжским рыбам нам не удалось, т. к. после заморов судак стал здесь ловиться в очень небольшом количестве.

Относительная плодовитость колеблется в пределах от 109 до 182 и в среднем равна 147 икринкам на 1 г веса тела ($n=15$).

Для сравнения плодовитости нашего судака с данными для других водоемов мы приводим таблицу 13.

Берш — *Lucioperca volgensis* (Gmel.). Имеет второстепенное промысловое значение. Половая зрелость у самцов и самок наступает в возрасте 3—5 лет.

Весь материал по бершу собран нами весной 1946 и 1947 г.г. около Тетюш.

Относительная плодовитость волжского берша колеблется в пределах от 308 до 798 икринок и в среднем равна 513 икринкам на 1 г веса тела.

Показатель порционности икрометания колеблется от 5% до 50% и равен в среднем 24%.

Как видно из приведенных данных порционность икрометания у волжского берша подвержена очень сильным индивидуальным колебаниям: наряду с особями, откладывающими икру почти полностью в один раз, встречаются и такие, у которых процесс этот более растянут, и они выметывают икру в два или даже в три приема.

Окунь — *Percsa fluviatilis* L.—имеет большое промысловое значение. Размножается он на полоях. Половая зрелость наступает у самцов в возрасте 2—3 лет, у самок — 3—6 лет.

Наш материал по плодовитости окуня был собран, главным образом, на Волге в течение 1945—1947 г.г. и только 9 наблюдений относятся к Каме (с. Мансурово, зима 1946 г.). На последнем участке были исследованы только крупные особи от 24,7 до 33,4 см длины.

Относительная плодовитость окуня колеблется от 92 до 322 и в среднем равна 185 икринкам на 1 г веса тела.

Плодовитость щуки в Средней Волге

Таблица 10

Длина в см	30 — 35	35 — 40	40 — 45	45 — 50	50 — 55	55 — 60	60 — 65	65 — 70	70 — 75	75 — 80	80 — 85	85 — 90	90 — 95	95 — 100
Число данных	1	—	—	2	3	3	3	—	1	—	3	1	1	1
Вес в г	—	—	—	820	1190	1768	2800	—	4020	—	5470	8900	5000	9300
средн.	3,6	—	—	23,1	23,3	38,6	88,7	—	75,1	—	140,3	190,5	114,9	150,1
Плодоносность абсолютная в тысячах:	—	—	—	18,9	18,1	35,4	79,8	—	—	—	—	117,6	—	—
миним.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
максим.	—	—	—	27,3	31,7	43,7	92,8	—	—	—	—	—	180,7	—

Плодовитость птиц в разных водоемах

W.M. GOODRICH & SONS LTD., LONDON, ENGLAND (ADMA)

Плодовитость судака в разных водоемах (в тыс.)

*) По Киселевичу — 1924; **) По Чугуновой — 1931; ***) По Сыроватской — 1927 (в этой работе приводятся абсолютные длины исследованной рыб, нами сделан соотв. пересчет, пользуясь коэффициентом, указанным Чугуновой).

Таблица 14

Плодовитость берна Средней Волги

Таблица 15

Длина до осно- вания С	9,5 — 11,5 — 13,5 — 15,5 — 17,5 — 19,5 — 21,5 — 23,5 — 25,5 — 27,5 — 29,5 — 31,5 — 33,5 — 35,5
Число данных	3 5 18 20 7 10 4 1 - 1 9 - 1 -
Вес (г)	24 (38) 66 85 135 (171) (188) (295) (312) 477 - 842 -
Плотовитость абсолютная в тысячах:	Средняя 5,8 12,2 13,0 13,8 21,3 18,3 34,3 37,1 43,1 68,1 - 100,5 -
Миним.	5,3 7,3 4,0 8,4 16,8 12,6 26,4 - - 40,2 - -
Максим.	5,9 16,9 21,9 23,7 27,8 26,2 46,4 - - 104,6 - -

Плодовитость окуня Средней Волги

В дельте Волги (Киселевич, 1924) окунь более плодовит, чем в среднем течении реки (см. табл. 16).

Плодовитость окуня в дельте Волги и среднем течении реки.

Таблица 16

Длина до основания С в см.	10	—	15	—	20	—	25	—	30	—	35
Плодовитость абсолютная в тысячах:	Дель-та	—	32,9	55,3	77,1	151,0					
	Ср. Волга	12,0	15,7	23,8	65,6	(100,5)					

Плодовитость аральского окуня (Летичевский, 1946) весьма близка к тем данным, которые мы получили для Средней Волги:

Длина (см)	Икра в тысячах: миним. максим. средн.		
13—15	7,6	18,0	11,8
16—18	11,2	24,3	16,5
19—21	14,5	35,2	24,7
22—24	26,7	46,9	35,6

В Днепре относительная плодовитость окуня (данные Сыроватской, $n=7$) меньше, чем в Средней Волге и равна 133 икринкам.

Сем. Тресковых — Gadidae.

Единственным представителем этого семейства в Средней Волге является налим (*Lota lota* L.). Отличительной чертой биологии налима является размножение зимою (в декабре — январе); половая зрелость у него наступает обычно в возрасте 3—4 лет (как у самцов, так и у самок).

Налим (*Lota lota* L.). По этой рыбе мы располагаем небольшим материалом — имеется всего 7 определений плодовитости. Из них два случая взяты нами из цитированных в начале работ Т/О ВНИОРХ.

Налим отличается от всех остальных рыб Средней Волги тем, что нерест у него происходит зимой (обычно в конце декабря — начале января). Поэтому представляет большой интерес сравнить основные показатели, характеризующие его плодовитость, с тем, что было получено для остальных видов. Руководствуясь этими соображениями мы и приводим наш небольшой материал (табл. 17).

Плодовитость наима Средней Волги

Таблица 17

Дата	Место лова	(см)	(г)	Абсолютная плодовит. (в тыс.)	Относительн. плодовит. (в тыс.)
II — 34	Волга, Красновидово	37	362	154,0	426
II — 34	Пойма р. Ик	25	—	61,4	—
X — 45	Волга, Тетюши	57	1135	654,3	577
XII — 45	■ ■ ■	25	135	81,1	600
XII — 46	■ ■ ■	36	347	146,5	422
XII — 46	■ ■ ■	39	390	296,8	761
XII — 46	■ ■ ■	35	290	200,8	692

Относительная плодовитость равна в среднем 579 икринкам.

Приведенные выше данные, характеризующие плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги позволяют нам сделать ряд выводов о влиянии условий обитания на воспроизводительную способность исследованных видов.

Прежде всего следует отметить, что все приведенные выше показатели меняются очень существенно в зависимости от экологических особенностей того или иного вида. Так, например, абсолютная плодовитость колеблется у отдельных особей от одной тысячи икринок до миллиона и больше. То же можно отметить и для относительной плодовитости, которая колеблется (в среднем для вида) от 9 до 579 икринок на 1 г веса тела. Наконец, показатель порционного икрометания может меняться у отдельных видов от 0% до 75%. Все это указывает на то, что воспроизводство запасов волжских рыб происходит при очень различных условиях.

Приведенные нами данные говорят достаточно убедительно о том, что у видов экологически близких, но отличающихся своими размерами, относительная плодовитость изменяется не так значительно, как это можно было бы предполагать. Например, у стерляди, половозрелые самки которой в несколько десятков раз меньше (по весу) самок осетра, относительная плодовитость больше только в три раза, чем у последних. То же можно заметить и у карповых и других рыб. Отмеченная закономерность имеет следствием то обстоятельство, что по мере уменьшения размеров производителей абсолютная плодовитость, свойственная тому или иному виду, будет снижаться: уменьшение размеров икринок не идет пропорционально изменению веса тела рыб. Если при этом учсть, что рыбы крупные являются позднеспелыми и отличаются большей продолжительностью жизни (Лукин, 1947), то станет очевидным еще более резкое уменьшение плодовитости популяции у рыб мелких. Все это ведет к тому, что виды мелкие не в состоянии уже обеспечить сохранение своей численности при однократном икрометании и даже, при оптимальных условиях для воспроизведения сохраняют порционный нерест (Лукин, 1947).

Весьма удобно использовать относительную плодовитость рыб для сравнения воспроизводительной способности рыб одного и того же вида, населяющих различные водоемы. Это не исключает, конечно, изучения других показателей (абсолютная плодовитость, плодовитость популяции и т. д.), но имеет то преимущество, что одним числом характеризуются многие стороны интересующего нас явления. Наконец, относительная плодовитость является весьма характерным показателем тех условий, при которых происходит восстановление запасов того или иного вида. Наименьшей относительной плодовитостью обладают те рыбы, размножение которых происходит или в период наиболее благоприятный для сохранения молоди, или же у них имеются другие условия, способствующие выживанию потомства (напр., быстрый рост). К числу таких рыб можно отнести осетровых, отличающихся в первые годы жизни быстрым ростом и мечущих икру в самом русле реки, когда опасность выедания ее молоди другими рыбами минимальна. Низкая относительная плодовитость свойственна также щуке и сому, отличающимся быстрым ростом. У этих видов среднее значение относительной плодовитости колеблется в пределах от 9 до 30 икринок на 1 г веса тела. Другую группу образуют рыбы, размножающиеся весной на стрежне реки, молодь которых, однако, держится на полосях, где подвергается большой опасности со стороны разных хищников. У этих видов относительная плодовитость хотя и выше, чем у первой группы, но она обычно не превосходит 90 икринок

на 1 г веса тела. На следующем месте стоят рыбы, размножающейся на полосях во время наиболее высокого стояния полых вод. Они преобладают в наших условиях. Наконец, наиболее высокая относительная плодовитость свойственна рыбам, мечущим икру летом в водоемах поймы (карась, линь и др.) и зимой в реке (налим).

Низкая плодовитость популяции у видов мелких компенсируется ранним наступлением половой зрелости (Лукин, 1947).

В тех случаях, когда воспроизводительная способность популяции не может быть обеспечена однократным нерестом, имеет место порционное икрометание.

Выводы

1. В итоге исследования, нами установлены основные показатели, характеризующие плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги.

2. Отмечается возможность использования относительной плодовитости в качестве показателя, характеризующего условия размножения рыб одного и того же вида в разных водоемах.

3. Анализ полученных данных показывает, что между плодовитостью, характером икрометания и условиями существования исследованных рыб существует определенная зависимость. Наиболее низкой относительной плодовитостью обладают рыбы с однократным нерестом, размножающиеся в период паводка в самом русле реки. На втором месте стоят виды, мечущие икру на полосях. Наиболее высокая относительная плодовитость свойственна рыбам, размножающимся летом. Для них характерно также типичное порционное икрометание.

4. У видов мелких относительная величина и вес икринок значительно больше, чем у видов более крупных, но сходных с ними по образу жизни. Поэтому абсолютная плодовитость мелких видов во много раз меньше, чем абсолютная плодовитость видов крупных. В силу этого воспроизводительная способность мелких видов не может быть обеспечена при однократном икрометании, и им свойственен порционный нерест.

5. Приведенные в работе данные могут быть использованы при разработке методов по рыбоводству и воспроизводству запасов ценных промысловых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В., Лукин А. В., Муратова Р. Х., Штейнфельд А. Л. Осетр Средней Волги. Труды отд. ВНИОРХ, вып. 3. 1948.
Бабушкин Н. Я. Плодовитость каспийской белуги. Зоол. журн., 4, XXVI, 1947.
Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб. Изв. АН СССР, ОМЕН, 1934.
Дмитриев Н. А. Лещ Азовского моря. Тр. Аз. Черн. и.-пром. эксп., 6, 1931.
Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф. Рыбы озера Ильменя и р. Волхова. Мат. по иссл. р. Волхова, 2, X, 1926.
Дрягин П. А. Плотва окрестностей города Вятки. Изд. автора, Вятка, 1928.
Дрягин П. А. Основной метод исследования нерестилищ озерных рыб. Рыбн. х-во, 12. 1938.
Дрягин П. А. Порционное икрометание у карповых рыб. Изв. ВНИОРХ, XXI, 1939.
Дрягин П. А. и Муратова Р. Х. Наблюдение над размножением некоторых рыб в пойме р. Волги около г. Чебоксар в 1940 и 1941 г. г. Тр. Т/О ВНИОРХ, 3, 1948.
Ефимова А. И. Щука (*Esox lucius* L.) Объ-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ, 28, 1949.

- Киселевич К. А. Годовой отчет Астраханской ихтиологической лаборатории. 1923 г. Тр. Астрах. ихт. лаб., I, VI, 1924.
- Летицевский М. А. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря. Зоолог. журн., 4, XXV, 1946.
- Лукин А. В. К биологии волжского налима. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, 2, 1935.
- Лукин А. В. и Ляхов С. М. Биологический анализ промысловых уловов налима. Тр. об-ва естеств. при Казан. унив., 1, 2, V, 1937.
- Лукин А. В. Экология осетровых Средней Волги. Труды Казанского об-ва естествоиспытат., LVII, 3—4, 1947.
- Лукин А. В. Зависимость плодовитости рыб и характера их икрометания от условий обитания. "Природа", 11, 1949.
- Лукин А. В. Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб как один из факторов борьбы за существование. Казанский филиал АН СССР (печатается), 1947.
- Мейен, В. Я. Изменения полового цикла самок костистых рыб под влиянием экологических условий. Изв. АН СССР, сер. биол., 2, 1944.
- Морозова П. Н. Лещ Аральского моря. (*Abramis brama orientalis* Berg). ВНИОРХ, 1943.
- Сабанеев, Л. П. Рыбы России. 3-е изд., М. 1911.
- Сыроватская Н. И. Материалы по плодовитости рыб реки Днепра. Тр. Гос. ихт. опыта ст., Херсон, I, III, 1927.
- Терещенко К. К. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Тр. Астрах. ихт. лаб., 2, IV, 1917.
- Титиков И. С. Биология и промысел ильменского синца. Изв. ВНИОРХ, XXIII, 1940.
- Тихонов В. Н. Чехонь (*Pelecus cultratus* L.) бассейна Азовского моря. Тр. Аз.-Черном. н. пром. эксп., 3, 1928.
- Филатов Д. П. и Дуплаков С. Н. Материалы по изучению рыб Аральского моря. Наблюдения над рыбами южного побережья (Филатов). Бюлл. Ср.-Азиатск. гос. унив., 14, 1926.
- Сев.-восточное побережье (Дуплаков). Там же, 15, 1927.
- Чугунова Н. И. Биология судака Азовского моря. Тр. Аз.-Черн. научно-пром. экспед., 9, 1931.
- Шапошникова Г. Х. Лещ и перспективы его развития в волжском водохранилище. Труды Зоолог. ин-та АН СССР, VIII, 3, 1948.
- Шмидт А. И. Стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.) Уч. зап. Каз. гос. унив., 4—5, 99, 1939.

А. И. ШМИДТОВ

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ТЕМП РОСТА СУДАКА (*LUCIOPERCA*
LUCIOPERCA L.) НИЗОВЬЕВ РЕКИ КАМЫ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

В данной работе автор, на основании материалов, собранных им в низовьях р. Камы и Средней Волги в 1946—47 гг., проводит анализ промысловых уловов и разбирает вопросы о темпе роста и упитанности судака в условиях ТАССР.

После рассмотрения фактических материалов автор приходит к выводу о необходимости восстановления сырьевых запасов судака в водоемах ТАССР, подорванных во время зимних заморов в 1939—42 гг. Далее автор отмечает нерациональность промысла судака в ТАССР и намечает ряд мероприятий по рационализации промысла и восстановлению сырьевых запасов судака в водоемах ТАССР.

I. Введение.

Биология судака низовьев р. Камы и Средней Волги до сих пор остается неизученной, а между тем это изучение имеет большое хозяйственное значение и значительный теоретический интерес. Так, например, зная возрастной состав и темп роста судака, можно более правильно разрешить вопрос о более рациональном его промысле.

Кроме того, знание возрастного состава дает возможность определить время наступления половой зрелости, что чрезвычайно важно для выяснения воспроизводительной способности вида, зависимости от возраста питания, плодовитости, а также установить время наиболее рентабельного вылова рыбы и т. д. и т. д.

Еще в 1870-х годах академик Ф. В. Овсянников писал: "Законы рыболовства не могут быть вполне рациональны и не достигнут своей цели, пока мы не будем достаточно знакомы со всеми условиями жизни этих рыб".

По судаку в ТАССР до сих пор специальных работ не проводилось, а между тем они крайне необходимы, т. к. судак относится к основным промысловым рыбам республики. М. В. Логашев (1933) в своей работе о рыбном хозяйстве р. Волги в границах ТАССР приводит лишь средние данные о росте судака у гор. Тетюш по материалам 1931 г. М. И. Тихий (1933—39 гг.) в своих работах, наряду с другими рыбами, тоже указывает рост судака Средней Волги и р. Камы, не указывая, однако, количества исследованных особей. В работах В. С. Лукаша (1925, 1929) приводятся данные главным образом о распространении и морфологических признаках судака верховьев р. Камы и р. Вятки. Других работ по судаку ТАССР и близ лежащих районов нами пока не найдено.

По данным М. И. Тихого, на долю судака ТАССР и близ лежащей ЧАССР в 1936—1938 г. падало от 2,7% до 3,1% всего промыслового улова рыбы в данных республиках. По плану ВНИОРХ (Тихий, 1939 г.) было намечено довести его количество до 12%. Между тем количество судака в ТАССР за последнее десятилетие, в связи с заморами сильно снизилось. Данное положение хорошо иллюстрируется на примере Тетюшского рыбзавода, где его было выловлено в 1936 г. 27,6 центнера, в 1937—22,3 ц., в 1938 г.—12,5 ц., в 1939—16,2 ц., в 1940, в связи с замором, — 21,9 ц., в 1941 г.—12,1 ц., в 1942—2,8 ц., в 1943—8,7 ц., в 1944—11,9 ц., в 1945—16,3 ц. и в 1946 г. всего лишь 5 центнеров и в 1947 г.—6,4 центнера (К. И. Васягин, 1947). По ТАССР в целом на долю судака, по данным Госрыбнадзора, приходилось в 1946 г. 65,87 центнера и в 1947 г. 63,4 центнера, что составляет от 0,9% до 1% всего улова рыбы в республике¹.

Вышеотмеченные обстоятельства настоятельно требуют заняться выяснением биологии судака и тех причин, которые обусловили его уменьшение в уловах. При этом также необходимо найти и те пути, которые могли бы способствовать восстановлению и увеличению сырьевых запасов судака в водоемах ТАССР.

В связи с этим, нашей задачей являлось наиболее полное изучение биологии и экологии судака с целью рационализации его промысла.

Ловится судак в водоемах ТАССР, главным образом, неводами, попутно с другой рыбой, и в некоторых районах плавными сетями. Надо отметить, что лов рыбы плавными сетями за последнее десятилетие, в связи с отсутствием квалифицированных рыбаков, сильно сократился. Об этом свидетельствует то, что в 1931 г. по данным М. В. Логашева, только на р. Волге в границах ТАССР было 1069 шт. плавных сетей, а в 1946—47 г. их осталось всего лишь 450—500 шт. по всей республике, т. е. на р. р. Волге, Каме, Белой и т. д.

Надо отметить, что в течение 1946—47 гг. нами материалы собирались одновременно по экологии всех хищных рыб ТАССР, но в первую очередь мы занимались выяснением возрастного состава и темпа роста, исходя из тех соображений, что, на основании данных материалов, можно быстро внести в рыбный промысел ТАССР определенные корректизы, способствующие восстановлению и увеличению сырьевых запасов судака и других рыб в водоемах республики.

К. А. Киселевич (1927) по этому вопросу пишет: "Изучая постоянно возрастной состав и темп роста, мы можем судить о том, достаточно ли промысел использует природные запасы водоема и следует ли его (промысел) сокращать или расширять. На основе этих изысканий и строится рациональное рыбное хозяйство, т. е. наиболее полное использование продукции водоема".

На основании знания возрастного состава и темпа роста также можно судить и о колебании уловов и иметь одну из важнейших теоретических предпосылок для составления рыбохозяйственных прогнозов, что в условиях ТАССР крайне необходимо.

Работа по сбору материалов проводилась на р. Каме в пределах Лайшевского, Чистопольского и Елабужского рыбзаводов (от устья р. Камы до устья р. Иж на расстоянии 327 км) и на р. Волге в пределах Свияжского рыбзавода (в 25 км от Казани).

¹ При этом не учтен судак весом от 20 до 150 грамм, на долю которого по весу приходится до 30%, т. к. он идет вместе с мелкой рыбой других пород под общим названием "мелочь".

В сборе материалов по хищным рыбам ТАССР под нашим руководством принимали участие в 1946 г. студенты Казанского гос. университета т. т. В. В. Варфоломеев, М. С. Козлова, Е. С. Елизарова и Л. М. Бусыгина, выполняющие дипломные работы. В 1947 г. в сборах материалов также принимали участие студенты-дипломники КГУ т. т. Дыренков, Тонина, Булатова. Кроме того, в сборах материалов в 1947 г. принимал активное участие лаборант Каз. филиала АН СССР т. К. И. Васягин и лаборанты Каз. гос. университета т. т. П. П. Назаров и В. В. Варфоломеев, участвовавшие в комплексной экспедиции биологического факультета Казанского университета под руководством проф. М. В. Маркова. Студенткой М. С. Козловой под моим руководством выполнена дипломная работа на тему "Возраст и темп роста судака низовьев р. Камы".

Всем вышеперечисленным товарищам приношу свою благодарность. Также приношу благодарность старшему инспектору Госрыбнадзора ТАССР В. В. Егошину за содействие в моей работе и старшему научному сотруднику Каз. филиала АН СССР, доктору биологических наук А. В. Лукину за просмотр работы в рукописи и дачу полезных советов.

II. Методика сбора и обработки материалов

Всего за 1946—47 гг. нами было собрано и исследовано 1280 шт. судаков разного возраста и размера, добывших неводами, бреднем, мальковой волокушей и частично плавными сетями.

Для определения возраста нами бралась чешуя, расположенная между первым и вторым спинным плавником несколько выше боковой линии. В целях проверки, от некоторых особенно крупных судаков также брались *operculum* и лучи плавников согласно указаний Е. Г. Бойко (1941).

Годовые кольца, для расчисления темпа роста, зарисовывались по чешуе с помощью рисовального аппарата *"Abbe Reichert"*. Темп роста нами расчислялся на доске Г. Н. Монастырского (1924) по методу Einar Lea по переднему краю чешуи.

В целях проверки и сравнения также изучался темп роста и по эмпирическим данным.

Надо заметить, что для определения возраста и расчисления темпа роста нами брались только те чешуи, на которых годовые кольца были выражены более отчетливо.

При определении возраста судака нами были учтены указания Н. Л. Чугунова (1926), опубликованные им в статье "Определение возраста и темпа роста рыб по костям". Нами также учтены указания Г. Н. Монастырского (1930), И. Ф. Правдина (1939), И. Н. Арнольда (1911) и В. О. Клерса (1911).

Длина тела судака нами всюду указана до конца чешуйного покрова. Из той же длины мы исходили и при расчислении темпа роста.

Кроме линейных размеров, нами изучались и весовые приросты. При исчислении весовых приростов мы исходили из непосредственных наблюдений веса в момент вылова рыбы. Нами также определялся коэффициент упитанности судака по формуле предложенной

$$\text{Фультоном}^1: Q = \frac{W \cdot 100}{L^3}$$

¹ Q — коэффициент упитанности,

W — вес рыбы в граммах,

L³ — длина тела до основания средних лучей хвостового плавника, возведенная в куб.

Анализ неводных и сетных уловов производился на местах вылова рыбы, т. е. непосредственно на неводных тонях, т. к. на склады поступает не вся рыба, в связи с отбором крупных экземпляров на питание рыболовецких артелей и т. д.

III. Анализ промысловых уловов судака

Всего нами было исследовано на возраст — не считая молоди, добьтой мальковой волокушей и бреднем, — 1193 судака. Чешуя 87 судаков была забракована, так как годовые кольца на ней были плохо заметны.

В целях удобства рассмотрения, полученные результаты по неводным и сетным уловам сведены нами в нижеследующих таблицах.

Возрастной состав судака р. Камы и р. Волги неводных уловов (по данным за июль—сентябрь 1946 и 1947 г.г.).

Таблица 1

Место вылова и дата	Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	п	м
р. Кама 1946 VII — IX	К-во рыб	138	80	54	50	18	8	2	1	—	1	352	1,36
	в %	39,2	22,7	15,3	14,2	5,1	2,3	0,6	0,3	—	0,3	100%	
р. Кама 1947 г. VIII — IX	К-во %	130	194	104	32	20	16	1	1	—	—	498	1,35
р. Волга 1946—47 г. VII — IX	К-во %	20	22	9	7	2	—	1	—	—	—	61	1,16
Всего	К-во %	288	296	167	89	40	24	4	2	1	911	1,33	
	в %	31,6	32,6	18,4	9,8	4,4	2,5	0,4	0,2	0,1	100%		

Из приведенной таблицы видно, что как на р. Каме, так и на р. Волге в 1946—47 г. г. вылавливалось чрезвычайно много молодого судака, не достигшего половой зрелости. На долю одно-трехлетних особей на р. Каме приходилось от 77,2% до 85,6%, а на реке Волге 84,1%.

По всем неводным уловам за июль, август и сентябрь одно-трехлетние неполовозрелые особи составляли 82,6%. Такой высокий процент вылова молодой рыбы объясняется тем, что в данном случае лов производился на кормовых участках.

Считается общепризнанным, что для охраны рыбных запасов от истощения промысловой деятельностью человека необходимо рыбу оберегать от вылова до ее полового созревания. Еще в 80-х годах прошлого столетия знаток русского рыболовства Н. Я. Данилевский (1875) писал: „необходимо давать большинству молодого подроста время достигать половой зрелости, дабы достаточная часть его могла, в свою очередь, содействовать размножению своей породы“.

Рассмотрим теперь размеры и вес судака выловленного неводом.

В целях удобства рассмотрения, цифровые материалы сведены нами в нижеприведенную таблицу 2.

Из приведенной таблицы видно, что размеры рыб, пойманных на реках Волге и Каме неводом варьируют от 5-ти (точнее — от 7,5) до 65 см.

В целом по всем неводным уловам за июль-сентябрь рыбы размером от 7,5 см до 30 см (что соответствует 22 см промысловой

Таблица 2

Место вылова и дата	Размер мер в см	5—10	—15	—20	—25	—30	—35	—40	—45	—50	—55	—60	—65	—70	п	м
р. Кама 1946 г. VII — IX	К-во рыб	12	70	72	64	36	36	22	14	12	10	2	2	—	352	24,23
р. Кама 1947 г. VIII — IX	К-во %	16	42	166	110	56	32	30	14	16	14	2	—	—	498	23,97
р. Волга 1946—47 г. VII — IX	К-во %	—	4	26	4	10	6	2	6	2	—	1	—	—	61	25,23
Всего	К-во %	28	116	264	182	102	72	54	34	30	24	5	2,6	0,5	911	24,19
	в %	3,1	12,8	29,0	20,0	11,0	7,9	6,0	3,6	3,3	2,6	0,2	—	—	100%	
Вес судака. Волга и Кама, 1946—47 г. г.																
К-во рыб в %	0,02 — 0,1 — 0,2 — 0,3 — 0,4 — 0,5 — 0,6 — 0,7 — 0,8 — 0,9 — 1,0 — 1,5 — 2,0 — 2,5 — 3,0 — 3,5	п	м													
К-во рыб в %	61 16,5	95 26,4	82 22,5	30 8,4	21 5,7	12 3,3	10 2,8	3 0,8	12 3,3	8 2,2	4 1,1	1 0,3	1 0,3	1 0,3	360 100%	0,37

* В целях сокращения вариационного ряда, классовый промежуток взят разный, но при подсчете среднего это учтено. Средний вес для

334 шт. судаков весом до 1 кг равен 0,27 кг, и для 26 экземпляров весом больше 1 кг — 1,69 кг.

меры) составляли 75,9%. По существующим правилам рыболовства (49, 1940), судак размером меньше 22 см промысловой меры не должен ловиться. Прилов маломерной рыбы в законные орудия лова допускается не свыше 8% по счету от общего улова. Это правило в ТАССР, как видно, не выполняется.

Из той же таблицы видно, что вес вылавливаемых рыб колебался от 20 грамм до 3,5 кг, но основная масса особей (65,4%) падала на группы рыб весом от 20 до 300 грамм.

Средний размер по всему улову был равен 24,2 см и средний вес 0,37 кг.

В целях сравнения приведем данные о среднем весе и размерах судаков, вылавливаемых в других районах Союза.

А. И. Букирев и М. И. Меньшиков (1934) для верховьев р. Камы указывают, что обычный вес судака не превышает 1 кг, и что судаки весом от 1 до 2 кг в уловах уже редки. Длина измеренных ими 19 судаков в среднем колебалась от 17,4 см до 59 см и вес — от 58 г до 2,56 кг.

А. Я. Недошивин (1931) для донского судака за 1923—1925 г.г. указывает средний вес от 1,0 до 1,5 кг и средний размер 45—49 см.

Средний вес аральского судака, по Л. С. Бергу (1925), был равен 1,28 кг, а по Г. В. Никольскому (1940) средний размер 35—38 см и вес от 150 г до 7 кг.

К. А. Киселевич (1923) для судака каспийско-волжского района указывает средний вес 0,8—0,9 кг. В озере Ильмень, по данным П. Ф. Домрачева (1926) средний вес судака был равен 0,6 кг и в озере Белом, по данным И. Н. Арнольда (1925) — от 0,2 до 0,4 кг. Кубанский судак, по данным Н. И. Чугуновой (1931), в 1926—27 г.г. имел средний вес 2,3 кг и средний размер 54—55 см.

Из приведенных данных видно, что средний вес и размер судака р. р. Камы и Волги в пределах ТАССР являются очень низкими. Это объясняется целым рядом причин и прежде всего тем, что в ТАССР судак неводами вылавливается на мелких кормовых участках, где собирается большое количество молоди, тогда как крупные старые особи держатся на стрежне или на ямах и недоступны для вылова неводом. На средних размерах судака также, конечно, отразилась и гибель большого количества судака во время зимних заморов в 1939—1942 гг. (Лукин, 1945; Скопинцев, 1940).

Иную картину мы имеем при анализе данных о судаках, выловленных сетями.

Все полученные результаты по сетным уловам сведены нами в одну общую таблицу 3.

Возрастной состав, размер и вес судака сетных уловов по данным за август, сентябрь 1946 г. и ноябрь 1947 г.

Таблица 3

Возраст	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	n	M
К-во экз. в %	—	10	12	8	10	8	1	1	2	—	—	52	6,04
	—	19,1	23,2	15,5	19,1	15,5	1,9	1,9	3,8	—	—	100%	года

Размер в см	35—40	45—50	55—60	65—70	75—80	85—90	n	M					
К-во экз. в %	4	12	8	5	4	6	4	2	6	1	—	52	54,6 см
	7,7	23,2	15,5	9,5	7,7	11,6	7,7	3,8	11,6	1,9	—	100%	

Вес в кг	0,5—1,0	1,5—2,0	2,5—3,0	3,5—4,0	4,0—5,0	5,0—6,0	6,0—7,0	7,0—8,0	8,0—9,0	9,0—10	n	M	
К-во экз. в %	17	10	3	2	4	6	3	—	2	2	2	1	52 2,29
	33,3	19,1	5,7	3,8	7,7	11,4	5,7	—	3,8	3,8	3,8	1,9	100%

Из таблицы видно, что в сетных уловах преобладали судаки 5—10-летнего возраста, на долю которых падало 76,9%.

Средний возраст по всему сетному лову был равен шести годам.

Размер судаков сетного улова варьировал от 35 до 85 см, но наибольшее количество особей было размером от 40 до 80 см. Средний размер по всему улову был равен 54,6 см.

Вес судаков колебался от 500 г до 10 кг. Наибольшим весом — в 10 кг — обладал судак — самка 10-летнего возраста, размером 85 см. По свидетельству старых рыбаков с. Мансурова П. С. Малыгина и Большакова, им приходилось ловить судаков весом до 16 кг, но нами таких особей встреченено не было. Средний вес судаков по всему сетному улову был равен 2,29 кг. Также крупные судаки ловятся поздней осенью неводом на ямах. В 1946 г. из общего улова рыбы в 3700 кг на Мансуровской яме примерно 900 кг (24,4%) приходилось на долю крупного судака. В декабре 1947 г. было выловлено за одно притонение 3200 кг рыбы, из которой 810 кг (или 25,3%) приходилось тоже на долю мерного судака. Мелкий судак (размером до 30 см) здесь был выловлен единично.

На основании анализа 61 рыбы, взятой из общей массы, состав этих рыб представляется в следующем виде.

Возрастной состав, вес и размер судака, выловленного неводом на яме „Черный рынок“ 22 ноября 1946 г. и 8 декабря 1947 г.

Таблица 4

Возраст	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	n	M
К-во экз. в %	—	8	35	12	3	1	2	—	—	—	61	5,34
	—	13,0	57,4	19,8	5,0	1,6	3,2	—	—	—	100%	
Размер	35—40	45—50	55—60	65—70	70—75	75—80	80—85	n	M			
К-во экз. в %	2	5	34	16	—	2	—	1	1	—	61	49,4 см
	3,2	8,1	56,7	25,8	—	3,2	—	1,6	1,6	—	100%	
Вес	0,5—1,0	1,5—2,0	2,5—3,0	3,5—4,0	4,0—4,5	4,5—5,0	5,0—5,5	6,0	n			
К-во экз. в %	4	20	91	6	4	1	2	1	61	1,6	1,6	1,87
	6,5	32,6	33,5	9,8	6,4	1,6	3,2	1,6	1,6	1,6	1,6	100%

Из таблицы видно, что возраст судаков, собравшихся на яме „Черный рынок“, колебался от 4 до 9 полных лет. Наибольшее количество (77,2%) падало на 5—6-годовалых особей. На долю 4-годовалых экземпляров приходилось 13% и на долю 7-9-годов падало 9,6%. Средний возраст для всех рыб равен 5,3 года.

Размер судаков варьировал от 35 до 80 см. Средний размер был равен 49,4 см.

Вес судаков колебался от 500 г до 6 кг, но наибольшее количество особей имело вес от 1 до 3 кг. Средний вес по всему улову был равен 1,87 кг.

Из приведенных таблиц видно, что средний возраст, размер и вес судаков, вылавливаемых в июле-сентябре на мелких речных тонях и в ноябре—декабре на ямах, совершенно различен.

В поенным озерах рек Камы и Волги, где весной не устанавливаются запоры, крупный судак остается крайне редко, и здесь в большинстве случаев вылавливаются молодые, мелкие особи, а иногда и одни сеголетки. Это объясняется тем, что у судака в процессе эволюции, выработалось приспособление покидать вместе со спадом воды мелкие озера, в которых он должен был бы погибнуть во время зимних заморов.

В связи с приведенными данными, при суждении о рациональности промысла судака в ТАССР приходится особо говорить о неводных уловах в летне-осеннее время на неглубоких речных тонях и в ноябре-декабре на ямах, где крупный судак собирается на зимовку.

Учитывая вышеизложенное, а также исходя из данных таблиц 1 и 2, мы констатируем, что неводной промысел судака в ТАССР в 1946—47 гг базировался главным образом на неполовозрелых особях в возрасте 1—3 лет (77,2%—85,6%), размером до 30 см (75,9%) и весом от 20 до 300 г (65,4%), что, безусловно, идет в разрез с основными принципами рационального рыбного хозяйства.

Распределение судака по возрастным и размерным группам хорошо иллюстрируется рисунком № 1.

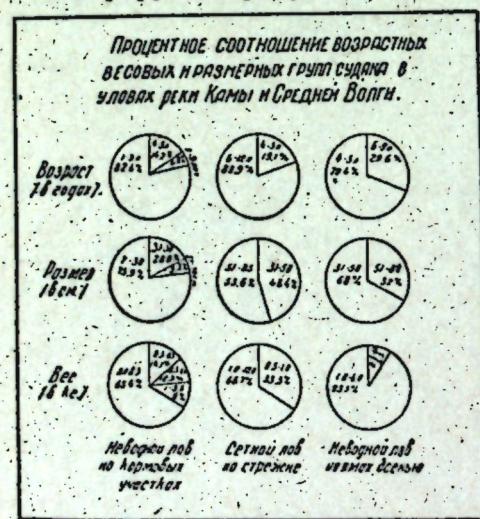


Рис. 1.

В связи с этим Госрыбнадзору ТАССР необходимо повести решительную борьбу с применением на р. Волге и Каме неводов с незаконной ячейей (в матне 18—22 мм), которые, по нашим многолетним наблюдениям (Шмидтов, 1939, стр. 32), вылавливают очень большое количество молоди ценных промысловых рыб, подрывая их сырьевые запасы в водоемах.

В целях вылова большого количества крупного судака и другой рыбы, Татгосрыбресту необходимо в ближайшие годы восстановить в ТАССР лов рыбы крупноячейными плавными и ставными сетями, которые, по нашим данным (табл. 3), дают на 100% крупного судака; а попутно и крупную рыбу других промысловых пород — щуку, леща, жереха и т. д.

Это мероприятие позволит увеличить количество добываемой в ТАССР рыбы и улучшит ее качественный состав, т. к. вместо так называемой "мелочи" будет вылавливаться крупная, более ценная рыба. Наряду с этим данное мероприятие позволит более рационально использовать кормовые ресурсы водоема, т. к. старые рыбы большое количество пищи используют на поддержание жизненных процессов, а не на продукцию мяса и жира (Мейнер, 1933).

Это также позволит избавиться в водоемах от крупных старых щук, жерехов и др. хищников, которые наносят вред рыбному хозяйству, поедая крупную промысловую рыбу.

Наряду с проведением данных мероприятий, Госрыбнадзору совместно с рыболовецкими артелями и рыбзаводами ТАССР необходимо повести решительную борьбу с глушением рыбы взрывчатыми веществами. Также необходимо более строго соблюдать установленные запретные сроки, не допуская вылова рыбы во время нереста. Выполнение вышеперечисленных мероприятий будет способствовать сохранению сырьевых запасов и увеличению добычи рыбы в водоемах республики.

IV. Темп роста и питательность судака

Ознакомившись с возрастным составом судака р. Волги и Камы в пределах ТАССР, перейдем к рассмотрению его темпа роста. Остановимся первоначально на росте молоди судака в течение 1-го года ее жизни. Имеющиеся по этому вопросу материалы сведены нами в нижеприведенную таблицу 5. При этом из неводных уловов нами взяты только сеголетки, выловленные в первой половине августа и первой половине сентября, т. е. примерно через месяц (см. табл. на след. странице).

Из приведенной таблицы видно, что средний размер молоди, выловленной 17 июля в оз. Садовом (пойма р. Камы), равен 42,5 мм, а в протоке Чертык (пойма р. Волги у пристани Переволоки) — 40,2 мм. По данным от 13/VIII и 17/VIII видно, что в Старой Каме судак растет более интенсивно, чем в р. Меше, и что в это время появляется большая разница в росте отдельных сеголетков. В это время некоторые судачки имели размер всего лишь 5,5—6 см, тогда как другие имели уже размер 9,6—10,7 см. В августе-сентябре, по данным неводных уловов, разница в длине сеголетков достигает еще более значительных размеров (от 8,5—9,0 до 20,7 мм).

По данным неводных уловов от 9—14/VII видно, что размеры сеголетков в русле р. Камы значительно больше, чем в "Старой Каме" и в устье р. Меше, хотя они выловлены примерно в одно и то же время. Это, очевидно, зависит от двух причин: во-первых, от различных экологических условий и, во-вторых, от отбора речными неводами только наиболее крупных быстрорастущих сеголетков.

Далее обращает на себя внимание сильная растянутость вариационных рядов, что говорит о большом различии в росте отдельных экземпляров. Высчитанные нами приросты (t) идут крайне неравномерно, что зависит в основном от трех причин: 1) материал собран в разных водоемах; 2) не через одинаковые промежутки времени и 3) разными орудиями лова (мальковая волокуша, бредень и невод).

В целях сравнения приведем данные о росте сеголетков в 1946 году. Имеющиеся у нас материалы представлены в таблице 6.

Продолжение табл. 5.

Таблица 5

Рост молоди судака в течение 1 года.

Дата и место вылова	Размер в мм	25—30—35—40—45—50—55—60—65—70—75—80—85—90—95—100—105—110										п	M	t
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
17/VII-1947. Оз. Садовое (мальковая волокуша)	1 8 1											10	42,5	42,5
18—22/VII-47 г. р. Волга, *Чертык* (мальк. волокуша)	2 2 4 4 4 1											17	40,2	40,2
26—29/VII-47 г. (гоже)	1 3 3 4 5 7 4 1											28	46,7	6,8
13/VIII-47 г. Устье Меши. (Бредень)	3 5 2 — — — 1 — 1											12	67,1	20,4
17/VIII-47 г. Старая Кама (Бредень)	3 — 1 5 6 3 1 — — 1											20	76,5	9,4

Дата и место вылова	Размер в мм	75—100—125—150—175—200—225—										п	M	t
		75	100	125	150	175	200	225	—	—	—			
9—15/VII-47 г. Кама, у Лайшева (невод)	9—15/VII-47 г. Кама, у Лайшева (невод)	2	2	8	8	2	—	—	22	144,2	68,2			
6—14/IX-47 г. Тоже. (невод)	6—14/IX-47 г. Тоже. (невод)	1	2	7	18	4	2	—	34	155,0	10,8			

Рост молоди по данным 1946 г.

Таблица 6

Время и место вылова	Размеры в мм	75—100—125—150—175—200—225										п	M
		75	100	125	150	175	200	225	—	—	—		
20/VIII-1946 р-н Елабуги (невод)	20/VIII-1946 р-н Елабуги (невод)	1	12	8	2	1	1	—	25	131,0			
7/IX-1946 р-н Елабуги (невод)	7/IX-1946 р-н Елабуги (невод)	1	8	3	14	—	2	—	28	146,5			
23/IX-1946 оз. Змеево, р-н Чистополя	23/IX-1946 оз. Змеево, р-н Чистополя	—	8	17	4	1	—	—	30	135,7			
28/XI-1946 оз. Садовое, р-н Лайшева	28/XI-1946 оз. Садовое, р-н Лайшева	—	6	20	4	—	—	—	30	135,7			

Как видно, молодь судака в оз. Змеево и оз. Садовом растет несколько медленнее, чем в р. Каме. В озерах она также растет несколько дружнее, т. е. здесь вариационные ряды менее растянуты.

Перейдем к рассмотрению весовых приростов сеголетков судака. С этой целью нами составлена таблица 7, приведенная ниже.

Вес сеголетков, выловленных 17/VII в оз. Садовом (пойма р. Камы) и 18—22/VII в протоке Чертык (пойма р. Волги), равен в среднем 0,8—1,01 г. Колебание веса у отдельных особей наблюдалось от 0,20 г до 1,4 г. В конце июля (29/VII) средний вес сеголетков из протока Чертык был равен 1,5 г. В середине августа, судя по сеголеткам выловленным в устье р. Меши, он равен 3,4 г и в "Старой Каме" (в 2-х км ниже Мансурова)—5,5 грамма. Из вариационных рядов видно, что вес отдельных сеголетков здесь колебался от 1,7 до 14,3 г. По материалам неводных уловов видно, что средний вес молоди судака из озера Садового 28/XI-1946 г. был равен 23,7 г, тогда как в озере Змеево он 23/IX-1946 г. достигал 34,05 г, а в р. Каме—от 38,3 до 60,5 г.

Нарастание веса молоди судака в течение 1 года жизни
(данные 1946—1947 гг.)

Таблица 7

Вес в г.	0—1—2—3—4—5—6—7—8—9	Минимум и максимум	п	М
Дата и место вылова				
17/VII-1947. оз. Садовое, Кама (мальков. волокуша)	4 6	0,8—1,3	10	1,01
18—22/VII-47 г. Чертык, р. Волга мальков. волокуша)	10 7	0,23—1,4	17	0,88
26—29/VII-47. тоже	9 12 6 1	0,4—3,2	28	1,5
13/VIII-1947. Устье Меши, Кама (бредень)	— 2 5 3 1 1	1,7—8,1	12	3,4
17/VIII-1947. „Старая Кама“ (бредень)	— 2 1 2 9 3 3	1,7—14,3	20	5,5
Продолжение.				
Вес в г.	5—20—35—50—65—80—95—110	Минимум и максимум	п	М
Дата и место вылова				
28/XI-46, оз. Садовое р-н Лашева.	14 15 1	16—47	30	23,7
23/X-46, оз. Змеево, р-н Чистополя	2 15 10 2 1	16—78	30	34,0
20/VIII-46 г. Кама, р-н Елабуги	8 3 6 6 1 1	11—88	25	38,3
9/IX-46. Кама, тоже.	4 2 2 8 8 4	11—52	28	56,4
9—14/VIII-47 Кама, р-н Лашева.	4 — 6 6 4 2	18—87	22	50,8
6—14/IX-47 Кама, тоже	3 1 1 15 10 3 1	13—108	34	60,5

Такая разница в росте сеголетков, очевидно, зависела от целого ряда факторов и прежде всего, повидимому, от питания, т. е. количества и качества корма, и плотности заселения водоема рыбой. Г. В. Никольский (1944) придает большое значение влиянию различных гормонов и температуре. Он также отмечает, что у рыб, живущих в более или менее сходных экологических условиях, может быть большая разница в темпе роста в связи с количеством корма. Кроме пищевой ценности корма, на рост рыб также оказывает влияние по

Никольскому, и размер кормовых объектов. Он пишет: „Как показали опыты с карпами, чем крупнее до известных пределов куски, заглатываемые рыбой, тем быстрее она растет“. Повидимому, данное положение имеет отношение и к судаку, который может заглатывать добычу разного размера.

В целях выяснения причин различного роста судака в разных водоемах ТАССР, укажем экологическую обстановку и состав ихтиофауны водоемов, в которых вылавливались сеголетки. Также приведем некоторые данные о питании сеголетков.

Озеро Садовое имеет средние размеры. Дно озера сильно заиленное. В декабре—январе в озере обычно бывают заморы всей рыбы, кроме карася. Весной озеро ежегодно заливается полыми водами. По классификации Борне, его надо отнести к озерам карасевого типа, которые характеризуются следующими признаками. Это обыкновенно небольшие и мелкие (в среднем—2 м) озера с теплой водой. Дно сильно заиленное; обильное развитие водной растительности на большей части озерной площади. Зимой (а иногда и летом) в придонных слоях резкий дефицит кислорода. Фауна в большинстве случаев богатая. Руководящая рыба — карась, сопровождающие рыбы — линь, плотва, в некоторых случаях (при более благоприятном кислородном режиме) — щука, лещ“ (цитировано по А. И. Елеонскому, 1936).

В озере Садовом 28/XI-1946 г., при подледном лове неводом с ячейей в матне 18 мм, нами были выловлены следующие рыбы: крупного карася 110 шт.—65 кг; крупного линя 5 шт.—4 кг; щуки размером от 15 до 35 см — 70 шт.—12 кг; окуня разных размеров 147 шт.—11 кг; плотвы 132 шт.—10 кг; сеголетков судака 30 шт.—700 г; язей 1 шт.—150 г; сеголетков жереха 3 шт.—53 г и один сом весом 320 г. При анализе содержимого желудков судачков было найдено: пустых желудков 20 шт.—66,6%, с остатками рыбы 10 шт.—33,4%; из них — в трех желудках были найдены два окуня размером в 52—56 мм и плотва размером в 60 мм. Длина тела заглоченных рыб составляла 27—34% от длины тела хищника (Шмидтов, 1948).

При облове того же водоема летом (17/VII-1947 г.) ловились те же рыбы, среди которых было найдено 10 сеголетков судака, из которых у 7 шт. (70%) желудки были пусты, а у трех шт. (30%) они имели слабое наполнение остатками рыбы. Лов производился в дневные часы. В обоих случаях, как видно из приведенных данных, большой процент падал на пустые желудки. Очевидно, это указывает на плохую кормовую базу. Об этом же говорит и более слабый рост веса сеголетков судака в этом озере.

Озеро Змеево — более крупных размеров. Грунт — черный ил. Здесь заморы бывают не ежегодно. Оно подходит ближе к типу окунево-плотвичных озер, выделенных М. П. Сомовым в особую группу. По М. П. Сомову (1920), окуневоплотвичные озера характеризуются следующими признаками: „В некоторых случаях все рыбное население ограничивается этими двумя видами. Иногда в таких озерах встречается в большом числе щука. Могут также встречаться уклека, линь, карась и единично ерш и лещ“.

Здесь 23/IX-1946 г. неводом с ячейей в матне в 22 мм было поймано около 1200 кг рыбы, из которой около 200 кг падало на крупную щуку, а остальные 1000 кг на так называемую „мелочь“. Анализ навески „мелочи“ (10 кг) показал, что в ней на долю плотвы падало 49 шт.—6,2 кг, на долю окуня 15 шт.—1,6 кг; густеры было 13 шт.—1,33 кг; язя 11 шт.—0,97 кг; жереха — 1 шт.—130 г; мелкой щуки 2 шт.—250 г и ерша 12 шт.—390 г.

Анализ содержимого 30 шт. желудков судачков — сеголетков показал, что среди них 9 желудков — 30% — было пустых и 21 шт. — 70% — с остатками рыбы; из них в трех желудках были найдены ерши и в одном плотва размером от 50 до 55 мм. Повидимому, в этом озере кормовая база для сеголетков судака была лучше. Об этом говорит как количество заполненных желудков, так и средний вес сеголетков, равный 34 г.

„Старая Кама“ в районе Лашевского рыбзавода представляет собой бывшее русло р. Камы, где в полую воду создается довольно сильное течение, а летом она почти совсем отшлифовывается от р. Камы и представляет большой затон лещево-уклейного типа (по Сомову). Состав ихтиофауны примерно тот же, что и в озере Змеево, но здесь остается довольно много леща, сопы, синца и т. д. В некоторые годы, при постановке запора, здесь остается судак и даже стерлядь. В „старой Каме“ заморов не бывает. Анализ содержимого 20 шт. желудков выловленных здесь судачков показал, что на долю пустых желудков падало 45%, с остатками рыбы было 55% желудков. В заполненных желудках была найдена молодь ершей, окуней, пескарей и плотвы, но наибольшее количество — 48% падало на ершей.

Среди 12 желудков судачков, выловленных в р. Меше, было пустых 66,7%, с личинками насекомых 8,3% и с остатками рыбы 25%. Процент пустых желудков здесь очень высокий, а это, повидимому, говорит о плохой кормовой базе. К такому же заключению мы приходим и на основании нарастания среднего веса сеголетков. Он здесь равен 3,4 г, тогда как в это же время в „Старой Каме“ равен 5,5 г (таблица 7).

В русле р. Камы в 1946 г. облавливались песчаные тони глубиной до 3—4 метров в районе с. Танайки, против устья Кривушки и против пристани „Елабуга“, а в 1947 г. песчаные тони в районе с. Мансурова (Зусканские и Мысовские пески). В уловах были самые различные рыбы, начиная с ерша и кончая стерлядью. Анализ содержимого 70 желудков судачков, выловленных в 1946 г., показал, что среди них было пустых 30%, с личинками насекомых 3% и с остатками рыбы 67%. В заполненных желудках были еще непереваренные рыбы, среди которых ершей было 22 шт. — 73,3%, окуней 6 шт. — 20% и пескарей 2 шт. — 6,6%. В 1947 г. пустых желудков было 27,5%, с полупереваренными остатками рыбы 22,5% и сохранившейся рыбой 50%. При этом на долю заглощенных ершей падало 30%, на долю мелких судачков 15%, на долю окуней — 10%, плотвы 15% и разных рыб 30% (Шмидтов, 1948).

Из приведенных данных видно, что здесь пустых желудков было меньше и что среди заглощенных рыб особенно много ершей, окуней, мелких судачков и плотвы. Это, повидимому, свидетельствует о том, что сеголетки судака предпочитают данных рыб другим рыбам. Средний вес сеголетков здесь был равен в сентябре 50—60 граммам.

На р. Волге в протоке Чертых, во время вылова сеголетков, наблюдалось довольно сильное течение. Дно здесь песчаное. Наряду с судачками здесь вылавливались мальковой волокушей сеголетки ерша, окуня, уклейки, пескари и молодь других пород. Здесь у выловленных 45 судачков пустых желудков было 44%, с остатками мальков и с мальками рыб 56%. Из мальков поедались в первую очередь мальчики ерша — 60%, окуня — 10%, плотвы — 30%. При этом интересно отметить, что в судачках размером от 27 до 53 мм были заглощены мальчики размером 15—26 мм, что составляло иногда 50—55% от длины тела хищника.

Из приведенных данных видно, что сеголетки судака в р. Каме при питании предпочитают ерша и окуня другой рыбе. По материалам 1947 г. на долю ершей в питании сеголетков судака падает 63,3%, окуней 23,6% и остальных рыб только 13% (Шмидтов, 1948 г.). Возможно, что в связи с отсутствием ерша, как основного объекта питания, задерживался рост молоди судака в некоторых озерах (Садовое). Наряду с этим, здесь имеют значение, конечно, и другие факторы, как-то: проточность воды, более низкие температуры на дне озер, недостаток кислорода и т. д. Н. И. Чугунова (1931) указывает для сеголетков кубанского судака в июне размер 44 мм и вес от 1,1 до 1,5 г; в июле — размер в 55 мм и вес от 2,1 до 2,9 г. В августе кубанские сеголетки имеют размер 180 мм и в сентябре — октябре до 200—210 мм при весе 89 г. И. Н. Арнольд (1) для сеголеток дельты Волги указывает размер в конце сентября в среднем 175 мм и вес 69,5 г. Н. Л. Чугунов (1928) указывает средний размер сеголетков судака в ноябре 164—190 мм. Следовательно, судаки из р. Кубани и дельты р. Волги, в течение 1-го года жизни, растут значительно быстрее, чем в Средней Волге и низовьях р. Камы.

Переходя к изучению темпа роста более старых судаков, необходимо заметить, что собранные нами материалы на р. Каме в 1946 и в 1947 гг. обработаны отдельно. Также отдельно обработаны и материалы по судаку р. Волги, собранные в 1946—47 г. г. в районе Свияжского рыбзавода. Однако, ввиду их большого сходства, будем останавливаться только на материалах 1947 г., приводя другие данные лишь в качестве сравнительного материала.

Для характеристики темпа роста судака нами составлена таблица 8, в которой представлены: вариация эмпирически найденных размеров, средние размеры (M) и средние приросты (t).

Зависимость между длиной и возрастом у судака по материалам за VIII—XII-1947 г. (непосредственные наблюдения).

Таблица 8

Воз- раст	Размер в сантиметрах													n	M	t			
	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45	45—50	50—55	55—60	60—65	65—70	70—75	75—80	80—85			
0+	2	22	67	4													95	16,30	16,30
1+		16	34	15	1												66	22,58	6,30
2+			14	18	12	4											48	28,15	5,75
3+				1	6	10	4	6	2								29	39,90	11,75
4+					4	7	17	13	1								42	47,50	7,60
5+						1	8	3	2	5	1						20	53,75	6,25
6+							6	—	2	2	1	1					12	60,45	6,70
7+							1	2	2	—	3						8	68,75	8,30
8+								1	1	1							3	71,00	2,25
9+									1	1	—	1					3	74,17	3,17
10+									1	1	1						3	77,50	3,33
11+										1	1						1	79,60	2,30
Итого	2	22	83	52	34	19	18	12	31	24	4	9	7	4	7	3	331		

Из приведенной таблицы видно, что размеры судака в пределах возрастных групп сильно варьируют. В некоторых возрастных группах наиболее быстрорастущие экземпляры больше наименьших в 2—3 раза. Средние размеры судака, как видно из таблицы, увеличиваются от 16,3 см — у сеголеток до 79,8 см — у 12-летних особей.

Средние годовые приrostы судака в связи с возрастом, наоборот, сильно снижаются. При этом необходимо отметить, что снижение приростов идет неравномерно. Из таблицы видно, что очень велики приросты четырех- и восьмилеток. Приросты четырехлеток равны 11,75 см и восьмилеток — 8,30 см. Высокий прирост восьмилеток объясняется нами наличием в данной возрастной группе большого процента самок, которые растут, как видно из таблицы 10, несколько быстрее. Причина ненормально большого прироста 4-леток, повидимому, кроется в особенностях роста судака из р. Камы.

С таким же явлением столкнулась Н. И. Чугунова (1931) при изучении темпа роста судака р.р. Кубани и Дона. Это явление она назвала „парадоксом“ и по этому поводу пишет: „Если мы получаем годовые приросты путем вычитания средних, то получаем совершенно абсурдную картину роста. Вместо характерного для рыб снижения темпа роста с повышением возраста, здесь получается сбивчатая ломанная кривая с повышением темпа роста в старших возрастах. Это совершенно противоречит четкой и ясной картине падения темпа роста, которая получается при изучении его по чешуе“.

Далее она заявляет, что разобраться в причинах этого явления ей до конца не удалось, и она высказывает предположение, что здесь играет роль довольно заметная разница в темпе роста рыб по годам, а также преобладание в старших группах судака более крупных экземпляров. Не отрицая этого, мы думаем, что здесь есть и другая причина.

В целях выяснения этого вопроса, сопоставим полученные нами приросты с приростами судака р.р. Кубани и Дона по данным Н. И. Чугуновой.

Таблица 9.

Возраст ¹	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
К-во экзем.	95	66	48	29	42	20	12	8	3	3	3	2
(Наши данные) Приросты, полу- ченные вычитанием из эмпирических ср. размеров по матер. 1947 г.	16,3	6,3	5,7	11,7	7,6	6,2	6,7	8,3	2,2	3,1	3,3	2,3
Тоже по мат. Чу- гуновой (45) по кубанскому су- даку.	16,8	20,4	6,6	5,0	7,2	5,3	8,3	3,0				
Тоже по пробе Ачуева — 1925 г. (табл. 21).					3,3	6,6	8,3	2,5				
Тоже по доиско- му судаку.	16,9	15,1	5,4	4,9	5,6	6,5	6,5	7,2				

¹ По нашим материалам возраст должен быть обозначен как 1—12-летки, а по материалам Н. И. Чугуновой, как 1—9-годовики.

Из приведенных данных видно, что судак низовьев р. Камы дает усиленные приросты на четвертом и восьмом году, а судак р. Кубани — на втором и седьмом году. Судак р. Дона дает усиленные приросты на 2-м и 8-м году. Особенно большой прирост камского судака на 8-м году объясняется тем, что здесь из 8 исследованных особей на долю самцов падало только 2 экземпляра, а 6 приходилось на самок, которые растут быстрее (табл. 10), а поэтому на 8-м году получилось заметное повышение прироста. Далее в наших материалах остаются одни самки, и приросты приходят в норму.

Большие приросты кубанского судака на 7-м году и донского на 8-м году, повидимому, объясняются той же причиной. Усиленные приросты у кубанского и донского судаков на 2-м году, а у нижнекамского на 4-м году объясняются особенностями роста судака в данных районах, очевидно, в связи с питанием. Но на этом вопросе мы остановимся позднее, когда разберем весовые приросты и другие материалы, относящиеся к данному вопросу. Н. И. Чугунова (1931 г.) усиленный рост кубанского судака на втором году жизни объясняет усиленным питанием.

В целях уточнения годовых приростов, а также в целях выяснения темпа роста самцов и самок, нами, на основании 4—12-летних экземпляров, составлена таблица 10, в которой представлены вариационные ряды, средние размеры и приросты, полученные методом обратных расчислений. В данной таблице, кроме того, указана разница в росте самцов и самок и их совместные приросты (см. таблицу 10 на след. странице).

Из таблицы видно, что характер роста самцов и самок примерно одинаков, и что в пределах возрастных групп размеры как самцов, так и самок сильно варьируют.

Из той же таблицы видно, что самки во всех возрастных группах имеют более крупные размеры.

Средние размеры, полученные методом обратных расчислений, для самцов и самок совместно равны: для годовиков 14,57 см и для особей 12-годовалого возраста — 78,9 см. Надо отметить, что по данным обратных расчислений наблюдается более равномерное увеличение средних размеров и более постепенное затухание годовых приростов.

По обратным расчислениям особенно бурный рост наблюдается у судака на первом году жизни. На втором, третьем и на четвертом годах темп роста несколько снижается, а начиная с 5 года он довольно резко падает. Это связано с наступлением полового созревания инерестом. Рост не прекращается и у 10—12-летних особей, но он здесь значительно слабее.

В целях сравнения средних размеров, полученных эмпирическим путем и методом обратных расчислений, а также в целях выяснения приростов за осенне время до закладки годового кольца, нами составлена таблица 11, в которой указаны расчисленные и эмпирические средние размеры и разница между ними. В целях сравнения здесь также приведена разница в размерах и по материалам 1946 г., когда нами было исследовано 352 рыбы.

Из таблицы видно, что размер сеголеток по эмпирическим данным на 1,73 см оказался больше расчисленного размера годовиков, но это вполне объясняется отбором неводом только наиболее крупных экземпляров. 2-7-годовики по размерам оказались больше двух-семилеток, что, очевидно, говорит о том, что они будут расти в октябре — декабре. У более старых особей не заметно разницы в размерах, что, повидимому, объясняется тем, что у них в это время

*Зависимость между длиной и возрастом у самцов и самок судака по материалам за IV—XII-1947 г.
(обратные расчесления).*

Таблица 10

Возраст	Пол	Размер в сантиметрах										n	M	Разница	Совместно самцы и самки			
		5—10	10—15	15—20	20—25	30—35	35—40	40—45	45—50	50—55	55—60				M	t		
I ₁	Самцы	17	30	17	8							72	13,65	1,65	14,57	14,57		
	Самки	7	23	31	7													
I ₂	Самцы	2	16	29	15	7	3					68	15,30	25,05	1,30	24,34	9,77	
	Самки	9	24	26	9													
I ₃	Самцы	6	13	17	12	4	2					54	32,52	1,73	33,52	9,18		
	Самки	1	11	20	19	4	2											
I ₄	Самцы	1	7	15	10	9	3					45	40,60	1,80	41,66	8,14		
	Самки	1	4	11	20	15	3											
I ₅	Самцы	4	9	11	5	5						34	47,20	2,40	48,55	6,89		
	Самки	2	6	15	13	6	1											
I ₆	Самцы	1	5	2	1	3	1					12	54,60	2,90	56,32	7,77		
	Самки	2	4	7	6	1	1											
I ₇	Самцы		3	—	1	1	1					6	60,60	2,90	62,76	6,44		
	Самки		2	3	4	3	2	1										
I ₈	Самцы		1	—	4	2	—	3				9	67,50	1,10	68,75	5,99		
	Самки		1	—	2	—	1	—										
I ₉	Самцы		1	—	1	—	1	—				2	68,30	4,62	71,0	2,3		
	Самки		1	—	2	—	1	—										
I ₁₀	Самцы		1	—	1	—	1	—				3	72,92	4,62	71,0	2,3		
	Самки		1	—	1	—	1	—										
I ₁₁	Самцы		1	—	1	—	1	—				2	71,30	5,73	74,75	3,7		
	Самки		1	—	1	—	1	—										
I ₁₂	Самцы		1	—	1	—	1	—				1	75,8	6,2	78,9	1,7		
	Самки		1	—	1	—	1	—										
Итого		24	55	73	75	67	64	66	54	61	35	22	20	11	10	7	3	1
																		649

Зависимость среднего размера судака от времени вылова.

Таблица 11.

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Обратн. расчесл. (табл. 10). 1947 г.	14,54	24,34	33,52	41,66	48,55	56,32	62,76	68,75	71,0	74,75	77,20	78,9
Непосред. наблюд. (табл. 8). 1947 г.	16,30	22,58	28,15	39,9	47,5	53,75	60,45	68,75	71,0	74,17	77,50	79,8
Разница по дан- ным 1947 г.	-1,73	1,76	5,37	1,76	1,05	2,57	2,30	—	—	0,58	0,30	0,9
Разница в прирос- тах по материа- лам 1946 г.	-2,0	2,3	3,9	1,6	1,0	1,50	1,2	0,1	—	—	—	—

(осенью) закладываются годовые кольца. Н. И. Чугунова тоже отме-
чет закладку годовых колец у старых особей в осеннее время.

По материалам 1946 г., собранным в августе и сентябре в районе
г. Чистополя и Елабуги, наблюдается, примерно, такая же картина,
что говорит о неслучайности данного явления.

Перейдем к рассмотрению нарастания веса.

Вес судака в пределах каждой возрастной группы варьирует более
сильно, чем линейные размеры, достигая в младших возрастных
группах 10—13-кратных отношений.

С целью выяснения нарастания веса, нами приводится таблица 12,
в которой для каждой возрастной группы составлен особый вариа-
ционный ряд с указанием среднего веса и среднего прироста к весу
предыдущего года.

Нарастание веса судаков в связи с возрастом.

Таблица 12

Воз- раст	Вес	Вариационные ряды							n	M	t
		5—20	25—35	35—50	50—65	65—80	80—95	95—110			
0+	Вес в г.	5—20—35—50—65—80—95—110—125							46	60,9	60,9
	К-во экз.	5	2	3	15	15	2	2			
1+		25—75—125—175—225—275—325							82	127,1	66,2
		14	33	15	17	2	1	—			
2+		50—150—250—350—450—550—650							35	251,0	123,9
		8	13	6	5	2	1	—			
3+	Вес в кг.	0,2—0,4—0,6—0,8—1,0—1,2—1,4—1,6—1,8							24	768,0	517
	К-во экз.	4	5	7	3	1	1	2			
4+		0,5—0,8—1,1—1,4—1,7—2,0—2,3—2,6							43	1,324	556
		5	7	7	13	5	5	1			
5+		0,8—1,2—1,6—2,0—1,4—2,8—3,2—3,6—4,0							19	1,972	648
		4	4	4	1	2	2	1			

Продолжение табл. 12.

Воз- раст	Вес	Вариационные ряды					п	М	т
		1	2	3	1	1			
6+		1,2—2,0—2,8—3,6—4,4—5,2—6,0					2,936	964	
		4	2	3	1	1	12		
7+		3,6—4,4—5,2—6,0—6,8—7,6					5,040	2,104	
		3	—	1	1	1	6		
8+		4,4—5,2—6,0—6,8—7,6—8,4					6,400	1,360	
		1	—	1	—	1	3		
9+		5,0—6,0—7,0—8,0—9,0—10,0					7,170	770	
		1	1	—	—	1	3		
10+		5,0—6,0—7,0—8,0—9,0—10,0					6,833	—333	
		2	1	—	—		3		
11+		5,0—6,0—7,0—8,0—9,0—10,0					2	7,000	+167
		1	—	—	1	—			

Из таблицы видно, что средний вес сеголеток осенью равен 60,9 г, двухлеток — 127 г и трехлеток — 251 г. Четырехлетки имеют средний вес 768 г, пятилетки 1324 г, шестилетки 1972 г и семилетки 2936 г. Далее у восьмилеток наблюдается резкий скачок, и вес достигает 5040 г.

Потом приросты идут значительно медленнее. Особенно большой прирост веса 8-леток объясняется отсутствием в нашем материале самцов, которые растут медленнее.

Для иллюстрации высказанного положения приводим таблицу 13, в которой представлен рост веса самцов и самок судака по отдельным группам. В таблице указаны также и разница в весе.

Нарастание веса самцов и самок судака.

Таблица 13

Воз- раст	Вес и пол	Вариационные ряды					п	М	Раз- ница
		1	2	3	1	1			
3+	Вес в кг Самцы	0,2—0,4—0,6—0,8—1,0—1,2—1,4—1,6—1,8					15	540	604
		4	5	5	1	—			
4+	Вес в кг Самцы	0,5—0,8—1,1—1,4—1,7—2,0—2,3—2,6					9	1118	381
		3	2	1	2	1			
Самки		—	—	2	2	1	34	1499	
		2	5	6	11	4			

Продолжение табл. 13.

Воз- раст	Вес и пол	Вариационные ряды					п	М	Раз- ница
		1	2	3	1	1			
5+	Вес в кг Самцы	0,8—1,2—1,6—2,0—2,4—2,8—3,2—3,6—4,0					7	1512	720
		3	1	2	—	1			
6+	Самки	1	3	2	1	1	12	2232	
		2	2	3	1	1			
6+	Вес в кг Самцы	1,2—2,0—2,8—3,6—4,4—5,2—6,0					4	2200	1000
		2	1	1	—	—			
Самки		2	2	3	1	1	10	3200	
		2	2	3	1	1			

Разница в весе колебалась от 381 г до одного килограмма. За отсутствием достаточного количества материала дальнейшая разница в весе самцов и самок нами не приводится.

Для характеристики нарастания длины и веса, в связи с возрастом, нами составлена таблица 14, в которой представлены средний эмпирический размер и вес, а также нарастание длины и веса к предыдущему году в абсолютных числах и в процентах.

Нарастание длины и веса судака в связи с возрастом

Таблица 14

Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
К-во экземпляров	95	66	48	29	42	20	12	8	3	3	3	2
Ср. размер в см	16,3	22,5	28,1	39,9	47,5	53,7	60,4	68,7	71,0	74,1	77,5	79,8
Прирост в см	16,3	6,2	5,7	11,8	7,6	6,2	6,7	8,3	2,2	3,1	3,3	2,3
Тоже в %	38,0	25,3	42,0	19,0	13,0	12,4	13,7	3,2	4,3	4,4	2,9	
Вес в г	60,9	127,1	251	768	1324	1972	2936	5040	6400	7170	6833	7000
Прирост в г	60,9	66,2	123,9	517	556	648	964	2104	1360	770		
Тоже в %	108,4	97,5	206,0	72,4	48,9	48,9	71,7	27,0	12,0			
К-во экземпляров	46	82	35	24	43	19	12	6	3	3	3	2

Особенно большие приросты в длину у судака наблюдаются в одно-четырехлетнем возрасте, где они составляют от 25% до 42% длины предыдущего года. У пяти-восьмилеток приросты равны 12,4%, — 19%, а дальше они снижаются до 3—4%.

Большие приросты веса у камского судака начинаются с возраста четырех лет, где они в среднем достигают 517 г. Далее абсолютные приросты веса хотя и увеличиваются, но по отношению к весу предыдущего года они уже составляют не более 48%, тогда как в первых пяти возрастных группах они составляли от 72,4% до 206%. Некоторое исключение составляют восьмилетки, вес которых увеличивается на 71,7%, но причина этого явления нам уже известна.

Особенно большой прирост веса у четырехлеток (206%) объясняется, повидимому, особенностями роста судаков рр. Волги и Камы, обусловленных его питанием. В пятилетнем возрасте, как видно из таблицы 14, наблюдается сильное снижение роста, что связано с половым созреванием и нерестом.

Судя по темпу роста, судак в водоемах ТАССР становится половозрелым в массе на пятом году жизни. Это подтверждается и по развитию половых продуктов.

Из вышесказанного вытекает, что судака в условиях ТАССР наиболее целесообразно ловить в возрасте не моложе 5 лет, когда он станет половозрелым и будет иметь вес от 800 г до 2—5 кг и размер до 40—50 см. Конечно, некоторое количество особей при этом будет доживать до 7—8-летнего возраста, но это не будет особым балластом, т. к. весовые приrostы судака в этом возрасте очень высоки.

Перейдем к рассмотрению упитанности судака в водоемах ТАССР. Для определения упитанности нами применялся коэффициент общей упитанности, предложенный Фултоном. При этом степень заполнения кишечника и степень развития гонад в расчет не принимались. Полученные результаты сведены нами в нижеследующие таблицы.

Упитанность судака разного возраста

Таблица 15.

Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+
К-во экз.	20	20	35	20	20	40	20	10	7	4	2	2
Ср. упитанность	1,1	1,08	1,09	1,12	1,21	1,28	1,36	1,35	1,35	1,35	1,40	1,40

Средняя упитанность судака в связи с возрастом довольно равномерно повышается, достигая максимума у более старых особей. В связи с сезонами лова упитанность тоже меняется, что хорошо видно из нижеприведенной таблицы 16, где нами представлена упитанность судака 4—10-летнего возраста.

Упитанность судака в разные месяцы

Таблица 16

Упитанность	Вариационные ряды							п	М
	0,8—	1,0—	1,2—	1,4—	1,6—	1,8—	2,0		
Дата									
Апрель	4	12	3	1	—	20	1,31		
Август	6	12	2	—	—	20	1,06		
Сентябрь	3	9	4	4	—	20	1,19		
Октябрь	7	9	3	1	—	20	1,28		
Ноябрь	3	12	4	1	—	20	1,33		
Декабрь	10	17	15	2	1	45	1,34		

Общая упитанность в разные месяцы у отдельных судаков довольно сильно варьирует, но средняя упитанность изменяется закономерно. Она довольно высока у судака в апреле, после нереста она резко снижается, а с сентября начинает быстро нарастать, достигая максимума в ноябре—декабре. В целях сравнения сопоставим общую упитанность судака низовьев Камы и Средней Волги с упитанностью судака Аральского моря, по данным Г. В. Никольского (1940). (См. таблицу 17 на след. странице).

Изменение упитанности судака по месяцам

Таблица 17.

Месяцы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Наши данные	1,31	—	—	—	1,06	1,19	1,28	1,33	1,34
Аральский судак (по Г. В. Никольскому)	—	1,33	1,20	1,26	1,26	1,30	—	—	—

Отсутствие в наших материалах данных за январь—март и за май—июль, а в материалах Г. В. Никольского—за январь—апрель и за октябрь—декабрь, не дают возможности иметь полной картины динамики хода общей упитанности судака в течение всего года, но все же из сопоставленных данных видно, что характер хода, повидимому, в общих чертах одинаков, т. е. упитанность в течение осени постепенно нарастает, а весной снижается. Далее надо отметить, что упитанность аральского судака в августе и сентябре несколько выше, чем у судака в водоемах ТАССР. Это, очевидно, объясняется различной кормовой базой в водоемах ТАССР и в Аральском море.

Исходя из упитанности, вытекает, что наиболее рентабельно вылавливать более старого судака.

В заключение сопоставим рост судака Нижней Камы и Средней Волги с его ростом в других водоемах. Также сравним его рост в р. Каме и р. Волге в предыдущие годы с ростом в настоящее время. С этой целью нами составлены таблицы №№ 18 и 19, в которых приводятся размеры, полученные методом обратных расчеслений и зарегистрированные эмпирически в момент вылова рыбы. К такому подразделению нас побудило то, что при обратных расчеслениях полученные результаты (размеры) не зависят от времени сбора материалов, тогда как во втором случае приходится брать в расчет и этот момент, т. е. время вылова рыбы (см. таблицу 18 на след. странице).

Из сопоставления приведенных данных видно, что в водоемах ТАССР судак растет довольно интенсивно и что темп роста его в Нижней Каме и Средней Волге почти одинаков.

При сравнении наших данных с данными М. И. Тихого (1939) видна значительная разница в темпе роста судака в районе Чистополя во всех возрастных группах (кроме 3-го года). Это, повидимому, надо объяснить тем, что темп роста судака в Нижней Каме за последние годы, в связи с разрежением его поголовья после заморов, заметно повысился.

Судак Верхней Камы, по данным М. И. Меньшикова (25, 1934), первые 3 года отстает в росте на 2—5 см, а в более старых возрастных группах эта разница возрастает. Это, повидимому, объясняется более северным расположением района, а в связи с этим несколько другими экологическими условиями и меньшей кормностью Верхней Камы. Судаки из рек Куры¹), Сулака и Буйнака первые четыре года растут значительно быстрее, чем в Средней Волге и Нижней Каме, а потом разница в темпе роста становится незначительной или совсем пропадает.

При сравнении интенсивности роста судака Нижней Камы и Средней Волги с ростом судака из р. Дона мы видим то же самое, т. е.

¹) По р. Куре нами взяты данные по 7-годовым самцам, самки же там растут несколько быстрее.

Рост судака в разных водоемах СССР по данным обратных расчеслений

Таблица 18

Возраст Место и время вылова									
	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₅	I ₆	I ₇	I ₈	I ₉
Низовье р. Камы, р-н Лайшева, 1947 г. Наши данные.	14,5	24,3	33,5	41,6	48,5	56,3	62,7	68,7	71,0
Низовье р. Камы, р-н Чистополь—Елабуга, 1946 г. Наши данные.	14,5	25,5	32,9	41,5	50,0	55,1			
Волга у устья р. Свияги. Наши данные 1947 г.	13,4	23,8	33,5	41,5	—	—	—	—	—
Низовье р. Камы, р-н Чистополя, 1939 г. по М. И. Тихому (43)	9,1	21,2	32,2	39,0	45,6	49,8	52,6	—	—
Верхняя Кама, 1931 г. по М. И. Меньшикову (25)	12,4	20,2	27,2	33,5	38,9	46,0	50,5	54,3	57,8
Река Кура (Банк) 1932 г. по М. З. Малт (22)	19,6	28,7	38,5	44,9	49,8	53,4	55,5	—	—
Р. Судак, 1931 г. по Т. И. Глебову (8)	17,6	29,6	38,2	45,0	50,6	56,0	—	—	—
Р. Буйнак, 1931 г. по Т. И. Глебову (8)	17,8	28,9	35,9	44,9	46,2	49,5	—	—	—
Река Дон, 1924 г. по Н. И. Чугуновой (46)	17,0	29,9	40,7	48,4	51,9	55,6	59,4	69,5	—
Р. Кубань, 1925 г. по Н. И. Чугуновой (46)	16,9	33,8	46,9	54,6	59,0	62,1	70,4	73,0	—

ПРИМЕЧАНИЕ: Размеры взяты для донского судака по категориям 1918, 1917 и 1916 г. г. совместно для самцов и самок. По кубанскому судаку размеры взяты по возрастным категориям 1919, 1918 и 1917 г. г. тоже совместно для самцов и самок.

первые четыре года в росте обгоняет донской судак, а потом разница делается незаметной. Наиболее интенсивно растет судак из р. Кубани, который, начиная со второго года, во всех возрастных группах на 7—13 см обгоняет в росте судака Нижней Камы и Средней Волги. Причину быстрого роста кубанского судака Н. И. Чугунова (1931) усматривает в обильном питании.

На основании проведенного сравнения приходим к выводу, что темп роста молодого судака в среднем идет более интенсивно в южных районах, чем в северных, и что это обусловливается, повидимому, в первую очередь кормовой базой, которая, в свою очередь, зависит от широты местности, длительности вегетационного периода, температуры и т. д., а также и от качества самого водоема и его исторического развития.

Из приведенных данных видно, что интенсивность роста судака разного возраста в пределах одного и того же водоема является далеко не одинаковой, что зависит, повидимому, в первую очередь от наличия подходящего корма (в смысле размера и легкости добывания) для его питания. Подтверждим высказанное положение некото-

рыми фактами. Нам уже было сказано, что молодь судака поедает в первую очередь рыб с узкой формой тела — в условиях ТАССР ершей, окуней, более мелких судачков и т. д. Теперь, не вдаваясь во все подробности питания, т. к. это является предметом нашей специальной работы (48), укажем только, что сеголетки судака, по нашим данным, употребляли в пищу по размерам таких рыб, которые составляли от 21% до 55% длины тела хищника (сеголетка). Размеры рыб, заглочевых двухлетками, составляли 20,2—43,4% длины тела двухлеток судака. Трехлетки судака поедали рыб с длиной тела от 10,2 до 47% длины тела трехлетки, но наибольшее количество поедаемых рыб имели размер равный 17—33% длины тела хищника. Рыб с широким телом (типа леща) молодые судаки избегали, а если и поедали, то только единично и очень небольших размеров. Судаки 3—4-летнего возраста в водоемах ТАССР поедают молодь леща, густеры, синца и т. д., но в таких случаях длина пищевого объекта составляет не более 5—10% от длины тела хищника.

Из сказанного ясно, что судаки разного возраста поедают только рыб определенных размеров и в первую очередь рыб с узкой формой тела, а это, повидимому, и обуславливает его кормовую базу в водоемах. В связи с увеличением веса и размера судака пищевой диапазон у него расширяется, и он начинает питаться более разнообразными рыбами. В водоемах ТАССР судак в возрасте одного-двух лет питается ершом, окунем, пескарем, судачками и плотвой, а возрасте четырех-двенадцати лет, наряду с данными рыбами, поедает уклейку, мелких щук и много мелких густерок, лещей, синцов, сопу и даже мелкую стерлядь (Шмидтов, 1948). Поедание судаком мелкой рыбы отмечено целым рядом авторов (И. Н. Арнольд (1); Н. И. Чугунова (46) и т. д.) что, повидимому, обуславливается строением ротового аппарата судака. В этом и заключается ценность судака, как промыслового объекта, по сравнению с сомом и крупной щукой, которые поедают крупную промысловую рыбу.

Сравним теперь размер и вес судака из различных водоемов Советского Союза по эмпирическим данным. С этой целью нами составлена таблица 19 (см. на след. странице).

При сравнении приведенных данных необходимо обратить внимание на время сбора материалов, т. к. в зависимости от этого может быть разница в возрасте почти в пределах года. Учитывая это, можно считать, что судак низовьев р. Камы в районе Лайшева, Чистополя и Елабуги растет, примерно, одинаково, т. к. несколько больший вес по данным 1947 г. объясняется более поздним сбором материалов. То же самое можно сказать и о судаке р. Волги в районе Свияжска. Судак из р. Волги у Тетюш, по данным М. В. Логашева (1933), начиная с 4-летнего возраста по весу рос значительно медленнее.

Такое различие в темпе роста по данным 1933 г. и 1946—47 г.г., повидимому, надо объяснить улучшением темпа роста судака в рр. Каме и Волге в связи с сокращением поголовья судака после зимних заморов 1939—42 гг. Судак верховьев р. Камы, по данным Меньшикова, по весу и длине растет значительно медленнее, что объясняется приведенными нами ранее причинами, т. е. широтой местности и несколько другими экологическими условиями. Ильменский судак растет несколько быстрее, чем судак низовьев р. Камы и Средней Волги, что, повидимому, зависит от хорошей кормовой базы в озере Ильмень. П. Ф. Домрачев по этому поводу пишет, что: "Ильмень — озеро крайне богатое для благоприятного развития судака". Судак из реки Дона первые три года растет значительно быстрее, чем судак р. Камы, а потом его приросты ста-

Размер и вес судаков разного возраста по данным непосредственных наблюдений.

(В числителе — размер, в знаменателе — вес).

Таблица 19

Место и время сбора материалов	Возраст									
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Низовые р. Камы, р-н Лашева, 14/VIII-8/XII-1947 г.	16,3 60,9	22,5 127	28,1 251	39,9 768	47,5 1324	53,7 1972	60,4 2936	68,7 5040	71,0 6400	74,1 7100
Тоже, р-н Чистополя и Елабуги 1/VIII-11/IX-46.	16,5 59,5	22,4 126	29,0 279	38,0 835	49,0 1275	55,0 1675	61,3 2280			
Волга у Свияжска, II-VI-1946 г.	—	20,8 95	27,2 201	35,1 432	46,4 1143	53,1 1723				
Волга у Тетюш (по М. В. Логашеву (21). 11/V-15, VII-1933	—	20,6 118	28,0 303	34,3 481	41,2 909	46,8 1356	53,0 1951	59,1 2860	65,2 3740	68,0 4275
Верхняя Кама. По Меньшикову (25). 28/VI-1/VIII-1931.	4,8 ?	17,4 58	23,4 144	27,3 248	31,4 300	39,5 711	47,0 1000	57,0 2210	59,0 2565	
Оз. Ильмень. По Домрачеву и Правдину (10) VIII-X-1926 г. (больше в X)	14,6 35	25,2 190	34,9 480	43,1 910	51,0 1400	57,5 1950	62,7 2560	67,5 3200	71,9 3900	
Дон, дельта. По Н. И. Чугуновой (46). III-V-1923-25 гг.	16,9 78	32,0 441	37,4 647	42,3 867	47,9 1293	54,4 2125	60,9 2556	68,1 5063	71,0 —	
Кубань, Ачуев. По Чугуновой (46). III-V-1923-29 гг.	16,8 89	37,2 820	43,8 1170	48,8 1793	56,0 2279	61,3 3293	69,6 5332	72,6 6002	79,0 —	
Северный Каспий. По И. Н. Гольдентрахту (9). Осень 1931.			?	?	?	?				
			491	716	1655	2672				

новятся меньшими и они уравниваются в размерах и весе с судаком из р. Камы. Особенно бурно растет судак из р. Кубани. Причина такого бурного роста заключается в обильном питании. Характер и быстрота роста веса судака из разных водоемов хорошо видны из рисунка № 2.

Для выяснения динамики нарастания веса судака в разных водоемах, на основании данных таблицы 19, нами составлена таблица 20, в которой указаны весовые приросты за отдельные годы, выраженные в граммах и кратные отношения веса к весу предыдущего года.

Весовые приrostы у судака Нижней Камы и Средней Волги идут крайне неравномерно.

Сравнивая средние весовые приросты, необходимо прежде всего обратить внимание на то, что они по отдельным годам и у судаков из других районов идут крайне неравномерно. Также неравномерно уменьшаются и кратные отношения между весом более молодых и более старых особей. Просматривая приросты судака ни-

зовьев р. Камы (табл. 20) по данным за 1946 и 1947 гг., можно видеть, что они у одно-двух-трехлеток крайне незначительны и равны всего лишь 59,5—153 граммам, тогда как приросты четвертого года равны 517 и 556 г. При дальнейшем росте судака его приросты за отдельные годы сильно различны (от 400 г. до 2,1 кг), но они остаются постоянно довольно высокими. Такую картину роста мы наблюдали и у судаков р. Волги, Северного Каспия и верховьев р. Камы. Судак Северного Каспия, по данным Гольдентрахта (1931) на 4-м году жизни дал прирост в 939 г. (приросты и кратные отношения вычислены нами), тогда как на третьем году прирост был равен всего лишь 225 граммам. Судак Средней Волги в районе Свияжска первые годы растет тоже медленно, давая средние годовые приросты от 95 до 231 г, но на 5-м году (фактически, судя по времени вылова, на 4-м)—711 г. Судак р. Волги в районе Тетюш, по данным М. В. Логашева (1933), дает большой прирост в 428 г фактически тоже на 4-м году (формально, по годовым кольцам, на 5-м году). Это будет один тип роста, характерный для судака Волго-Каспийского района. Для этого типа роста характерно то, что первые большие приросты падают на 4-й год (формально на р. Волге — на 5 год). Вес рыбы в первые три года жизни здесь увеличивается ежегодно примерно в 1,5—2,5 раза, а на 4-м году происходит увеличение веса в 2,5—3 раза. Далее, в связи с возрастом, кратные отношения изменяются в сторону уменьшения, и в последующие годы вес рыбы, по сравнению с предыдущими годами, увеличивается в 1,7—1,1 раза.

Совершенно другую картину роста мы наблюдали у судака р. Дона и Кубани, по данным Н. И. Чугуновой (1931). Здесь весовой прирост очень велик на втором году жизни. У судака р. Кубани он увеличивается на 731 г, т. е. в 9,2 раза, а у судака р. Дона на 363 г, т. е. в 5,6 раза. Дальше приросты снижаются, и вес рыбы ежегодно увеличивается в 1,5—1,1 раза. Это будет второй тип роста, характерный для судака Азовско-Кубанского и Азовско-Донского районов.

Эти два типа роста, повидимому, сложились у судака исторически, в связи с различными экологическими условиями в этих районах и, в первую очередь, повидимому, в связи с условиями питания.

В. И. Мейспнер (1932) связывает скорость роста рыб с ее физиологическим состоянием и в первую очередь с наступлением половой зрелости и с ее старением. Он также отмечает, что на скорость роста оказывает влияние внешняя среда (температура, питание и т. д.) и воздействие человека (промысел). В связи с этим он намечает у рыб несколько типов роста, выделяя рыб с коротким жизненным циклом, хищников и т. д.

Отмеченный нами факт бурного роста азовско-донского и азовско-кубанского судака на 2-м году, волго-каспийского судака на 4-5 году жизни вряд ли можно объяснить наступлением полового созревания, т. к., по данным Н. И. Чугуновой (1931) и

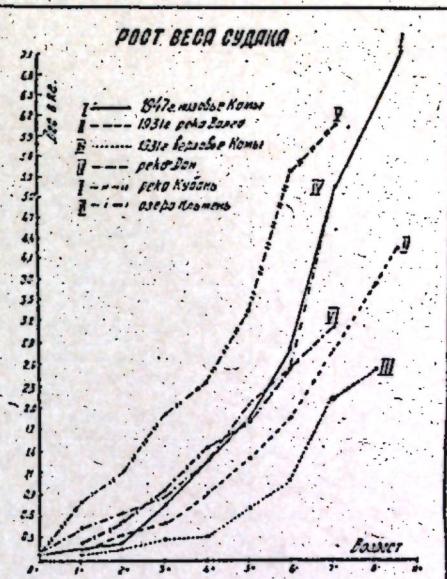


Рис. 2.

Приросты¹ и кратные отношения веса судака к весу предыдущего года.

Таблица 20.

Возраст	Кама у Ланышева Наша данные. VIII—XII-1947	Кама у Чисто- поля и Елабуги Наша данные. VIII—IX-1946		Северный Каспий. По Гольдентракту. Осень 1931 г.		Волга у Свияжска Наша данные. III—VI-46 г.		Волга у Теб- лашеву. II(V-15) VII-1933		Волга у Теб- лашеву. Меньши- кову ² VI— VIII-31		Оз. Ильмень По Домра- чеву и Правдину VIII—X-26 г.		Кубань. По Чугуновой III—V-1925г.		Дон. По Чугуновой III—V-1929г.			
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	?	?	?	?	?	?		
0+	60,9	59,5	66,5	2,1	?	95	103	2,1	185	2,5	86	2,5	290	2,5	350	1,4	206	1,5	
1+	66,2	2,0	1,9	153	2,2	225	1,5	103	2,1	178	1,5	104	1,7	430	1,9	623	1,5	202	1,3
2+	123	3,0	556	3,0	939	2,3	231	2,1	428	1,9	52	1,2	490	1,5	486	1,3	426	1,5	
3+	517	1,7	440	1,5	1017	1,6	711	2,2	—	—	447	1,5	411	2,4	550	1,4	1014	1,4	
4+	566	1,5	400	1,3	—	—	—	—	—	—	595	1,4	289	1,2	610	1,3	2039	1,6	
5+	648	1,5	605	1,3	—	—	—	—	—	—	809	1,4	1210	2,2	640	1,2	670	1,1	
6+	964	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—	880	1,3	355	1,1	700	1,2	—	—	
7+	2104	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
8+	1360	1,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
9+	770	1,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

¹ Приrostы выражены в граммах.

Е. Бойко (1940), у донского и кубанского судака первый не-рест приходится на 4-й и 5-й год жизни, т. е. усиленный рост на 1—2 года предшествует половому созреванию. Нижне-камский судак впервые перестает на 5 году—самцы и на 6-м—большинство самок. Быстрый рост 4-леток вряд ли возможно объяснить и неодинакостью роста разных поколений, т. к. приведенный нами фактический материал (таблица 20) базируется на рыбах, выловленных в разных районах СССР с 1923 по 1947 гг., т. е. здесь много разных возрастных категорий.

Повидимому, основной причиной усиленного роста азовско-кубанского-донского судака на 2-м году жизни, а судака Волго-Каспийского района на 4-м году жизни приходится считать питание. М. П. Соловьев (1920) по этому поводу пишет: „Темп роста, равно как и темп нарастания веса, является в конечном счете результатом степени кормности водоема, а поэтому изучение этих факторов должно всегда вестись параллельно с изучением кормности водоема и питания рыб”.

Мы уже отмечали, что судак низовьев Камы и Средней Волги имеет более богатую кормовую базу в старшем возрасте, когда он достигает более крупных размеров. Судак р. р. Дона и Кубани, по данным Чугуновой, имеет богатую кормовую базу, в виде мелкой тюльки (*Nagengila delicatula*), пуголовки (*Benthophilus sp*), бычков (*Gobidae*), перкарины (*Percarina maetatica*) и на 2-м году жизни.

При этом, конечно, некоторое значение имеет и температура. В. И. Мейснер (1932) отмечает, что характерной особенностью более южных рыб одной и той же породы является их бурный рост до наступления половой зрелости, а потом его быстрое замедление и к старости почти затухание, тогда как более северные рыбы обнаруживают картину более или менее равномерного роста в течение всей своей жизни. Этим фактом, вероятно, объясняется то, почему судак Нижней Камы и Средней Волги до 4-летнего возраста отстает по темпу роста от судака рек Дона, Куры, Сулака и Буйнака, а потом догоняет и даже иногда обгоняет некоторых из них.

Исходя из этого, В. И. Мейснер (1932) считает необходимым вылавливать рыб в северных районах в более старом возрасте.

Очевидно, в связи с этими факторами (температура и питание), несколько особо стоят по росту судаки верховьев р. Камы и озера Ильмень. У верхнекамского судака первый большой прирост в 411 г отодвигается на 6-й год жизни (фактически на 5-й), что, повидимому, связано с особыми экологическими условиями данного района. Отношения между весом предыдущих и последующих лет здесь таковы же, как и у судака р. Волги и низовьев р. Камы. Безусловно, по типу роста судак верховьев р. Камы относится к судаку Волго-Каспийского района.

У судака оз. Ильмень, по данным Домрачева и Правдина (1926), первый большой прирост в 430 г падает тоже на 4-й год (увеличение в 1,9 раза), как и у судаков Волго-Каспийского района, но и на 2-м году жизни у него наблюдается увеличение веса в 5,4 раза, т. е. как у судака Азовско-Донского района. Это, повидимому, объясняется тем, что судак озера Ильмень в первый год жизни вырастает всего лишь до 35 г, а поэтому фактически небольшой прирост следующего года — в 155 г дает 5-кратные отношения (190:35). Вероятно, судака оз. Ильмень по типу роста надо все же отнести к судаку Волго-Каспийского района, объяснив некоторые отклонения местными экологическими условиями. Это, пожалуй, подтверждается и тем, что у судака озера Ильмень после усиленного прироста 2-го и 4-го года дальнейшие приrostы увеличиваются, тогда как у

судака р. Кубани и Дона, после усиленного роста второго года, на 3 и 4 годах они резко снижаются.

Выше отмеченные факты периодичности усиленного роста судака лишний раз подтверждают, что между ростом длины тела и веса полного соответствия нет.

Судя по обратным расчеслениям по чешуе, судаки Волго-Каспийского, Азовско-Донского и Азовско-Кубанского районов растут довольно равномерно (таблица 10 и 18), по эмпирическим данным эта равномерность иногда нарушается (таблица 9 и 19), а по весу рост идет крайне неравномерно и в некоторых случаях скачкообразно (таблица 20). При этом, конечно, некоторое влияние на вес оказывают степень развития половых продуктов и степень заполнения желудка, но это влияние не настолько велико, чтобы изменить общую картину нарастания веса.

Выводы

1. Количество судака в водоемах ТАССР за последнее десятилетие, в связи с заморами в р. Волге (1939—1942) сильно сократилось, и на его долю в уловах 1946—47 г.г. падало всего лишь 0,9%—1%, тогда как в 1936—38 г.г., по данным М. И. Тихого, он составлял от 2,7 до 3,1%.

2. В промысловых уловах 1946—47 гг. судак был представлен особями в возрасте от 1 до 12 лет, размером от 10 до 85 см и весом от 20 г до 10 кг, но основная масса в летне-осенних неводных уловах падала на возрастные группы от 1 до 3 лет (82,6%), размером до 30 см (до 22 см пром. меры)—75,9% и с весом до 300 г. (65,4%).

Это говорит о нерациональности промысла судака в ТАССР.

3. В ноябре—декабре на ямах (на зимовках) неводом ловились крупные половозрелые судаки в 4—9-годовалом возрасте со средним размером 49,4 см и весом в 1,87 кг, но вылов производителей на зимовках, в связи с необходимостью восстановления сырьевых запасов вряд ли целесообразен.

4. Крупноячейными сетями в р. Каме в осенне время вылавливались крупные судаки в возрасте не моложе 5 лет со средним размером 54,6 см и весом 2,29 кг, но доля выловленного сетями судака в общих уловах рыбы в ТАССР крайне незначительна.

5. Молодь судака в условиях ТАССР растет довольно интенсивно и обгоняет по росту молодь судака из Верхней Камы и озера Ильмень.

В реках молодь судака растет значительно лучше, чем в поенным озерах, что, повидимому, зависит от питания и других экологических условий.

6. Различные особи судака в пределах одной и той же возрастной группы растут далеко не одинаково и могут превышать друг друга по размерам в 2—3 раза и по весу до 10 раз.

Самки растут более интенсивно, чем самцы. Разница в росте с возрастом увеличивается и у 7-летних особей достигает в среднем по размеру до 2,9 см и по весу до 1 кг.

7. Средние весовые приrostы в течение первых трех лет у судака Средней Волги и Нижней Камы незначительны (от 60 до 153 г) и лишь на четвертом (формально на р. Волге — на 5 году) они достигают 550—711 г. Это зависит от особенностей роста судака рр. Волги и Камы, обусловленных питанием. В связи с этим, в условиях ТАССР вылавливать судаков моложе 4—5-летнего возраста нецелесообразно, т. к. их вес в это время в среднем равен лишь 250 г.

Общая упитанность (по Фултону), в связи с возрастом, повышается и бывает наивысшей у судаков, достигших половой зрелости и у более старых особей. Это тоже говорит о невыгодности вылова судака в молодом возрасте.

8. В послезаморные годы (после 1942 г.) темп роста судака в Средней Волге и в Нижней Каме заметно улучшился, что надо поставить в связь с разрежением его поголовья и улучшением его кормовой базы в вышеобозначенных реках.

9. Судак в условиях ТАССР растет значительно быстрее, чем судак Верхней Камы, но первые 3—4 года отстает в росте от судака рр. Дона, Куры, Буйнака, Судака и оз. Ильменя. Начиная с 4-го года у судака ТАССР рост резко увеличивается и он отстает по темпу роста только от судака из р. Кубани.

10. По характеру нарастания веса судак Нижней Камы и Средней Волги подходит к судаку Волго-Каспийского района и характеризуется первым большим приростом веса в 500—700 г на 4—5 году жизни. По типу роста он резко отличается от судака рр. Кубани и Дона, которые дают первые большие приrostы в 730 и 363 г на 2-м году жизни.

Исходя из отмеченных биологических особенностей, а также из учета того, что сырьевые запасы судака в ТАССР, в связи с заморами, сильно подорваны, на ближайшие годы необходимо наметить следующие мероприятия.

1) Не допускать вылова одно-трехлетних особей, т. е. судаков с размером до 30 см (22 см пром. меры) свыше установленной законом нормы прилова в 8% (49). С этой целью на речных тонях и в затонах в летне-осенне время, когда ловится много судаков сеголеток и двулеток, применять только крупноячейные невода с ячейей в матне не менее 27 мм и в крыльях не менее 40 мм. В случае вылова большого процента молоди и этими неводами, перейти на применение более крупноячейных неводов. Данное мероприятие благоприятно отразится на сырьевых запасах и других ценных промысловых рыб — леща, стерляди и т. д., а также улучшит качественный состав выловленной рыбы и позволит через 1—2 года увеличить количество добываемой рыбы в республике.

2) В целях увеличения добычи рыбы и вылова старых судаков, щук, жерехов, и т. д., организовать лов рыбы в водоемах ТАССР крупноячейными сетями, что позволит улучшить качественный состав рыбы и избавиться от крупных старых хищников, использующих корм менее рентабельно и поедающих ценную рыбу.

3) По линии Госрыбнадзора, рыбзаводов и рыболовецких артелей необходимо повести решительную борьбу с применением на реках неводов с незаконной ячейей, т. е. менее 27 мм в матне и 40 мм в крыльях.

Строго соблюдать весной установленные законом запретные сроки, оберегая от вылова судака и другую рыбу во время нереста.

Повести решительную борьбу с глушением рыбы, отчего осенью на ямах бесполезно гибнет много ценных производителей (лещ, судак), а летом, на кормовых участках большое количество рыбьей молоди.

4) По линии Министерства рыбной промышленности и Госрыбнадзора РСФСР обсудить вопрос об увеличении в ТАССР размера недопустимого к вылову судака, т. к. установленный минимальный размер в 22 см промысловой меры не обеспечивает охрану от вылова неполовозрелых 2—3-летних особей.

5) Также необходимо поставить и обсудить вопрос о целесообразности в условиях ТАССР в ближайшие 1—2 года вылова судаков-производителей на зимовальных ямах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ариольд И. Н.—Судак: Естеств.-произв. силы России, т. VI, Животный мир, отд. III, 2—Рыбы.
2. Ариольд И. Н.—К вопросу об определении возраста рыб. Вестн. рыб. промышл., 1911.
3. Ариольд И. Н.—Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изв. отд. прикл. ихтиол., т. III, вып. I.
4. Берг Л. С.—Рыбы пресных вод и сопредельных стран. Изд. III, ч. II, 1933.
5. Берг А. С.—Современное состояние Аральского рыбного хозяйства. Изв. отд. прикл. ихтиол., т. V, вып. I.
6. Бойко Е.—Некоторые данные о росте и половом созревании азовского судака в связи с прогнозами уловов. Рыбное х-во, № 2, 1940.
- Бойко Е. Определение возраста рыб по плавниковым лучам. Рыбное х-во, № 2, 1941.
7. Васяин К. И.—Влияние заморов и запуска рыболовства на воспроизводство запасов стерляди. Изв. КФАН, сер. биолог., I, 1949.
8. Глебов Т. И.—Судак Дагестанского района. Бюлл. Всекаспийской рыб.-хоз. экспедиции, в. 5—6, 1932.
9. Гольдентрахт И. Н.—Судак Северного Каспия. Там же.
10. Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф.—Рыбы оз. Ильменя и реки Волхова и их хозяйственное значение. Мат. по иссл. р. Волхова и его бассейна, вып. X, ч. II, 1926.
11. Данилевский Н. Я.—Исследования о состоянии рыболовства в России, т. IX, стр. 140. С. Петербург, 1875.
12. Дрягин П. А.—Рыбы бассейна р. Вятки. Тр. Вятского н-иссл. ин-та краеведения, т. II, 1933.
13. Елеонский А. Н.—Рыбоводство в естественных и искусственных водоемах. КОГИЗ, 1936.
14. Киселевич К. А.—Наш край. № 8, 1927.
15. Киселевич К. А., Борищев В. В., Минеев А. Ф.—Общая характеристика 1923 г. в гидрометеорологическом, биологическом и промысловом отношении. Тр. Астр. ихт. лабор., т. VI, в. I.
16. Клер В. О.—Некоторые данные к определению возраста рыб по костям. Вестник рыбопром. 1916.
17. Лукин А. В.—О волжском заморе. Тр. О-ва естествоисп. при Каз. гос. ун-те, т. VII, в. 1—2, 1945.
18. Лукаш Б. С.—Рыбы верховьев р. Камы. Тр. Вятск. н-иссл. ин-та краеведения, т. V, 1929.
19. Лукаш Б. С.—Рыбы бассейна р. Вятки выше г. Слободского. Там же, т. I, 1925.
20. Лукаш Б. С.—Рыбы нижнего течения р. Вятки. Там же, т. I, 1925.
21. Логашев М. В.—Рыбное хозяйство р. Волги и в границах Тат. республики. Известия ВНИОРХ, т. XVII, 1933.
22. Мальт М. З.—Судак Азербайджана. Бюлл. Всекаспийской научн. рыб.-хозяйств. экспедиции, в. 5—6, Баку, 1932.
23. Мейснер В. И. Промысловая ихтиология. Москва, 1933.
24. Мейснер В. И.—Основы рыбного хоз-ва. Рыбн. хоз-во, кн. 1, 3, 4 и 5. Москва, изд. Научн. ин-та рыбн. хоз-ва, 1925.
25. Меньшиков М. И. и Букирев А. И.—Рыбы и рыболовство верховьев р. Камы. Тр. Биолог. н-иссл. ин-та, т. VI, в. 1—2, Пермь, 1934.
26. Меньшиков М. И.—О влиянии сточных вод Березниковского и Соликамского комбинатов на ихтиофауну р. Камы. Тр. биолог. н-иссл. ин-та при Пермском гос. ун-те, т. VIII, в. 3—4, Пермь, 1939.
27. Монастырский Г. Н.—Водоизменение доски Einar Lea. Тр. Научно-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва, т. I, 1924.
28. Монастырский Г. Н.—О методах определения линейного роста рыб по чешуе. Тр. Научно-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва, т. V, в. 4, 1930.
29. Недошивин А. Я.—Судак, как объект промысла в Азовском море. Тр. Азовско-Черном. н-пр. экспедиции, в. 9, 1931.
30. Никольский Г. В.—Рыбы Аральского моря. Мат. к познанию фауны и флоры СССР, Москва, 1940.
31. Никольский Г. В.—Биология рыб. Москва, 1944.
32. Овсянников Ф.—Об искусственном разведении стерляди. Тр. 2-го съезда русск. естествоисп. в Москве, 1870.
33. Правдин И. Ф.—Изучение возраста и роста рыб. Москва.
34. Правдин И. Ф.—Руководство по изучению рыб. Лигр. 1935.
35. Скопинцев Б. и Чалыков Б.—Заморе на Волге в зиму 1939 г. Рыбн. хоз-во, № 6, 1940.
36. Сабанеев Л. П.—Рыбы России, Москва, 1911.
37. Сомов М. П.—Основы рыбоводной таксации озерных угодий. Изв. отдела рыбоводства и научно-промышл. исслед., т. I, в. 2, 1920.

38. Суворов Е. К.—Основы общей ихтиологии. Лигр, 1940.
39. Тюрик П. В.—Материалы к познанию биологии окуня оз. Чаны. Докл. АН СССР, т. I, № 2—3, 1935.
40. Тюрик П. В.—О зависимости между длиной рыбы и ее весом. Тр. Сиб. ихтиол. лабор., вып. 3, 1927.
41. Тюрик П. В.—Как улучшить качественный состав рыбных запасов в лещевых водоемах. Рыбн. х-во, № 10—11, 1946.
42. Тихий М. И.—Очерк рыбного хоз-ва Средне-Волжского края. Изв. ВНИОРХ, т. XVII, 1933.
43. Чугунов И. Л.—Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астраханской рыб. хоз. станции, т. VI, 4, Астрахань, 1928.
44. Чугунов И. Л.—Определение возраста и темпа роста рыб по костям. Сб. статей по методике опр. возраста и темпа роста рыб. Красноярск, 1926.
45. Чугунова Н. И.—Биология судака Азовского моря. Тр. Азовско-Черномор. н-пром. экспедиции, в. 9, 1931.
46. Шмидт А. И.—Стерляды. Уч. зап. Каз. гос. ун-та, т. 99, кн. 4—5, 1939.
47. Наркомрыбпром СССР—Правила рыболовства в северной части Каспийского моря с впадающими реками. Наркомрыбпром, 1940.

А. И. ШМИДТОВ

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ И ТЕМП РОСТА ЩУКИ (*ESOX LUCIUS L.*)
НИЗОВЬЕВ РЕКИ КАМЫ

В данной работе, на основании материалов, собранных в 1946—47 гг., автор дает анализ промысловых уловов щуки в русле Нижней Камы и некоторых поимных озер рек Волги и Камы. Далее автор рассматривает рост длины и веса самцов и самок щуки в связи с некоторыми экологическими и биологическими факторами и проводит его сравнение с данными других авторов по другим водоемам. В работе также разбирается вопрос и об упитанности нижнекамских щук.

В конце работы автор делает соответствующие выводы и намечает ряд практических мероприятий по рационализации промысла щуки в водоемах ТАССР.

Литературных данных по возрасту и темпу роста щуки довольно много. Целый ряд исследователей дает некоторые сведения о росте этой рыбы в разных водоемах. К таким работам относятся: работа А. Н. Пробатова (1929); работа В. А. Мейена (1926); работа А. Н. Световидова (1929). Кроме того, есть работа Ф. Ф. Егермана (1926), где разбирается вопрос о возрасте днестровской щуки; в работе П. Ф. Домрачева и И. Ф. Правдина (1926) указывается темп роста ильменской щуки; в работе М. И. Меньшикова и А. И. Букирева (1934) есть материал о росте щуки верховьев р. Камы и т. д., но по щуке, встречающейся в Татарской республике, до сих пор специальных работ не имеется. М. В. Логашев (1933) в своей работе отмечает промысловое значение и указывает средний размер и вес щук 3—8-летнего возраста, выловленных в 1931 г. в районе Тетюшского рыбзавода.

Между тем нам хорошо известно, что на основании возрастного состава и темпа роста рыбы — и щуки в частности — можно судить об интенсивности промысла и его рациональности. В связи с этим, для изучения данного вопроса нами был собран материал на тонях Чистопольского и Елабужского рыбзаводов.

Работа по сбору полевых материалов проводилась с 15/VII по 15/IX-1946 г. мной и студентами-практикантами IV-го курса Казанского гос. университета т.т. Е. С. Елизаровой, Л. М. Бусыгиной, М. С. Козловой и В. В. Варфоломеевым. Материал собирался одновременно по экологии всех хищных рыб ТАССР, а поэтому данное исследование представляет лишь часть общей работы. Часть материалов была обработана Е. С. Бусыгиной при выполнении ею дипломной работы, за что выношу ей свою благодарность. Также выношу благодарность и другим студентам, участвовавшим в сборах полевых материалов.

В районе Елабужского рыбзавода облавливались неводом речные тони у с. Бетьки, против пристани "Елабуга" и у с. Танайка. Okolo с. Бетьки тони имели глубину от 3 до 6 метров. Грунт песчаный и на одной тоне мелкая галька. Против пристани "Елабуга" облавливалась тоня с песчаным грунтом, глубиной до 7 метров. У с. Танайка облавливалась тоня с песчаным грунтом, глубиной от 2 до 3 метров. В районе Чистопольского рыбзавода облавливался затон "Старая Кама" — глубиной до 6—7 м и длиной до 12—15 км, с его ответвлением Синдерюхой; песчаные тони глубиной до 5 м около селения Кубас и Кубасовский затон, а также песчаные тони около с. Рыбной Слободы и Крутой Горы. Материал в большинстве собирался непосредственно на тонях.

На обоих рыбзаводах за июль-сентябрь 1946 г. нами было взято и обработано более 300 экземпляров щук. Кроме того, в феврале и летом 1947 г. нами было добыто и обработано 585 экз. однотрехлетних щук из оз. Большое Грязное в районе устья р. Свияги и большое количество молоди из поименных озер. В общем итоге материал составляет более 1000 экземпляров.

Прежде, чем перейти к рассмотрению нашего материала, необходимо, хотя бы в краткой форме, остановиться на некоторых особенностях биологии щуки, что даст нам возможность подойти к выяснению рыбохозяйственного значения щуки в различных типах водоемов.

В условиях ТАССР, начиная со второй половины первого года, щука переходит, в основном, на питание рыбой; она поедает в большом количестве разную рыбу и даже своих сородичей, имеющих несколько меньшие размеры (Шмидтов — 1947). П. Ф. Домрачев (1926) отмечает случаи нахождения двух-трех щук, последовательно заглощенных друг другом. В наших опытах (1947) щука длиной в 49 см и весом в 530 г пыталась заглотить другую щуку длиной в 37 см и весом в 390 г.

Щука очень прожорлива — по старым данным (Н. М. Кузнецов, 10), она для увеличения своего веса на 1 кг должна съесть около 20—25 кг другой рыбы. По подсчетам И. Н. Арнольда, она поедает на один килограмм своего веса 22—30 кг другой рыбы. По Шольцу (1932), этот коэффициент значительно ниже. Е. К. Суворов (1940) по этому вопросу пишет: "Прямые наблюдения Шольца (1932) над щуками 1—2-годовалого возраста показывают, что щука заглатывает сразу добычу в 10—15% своего веса, но не выше 30,7%; в этом отношении его данные близко совпадают с нашими наблюдениями над треской. Пищевой коэффициент однолетних щук при питании рыбой всего 3, при питании личинками хирономид — 4—6; гаммаридами — 11—12; циклопами — 13—14; для двухлетних щук — личинки хирономид 5—6, рыба — 3".

В наших опытах (1947) щука весом 530 г., содержащаяся в большом аквариуме в зоологическом кабинете КГУ, за период времени с 12/VII по 12/VII т. е. за 30 дней съела 570 г разной живой рыбы и 450 г лягушек (*R. esculenta* и *R. ridibunda*), потеряв за это время 104 грамма своего веса. Это говорит, повидимому, о том, что щука голодаала. Она пыталась заглотить подсаженную к ней другую щуку весом в 390 грамм, но в то же время не тронула живущего в течение всего опыта вместе с ней линия весом в 150 г и жерлянку (*Bombyna bombina*) весом в 15 г. Это говорит об эффективности в питании у щуки и о более высоком пищевом коэффициенте у крупных щук, чем указано Шольцем для одно-двухгодовалых особей. Лягушек весом в 25—30 г, как правило, щука заглатывала через день по 1—2 шт.

По данным Л. П. Сабанеева (1911), отдельные экземпляры щуки достигают веса до 65 кг. И. Н. Арнольд (1941) считает возможным, что отдельные щуки, по его подсчетам, доживали до 100-летнего возраста при весе в 48 кг, но отмечает, что по точным данным наибольшая щука имела вес 24 кг, длину 1,36 м и возраст 33 года. Л. С. Берг (1933) отмечает наибольший вес щуки из озера Ильменя, по данным Н. В. Хвостова, в 34 кг.

Щука принадлежит к пресноводным рыбам и больших миграций не совершают. По данным Л. С. Берга (1933), щука является очень широко распространенной рыбой. В Татарской республике она является обычной рыбой, которая встречается в самых разнообразных типах озер, в прудах, реках и речках и имеет большое промысловое значение. Надо отметить, что начиная с 1941 г в р.р. Волге и Каме удельный вес щуки в уловах сильно повысился, и она в отдельных озерах в последние годы давала до 50% промыслового лова (озеро Большое Грязное и некоторые др.). В подтверждение вышесказанного приведем статистику промысловых уловов щуки по данным Госрыбнадзора ТАССР за последние годы.

Таблица 1

Годы	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945
Улов щуки в центнер.	1222	895	1086	923	913	512	968	1351	1553	1064
В % ко всему улову	10,4	8,1	10,4	10,1	10,8	8,7	16,3	22,2	20,6	18,0

При этом не учитывалось большое количество мелких щук — сеголеток и двухлеток весом до 150—200 г, вылавливаемых в конце лета и осенью неводом в озерах, а также зимой, во время заморов, котцами, на духовые ямы, при спуске на короба и т. д. Эта щука принимается промыслом вместе с другой мелкой рыбой по группе "мелкий частик", на долю которого в ТАССР падает от 60 до 70%. Среди мелочи, выловленной на озерах, по данным М. И. Тихого (1933), на долю щуки приходилось 15%, а по данным М. В. Логашева (1933) по Тетюшскому и Спасскому товариществам (ТАССР) в зимние месяцы 20% и в мае-июле — от 10 до 19,6%. Приведенные цифры говорят о большом промысловом значении щуки в водоемах Татарской республики.

При сборах и обработке материалов мы руководствовались методикой, рекомендованной И. Ф. Правдиным (1939). При этом нами также учитывались указания И. Н. Арнольда (1911), Н. Л. Чугунова (1926), Г. Н. Монастырского (1930) и целого ряда других авторов, работавших по этому вопросу. Основным объектом для определения возраста и расчисления темпа роста у нас являлась чешуя. В качестве проверочного материала для определения возраста крупных особей нами собирались и *oreosclerum*. Чешую мы брали ниже боковой линии, обычно на середине тела щуки. Для вычисления темпа роста годовые кольца нами отмечались с помощью рисовального аппарата "Abbe" Reichert'a. Чешуйные препараты, по которым было трудно определить возраст и наметить годовые кольца, нами отбраковывались, в связи с этим количество обработанного материала будет несколько меньше, чем было собрано его на местах лова рыбы.

Темп роста нами расчислялся на доске Г. Н. Монастырского (1924) по методу Einag Lea. За исходный размер нами всюду бралась длина тела до конца чешуйного покрова. В целях сравнения, нами приводится темп роста и по эмпирическим данным.

Нами также была определена и упитанность нижнекамских щук по формуле Фультона, т. е. расчет производился исходя из живого веса тела рыбы. Необходимо отметить, что на чешуях некоторых щук внутри кольца первого года имеются дополнительные (мальковые) кольца. Они особенно хорошо выражены у сеголетков. По этому вопросу в специальной литературе есть указания у А. Я. Башмаковой (1930). Она по этому поводу пишет: „Кроме того, надо отметить имеющиеся на чешуе дополнительные кольца, которые встречаются у части материала во втором годовом поясе,” и далее: „причина появления этих колец в настоящее время не изучена, но надо полагать, что появление их у щуки во втором годовом поясе связано с переходом ее в этот период жизни к хищническому питанию; это предположение, безусловно, требует проверки и дальнейшего изучения”. У щуки из озер поймы р. Камы и р. Волги дополнительные кольца расположены в пределах первого годового кольца. Они замкнуты и хорошо выражены. У молодых щук (особенно у сеголеток) их легко отличить потому, что они представлены более темными узкими полосками, расположенными среди склеритов одинаковых по размерам, плотности и форме, тогда как в годовых кольцах обычно наблюдается постепенное уплотнение склеритов.

Причина образования данных колец для нас пока не вполне ясна. Если видеть причину этого в переходе щуки на питание рыбой, — как предполагает А. Я. Башмакова, — то надо заметить, что в условиях ТАССР сеголетки щуки переходят на питание рыбой в середине первого лета. Образование дополнительных колец обычно приходится на теплые месяцы (июль—август). По нашим данным образование мальковых колец происходит при размерах щуки от 7 до 13 см. Иногда наблюдаются случаи, когда у сеголеток размером 15—17 см, желудки которых сильно наполнены рыбой, дополнительных колец не заметно, или они только-что начинают закладываться по краю чешуй. Мы впервые обратили внимание на существование мальковых колец при просмотре чешуи 19 шт. сеголеток размером от 14,5 см до 20,2 см и весом от 27 г до 56 г, выловленных волокушей 11/VIII-1946 г. в Синдерюхе. Из них у 15 шт. были мальковые кольца, и, судя по чешуе, мы должны были их обозначить, как „двулеток“ (1+), в то время как у 4 экземпляров размером от 14,5 см до 17,1 см и весом от 27 до 47,5 г кольца располагались по краям чешуй, и их можно было принять за годовиков.

Размеры и вес вышеупомянутых 15 шт. „двулеток“ приводим в нижеследующей таблице.

Таблица 2

Размер в см	15—16—17—18—19—20—21	<i>n</i>	<i>M</i>
Количество экземпл.	1 2 9 1 1 1	15	17,6
Вес в г	30—35—40—45—50—55—60		
Количество экземпл.	1 2 5 3 3 1	15	46,2

Средний размер, как видно, был равен 17,6 см и вес 46,2 г. у четырех экземпляров (№№ 1, 4, 7, 9), имеющих „годовые“ кольца

по краю чешуи, средний размер был равен 15,6 см и вес 36. Небольшая разница в длине и весе навела нас на мысль, что „двулетки“ есть, повидимому, тоже сеголетки, у которых образовал дополнительные кольца. Если допустить, что в данном случае имели дело действительно с двухлетками, то расчисленные размеры „годовиков“ будут равны в среднем 9,9 см. Это видно из нижеприведенной таблички.

Таблица 3

Размеры в см	5—6—7—8—9—10—11—12—13	<i>n</i>	<i>M</i>
Количество экземпл.	— 2 2 2 6 2 1	15	9,9

Средний вес „годовиков“ соответственно должен быть равен примерно 17—25 г. Судя по литературным данным (Н. Л. Чугунов, Башмакова, Домрачев, Егерман и др.), а также исходя из учета, что Синдерюха является в рыбном отношении богатой, мы считаем, что такие малые средние приросты щуки в течение первого года невозможны.

В целях уточнения нами были проведены дополнительные сборы материалов по росту щуки в феврале 1947 г. в оз. Большом Грязном (устье р. Свияги), где было добыто 240 сеголетков, и летом 1947 г. были проведены систематические сборы материалов по изучению роста молоди щуки в озерах поймы р. Волги и р. Свияги в районе Биостанции Казанского гос. университета. В целях иллюстрации приведем результаты наблюдений о росте щуки хотя бы в озере Карасихе, где пробы брались наиболее часто.

Время вылова	10/VI	10/VII	30/VII	7/VIII	15/VIII	28/VIII	10/IX
Средний разм. в см	5,9	9,5	14,5	16,5	17,3	19,2	23,8
Средний вес в г	1,8	7,0	16,5	32,5	37,6	52,0	88,0
Количество экземпляров	5	9	13	10	6	4	6

Приведенные данные говорят о том, что как линейные размеры, так и вес сеголетков, выловленных между 7/VIII и 28/VIII, близки к размеру и весу „двулеток“ из Синдерюхи.

Средний вес сеголеток, выловленных во время замора в феврале в оз. Б. Грязном, был равен 55,2 г и размер 17,2 см. Средний вес двухлеток здесь был равен 153 г и размер 26,5 см. Надо заметить, что озеро Б. Грязное переполнено мелкой щукой, и темп роста ее здесь ниже, чем в других водоемах.

П. Ф. Домрачев (1926) указывает средний размер сеголеток щуки из озера Ильмень в августе—12,9 см и вес 22 г; в сентябре—15,3 см и вес 40 г; в октябре размер 16,7 см. За полный год он указывает размер 24,5 см и вес в 130 г. Н. Л. Чугунов для дельты р. Волги отмечает средний размер сеголетков щуки во второй декаде августа 19,8 см и вес в 75 г. Приведенные данные убедительно свидетельствуют о том, что на чешуе щук из затона Синдерюха были не годовые, а мальковые кольца. Надо заметить, что у старых щук мальковые кольца часто почти не отличимы от годовых колец, и они могут повести к ошибочному определению возраста и темпа роста щуки.

Перейдем к анализу промысловых уловов щуки.

Для выяснения соотношения возрастных, размерных и весовых групп щуки низовьев Камы нами в течение VII-IX-46 г., примерно раз в декаду, производился анализ всего улова. Полученные результаты по неводному лову в реке сведены нами в таблицу 5.

Таблица 5

Возраст	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	n	M
	25—30	30—35	40—45	50—55	60—65	70—75	80—85	90—95	100—105	n	M	
Количество экземпляров	1	27	61	91	66	28	7	—	—	2	283	4,13
В %	0,35	9,54	21,56	32,15	23,32	9,90	2,47	—	—	0,71	100%	
Размер в см												
Кол-во экземп.	3	11	27	48	49	51	39	23	13	12	4	1
В %	1,04	3,81	9,37	16,61	16,95	17,65	13,49	7,96	4,50	4,15	1,38	0,35
Вес в кг;												
Кол-во экземп.	31	75	66	42	20	15	9	2	3	1	1	—
В %	11,44	27,67	24,34	15,50	7,38	5,54	3,32	0,74	1,11	0,37	0,37	0,37

Мин. № 85 Длина до С—25,4 см. Макс. № 96 Длина до С—104 см

1+ Вес 0,15 кг.

10+ Вес 11,1 кг

Из таблицы видно, что наибольший процент выловленных щук падает на пятилеток—32,15% и шестилеток—24,32%. Особи в возрасте семи-одиннадцати лет дали в общем 13,1%. Наиболее крупной

во всех уловах была одиннадцатилетняя самка, выловленная 12/IX, которая имела вес 11,1 кг и абсолютный размер 113 см. Следовательно, промысел щуки в р. Каме базируется в основном на 4—6 летках. Значительный процент составляют 7—11-летние щуки—13,1%. Это говорит о том, что промысел крупной щуки в низовьях р. Камы идет недостаточно интенсивно и его надо усилить за счет организации сетного и крючкового лова. Это мероприятие даст возможность избавиться от старой крупной щуки, поедающей большое количество цепкой промысловой рыбы.

Е. К. Суворов и Л. А. Щетинина (1932) пишут: „Принимая во внимание, что щука является весьма вредным хищником, потребляющим для увеличения своего веса большое количество рыбы, необходимо усилить всеми силами и способами ее вылов“. Мы считаем, что щука в возрасте 1—2-х лет полезна лишь в мелких озерах, изобилующих сорной рыбой, где она превращает мясо непромысловых рыб в более ценное щучье мясо, давая в среднем по 15—20 кг с гектара озерной площади (оз. Б. Грязное и др.).

О желательности усиления промысла крупной щуки в реке также говорит и тот факт, что ее удельный вес с 1941 по 1945 г.г. повысился с 8-10% до 18-22%. Размер щук варьировал от 25,4 см до 104 см, и средний размер был равен 52,1 см. Вес варьировал от 150 г до 11,1 кг, а средний вес был равен 1,54 кг.

Совершенно другую картину мы наблюдаем в поемых, некрупных озерах, где вся масса улова щуки представлена одно-двухлетними особями (табл. 6).

Из 585 штук из оз. Большое Грязное 240 экземпляров падало на сеголеток—41,02%; на двухлеток падало 327 экземпляров—55,9%, и только 18 экземпляров падало на трехлеток—3,9%. Более старых щук было поймано из общего количества всего лишь 3 экземпляра. Такое явление можно объяснить только тем, что и у лимнофильных рыб, и у щуки в частности в результате естественного отбора, выработалась особенность вместе со спадом воды уходить из небольших озер, где она неминуемо должна погибнуть во время зимних заморов. В меньшей мере этой особенностью обладают молодые особи, остающиеся в большом количестве во многих заморных озерах.

В целях иллюстрации к вышесказанному, укажем размеры щук, вылавливаемых в поемых озерах.

Таблица 6

Размер в см	до 25	30	35	40	45	50	55	60	65	n
	190	268	97	15	12	3	—	—	—	585
Оз. Б. Грязное 18/II-1947 наши данные										
Оз.Б.Щука—устье р. Свияги. VI-1936 данные Тат. отд. ВНИОРХ	46	27	41	11	13	2	1	—	—	140
Тоже Х-1936 г.	24	39	47	9	5	7	18	11	3	163
Тоже оз. Ширдан- ское VI-1937 г.	102	18	15	2	1	—	—	—	—	138

Из таблицы видно, что основная масса щук в озерах имела размер до 35 см. Несколько большее количество крупных особей в озере Большая Щука объясняется тем, что здесь ежегодно ставятся запоры, которые и задерживают более крупную рыбу.

Перейдем к выяснению полового состава щуки, вылавливаемой в низовьях р. Камы,

Соотношение между самцами и самками в различных возрастных группах нами представлено в таблице 7.

Таблица 7

Возраст	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	10+	Всего
Количество самцов	13	29	43	24	8	1	—	—	118
в %	11	24,5	36,4	20,3	6,7	0,8	—	—	100
Количество самок	13	30	49	42	25	7	1	1	167
в %	7,7	17,9	29,3	25,1	14,9	4,1	0,6	1	100

Из таблицы видно, что наибольшее количество самцов вылавливается в возрасте 4—6 лет и самок в возрасте 4—7 лет. Самцы старше 7-летнего возраста встречаются редко, самки же попадались иногда в 8-11-летнем возрасте.

Наличие более старых самок, по сравнению с самцами, также было отмечено А. Н. Пробатовым (1929). По всему улову в целом на долю самок падало 58,6%, а на долю самцов — 41,4%.

Шука принадлежит к одному из быстро растущих видов пресноводных рыб. По нашим данным, некоторые особи щуки за один год своей жизни достигают 28,5 см в длину (табл. 8), тогда как другие особи за то же время вырастают всего лишь до 6-7 см. Такой замедленный рост некоторых годовиков обусловливается какими-то факторами. Никсо-Никочин (1940) и Г. В. Никольский (1944) придают большое значение воздействию гормонов. Надо отметить, что мелкие экземпляры (6—7 см) встречаются крайне редко. В частности, 18.II-1947 г. в озере Б. Грязном на 240 шт. выловленных сеголетков один имел размер 6,5 см и вес 7 г, второй 7,2 см и вес 6,6 г; следующие 12 шт. имели размер от 11,6 см до 14,5 см и вес от 12 до 25 г, тогда как средний размер всех особей был равен 17,2 см и вес 55,2 г.

Быстрый рост щуки отмечается в работах В. А. Мейена (1926), П. Ф. Домрачева (1926) и некоторых других авторов. П. Ф. Домрачев отмечает интенсивный рост ильменской щуки. Он указывает, что малыши, вышедшие в мае, в первой половине августа достигают около 13,0 см, в октябре — 16,7 см, а к концу первого года — 24,5 см. Во второй год щука оз. Ильмень прибавляется приблизительно на 12 см.

Хорошая интенсивность роста наблюдается и у щуки низовьев р. Камы. По нашим данным (табл. 8) можно установить зависимость темпа роста щуки от возраста и разницу в росте самцов и самок. В крайних столбцах таблицы мы приводим средние размеры и средние приросты совместно для самцов и самок.

Приросты для годовиков в среднем равны 15,8 см, двухгодовиков — 12,8 см, трехгодовиков и более старших возрастов — примерно 7—9 см. Следовательно, в связи с возрастом темп роста щуки постепенно замедляется. На 6-м и на 8-м году заметны скачки в сторону увеличения роста. С скачком в росте на 6-м году жизни щуки отмечен и А. Н. Пробатовым (1929), но он ему не нашел объяснения. Из нашей таблицы видно, что самки растут несколько быстрее, чем самцы, и что на 6-м году самцов становится значительно меньше (9 шт. на 26 самок). Следовательно ненормально высокий прирост на 6 году надо отнести за счет большего процента самок. То же самое надо сказать и относительно высоких приростов щуки на 8-м году, когда самцы из уловов совсем выпадают. Особенно интенсивный рост щуки наблюдается на 1-м и 2-м году ее жизни. С наступлением половой зрелости (на 3—4 году) рост заметно снижается.

Таблица 8

Зависимость между длиной и возрастом у самцов и самок щуки низовьев р. Камы по данным обратных расчеслений

Возраст	Длина в см		5—10—15—20—25—30—35—40—45—50—55—60—65—70—75—80—85—90—95—100—105		$P_{\text{вз}}$	M	n	Совместно ширина $\bar{D}_6 + \bar{D}_8$ $M + t$
	Пол	Пол	Самцы	Самки				
I_1	Самцы	11	53	37	17	5	—	123 15,6 0,3 15,8 15,8
	Самки	12	64	52	22	7	—	157 15,9 1,3 28,6 12,8
I_2	Самцы	1	3	35	43	30	11	123 27,9 1,3 28,6 12,8
	Самки	1	2	40	54	32	21	157 29,1 1,3 28,6 12,8
I_3	Самцы	2	11	32	41	17	7	110 36,2 2,6 37,7 9,1
	Самки	12	34	42	29	17	6	143 38,8 2,6 37,7 9,1
I_4	Самцы	5	14	32	17	8	3	80 42,9 4,5 46,0 8,3
	Самки	3	12	29	33	19	11	112 47,4 4,5 46,0 8,3
I_5	Самцы	7	9	10	3	3	—	33 51,0 4,9 54,4 8,4
	Самки	2	2	12	17	16	11	68 55,9 4,9 54,4 8,4
I_6	Самцы	1	2	2	2	—	1	9 60,5 4,5 64,1 9,7
	Самки	2	5	6	8	3	1	26 65,0 4,5 64,1 9,7
I_7	Самцы	1	1	1	1	—	1	26 60,6 14 9 72,2 8,1
	Самки	1	3	1	1	—	1	75,5 26 60,6 14 9 72,2 8,1
I_8	Самки	—	—	1	—	1	—	283,5 83,5 11,3
	Самки	—	—	—	1	—	1	290,9 90,9 7,4
I_9	Самки	—	—	—	1	—	1	298,7 98,7 7,8
	Самки	—	—	—	—	1	1	1156 1156
Итого . . .		23	119	94	116	132	136	143 121 98 64 43 27 16 11 3 4 2 2 1 1

Таблица 9.

Возраст	Длина в см. Пол	10—15—20—25—30—35—40—45—50—55—60—65—70—75—80—85—90—95—100—105										n	M	Разница	Совместно ♂♂ и ♀♀	
		0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+					
0+		1 19 3										23	18,0		18,0	18,0
1+			2 16 12 2									32	29,5		29,5	11,5
2+	Самцы Самки	1 7 4 1 1 3 6 4										13 14	34,5 37,2	2,7	35,9	6,4
3+	Самцы Самки	1 9 15 4 1 1 5 16 7 2										30 31	41,7 43,2	1,5	42,5	6,6
4+	Самцы Самки	1 8 18 14 5 1 1 2 15 14 10 3										47 44	49,4 52,2	2,8	50,7	8,2
5+	Самцы Самки	4 10 6 3 1 2 — 7 14 8 6 5										24 42	54,8 60,2	5,4	58,2	7,5
6+	Самцы Самки	1 1 3 6 5 1 1 2 3 6 5 3										7 20	66,1 68,5	2,4	67,9	9,7
7+	Самцы Самки	1 1 2 1 1 — 1 — 2 1 1										2 5	65,0 83,5	18,5	78,4	10,4
10	Самки	—							1 — 1 — 2 1 1			2 326	98,7	—	98,7	
	Итого .	1 19 5 18 24 27 48 50 38 22 15 11 4 3 2 1 1														

¹ Данные о сеголетках и двухлетках собраны на реке Каме в августе и сентябре 1947 г.

Надо обратить внимание на то, что индивидуальные колебания длины в пределах каждой возрастной группы у щуки очень велики и особенно они велики у самок.

Заслуживает особого внимания тот факт, что в группе годовиков большое количество особей приходится на размеры от 7,5 до 15 см. Это, повидимому, объясняется тем, что нам все же иногда не удалось отличить некоторых мальковых колец от годовых колец у старых особей.

Повидимому, этим же надо объяснить сравнительно небольшие средние приrostы первого года и по данным других авторов (таблица 16).

В целях выяснения быстроты и характера роста по эмпирическим данным, нами составлена таблица 9, в которой приводятся вариационные ряды и средние размеры для самцов и самок, а также и разница в их росте. В последних столбцах нами указаны средние размеры и приросты совместно для самцов и самок.

Как видно из таблицы, характер роста остается тем же, т. е. вариационные ряды и здесь сильно растянуты. Также наблюдается разница в росте самцов и самок, но увеличение разницы идет здесь далеко не равномерно. Это, повидимому, связано с неодинаковым ростом самцов и самок в разном возрасте в связи с созреванием половых продуктов. У большинства самцов, по нашим данным (1947) половые продукты созревают на 3 году жизни, а у самок на 4 году, поэтому на 3 году жизни самки растут сильнее, чем самцы, и здесь разница больше. На 4-м году, в связи с созреванием половых продуктов у большинства самок, они растут медленнее, и здесь разница меньше. Очень большая разница в росте на 8-м году объясняется небольшим количеством исследованного материала, в котором осталось только 2 самца.

Разница в темпе роста самцов и самок отмечена целым рядом авторов (Логашев, 1933; Пробатов, 1929; Башмакова, 1930 и др.) и у щуки из других водоемов.

В целях сравнения годовых приростов, полученных по методу обратных расчислений, с приростами щуки на август—сентябрь по эмпирическим данным, нами составлена таблица 10.

Таблица 10

Возраст	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
По обратным расчислениям . . .	15,8	28,6	37,7	46,0	54,4	64,1	72,2	83,5	90,9	98,7
По эмпирическим данным	18,0	29,5	35,9	42,5	50,7	58,2	67,9	78,3	—	98,7
Разница	-2,2	-0,9	1,8	3,5	3,7	5,9	4,3	5,2	?	—

Из таблицы видно, что средние размеры годовиков и двухгодовиков меньше, чем у сеголеток и двухлеток; это, вероятно, объясняется, во-первых, отбирающим действием невода и, во-вторых, расчислением размера некоторых годовиков не по годовым, а по мальковым кольцам. Размеры трех-восьмилеток несколько меньше, чем у трех-восьмигодовиков, что, очевидно, говорит о том, что их рост будет продолжаться осенью.

Для характеристики весовых приростов нами составлена таблица 11, в которой представлены средний вес для самцов и самок и ко-

лебание веса по отдельным возрастным группам. В таблице также указана разница в росте веса самцов и самок. В последних столбцах таблицы представлены средние веса и приросты совместно для самцов и самок.

Таблица 11

Возраст	Пол	Вариационные ряды		n	В граммах	Совместно для самцов и самок		
		Вес в граммах и кг и количество экземпляров	Разница			M	Прирост	Кратн. увел.
0+	♂ ♂ + ♀ ♀	20—30—40—50—60—70—80 1 5 9 4 3 1	23	47,6		47,6	47,6	
1+	♂ ♂ + ♀ ♀	100—150—200—250—300—350 6 9 3 1 1	20	180		180	132,4	3,8
2+	Самцы Самки	0,2—0,3—0,4—0,5—0,6—0,7—0,8 4 4 2 3 — —	13	386	39	406	226	2,8
3+	Самцы Самки	0,3—0,5—0,7—0,9—1,1—1,3 6 16 4 1 2 5 12 6 3 4	29 30	642 727	85	685	279	1,6
4+	Самцы Самки	0,5—1,0—1,5—2,0—2,5—3,0 16 20 6 1 1 10 17 12 3 1	44 43	1193 1378	185	1286	601	1,9
5+	Самцы Самки	0,8—1,3—1,8—2,3—2,8—3,3 6 9 3 3 — 5 13 10 5 7	21 40	1479 2000	521	1870	584	1,4
6+	Самцы Самки	1,4—2,2—3,0—3,8—4,6—5,4—6,0 4 1 5 3 1 — 4 7 5 3 1 —	7 20	3157 3000	157	3015	1145	1,6
7+	Самцы Самки	2,6—3,3—4,0—4,7—5,4 1 — 1 1	1 4	2990 3712	722	3568	553	1,2
10+	Самки	9,0—10,0—11,0—12,0 1 — 1	2	10400		10,4	?	

Анализируя данные таблицы, мы приходим к выводам, что средний вес, в связи с возрастом щуки интенсивно увеличивается. Особенно значительными приросты становятся с пятилетнего возраста. У семилеток они уже несколько более килограмма, а у 8—11-леток их можно определить в среднем равными 1,7 кг. Кратные отношения веса предыдущего года к весу последующего равны у двухлеток 3,8, у трехлеток 2,8, а дальше они колеблются между 1,9—1,2 раза. Далее надо отметить, что в пределах каждой возрастной группы вес отдельных особей сильно варьирует. Особенно большие колебания веса наблюдаются у пятилеток, где они достигают шестикратных отношений. Разница в весе самцов и самок первоначально незначительная, но в связи с возрастом она увеличивается.

Для характеристики линейных и весовых приростов щуки за отдельные годы приведем таблицу 12, в которой показаны эмпири-

ческие линейные и весовые приросты в сантиметрах и граммах, а также и в процентах по отношению к длине и весу предыдущего года.

Таблица 12

Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Ср. размер в см (табл. 8)	18,0	29,5	35,9	42,5	50,7	58,2	67,9	78,3
Прирост в см в %	18,0	11,5	6,4	6,6	8,2	7,5	9,7	10,4
100%	63,9	21,7	18,4	19,3	14,8	16,7	15,3	
Ср. вес в гр (табл. 10)	47	180	406	685	1286	1870	3015	3568
Прирост в гр в %	47	132	226	279	601	584	1145	533
100%	280,9	125,6	68,7	87,7	45,4	61,2	17,7	

Наибольшие линейные приросты наблюдаются у щуки в возрасте одного-двух лет.

На третьем и четвертом году замечается резкое снижение приростов (18—21%), что связано с созреванием половых продуктов.

Весовые приросты (в граммах) наиболее высоки у пятилеток и более старых особей, где они достигают 500 2000 гр, но в процентах по отношению к весу предыдущего года они более значительны у двух-трехлеток.

Приведем упитанность 4-х—10-летних щук, высчитанную по формуле Фультона. Полученные результаты сведены нами в нижеследующих таблицах.

Таблица 13

Упитанность	Вариационные ряды							n	M
	0,75—0,8—0,85—0,9—0,95—1,0—1,05—1,1—1,15								
Июль	3	9	5	12	5	1	2	2	39 0,92
Август	8	7	6	12	5	2	3	—	43 0,90
Сентябрь	2	5	6	4	5	1	—	—	23 0,89

Как видно, упитанность отдельных щук довольно сильно варьирует и в среднем она равна 0,89—0,92 единицы. В сентябре и августе наблюдается некоторое снижение упитанности.

Не указывая вариационных рядов, т. к. они совершенно идентичны с вышеприведенными, укажем среднюю упитанность щуки в VII—X в связи с возрастом и полом.

Таблица 14

Возраст	3+	4+	5+	6+	7+
Упитанность самцов	0,92	0,96	0,92	0,95	0,97
самок	0,92	0,88	0,85	0,89	0,85

Кол-во экземпляров

12/13 12/15 12/14 8/12 4/5

Как видно, упитанность самцов несколько выше, чем у самок и она, в связи с возрастом, имеет тенденцию к повышению, тогда как упитанность самок, наоборот, снижается. Причина этого явления, повидимому, кроется в более усиленном линейном росте самок, по

сравнению с самцами, при небольшой разнице в весе (таблицы 8 и 11). Г. В. Никольский (1940) указывает, что упитанность по Фультону у щуки из Аральского моря в зимнее время колеблется от 0,7 до 1,3 и в среднем близка к единице.

Сравним нарастание веса у щук из разных водоемов. С этой целью нами составлена таблица 15.

Таблица 15

Возраст Место и дата вылова	п	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Низовые р. Камы VII-IX-1946 Наши данные	309	47	180	406	685	1286	1870	3015	3568
Оз. Б. Грязное II-1947 Наши данные	585	55	153	282	—	—	—	—	—
Верхняя Кама VII-VIII-1931 По Меньшикову	46	—	66	253	395	770	1200	—	—
Волга у Тетюш $\delta\delta$ V-VI-1931 По Логашеву (11)	98	—	—	398	543	868	1147	1475	2483
Тоже ♀ ♀	120	—	—	—	612	1005	1478	2132	2967
Оз. Ильмень (конец года) По Домрачеву (8)	—	130	240	520	880	—	—	—	—
Оз. Чаны (конец года) По Башмаковой (5)	112	—	167	771	1115	1625	—	—	—

При сравнении нарастания веса у щук из отдельных водоемов необходимо учитывать время вылова рыбы, т. к. оно по приведенным данным несколько различно. Из таблицы видно, что щуки из оз. Б. Грязное в первый год имеют несколько больший вес, а потом резко отстают по росту от камских щук, несмотря на то, что они на 4—5 месяцев выловлены позднее. Это вполне объясняется экологическими условиями. По классификации М. П. Сомова, озеро Б. Грязное — типичное карасевое озеро с полезной площадью в 5—6 га, сильно заиленное и заросшее растительностью. Зимой в озере бывают заморы рыбы. По летам — в июле—августе (1946—1947) наблюдалась в этом озере гибель сеголетков окуня и щуки, повидимому, вызванная неблагоприятным газовым режимом. И. Х. Мак-сугов (16) отмечает, что в его экспериментах при неблагоприятных условиях окружающей среды среди рыб засыпали и первую очередь молодые особи.

Кормовая база щуки, судя по уловам рыбы во время зимних заморов (1946 и 1947 гг.) и по анализу содержимого желудков, представлена в этом озере большим количеством верховки (*Leucaspis delineatus*), плотвы (*Rutilus rutilus*) размером 10—15 см, мелким окунем (*Perca fluviatilis*) и сеголетками самой же щуки (*Esox lucius*). Кроме того, озеро изобилует мелким карасем, но в желудках щук он попадается редко. Данная кормовая база по размерам поедаемых рыб, повидимому, обеспечивает питание щуки сеголетка, но совершенно недостаточна для 2—3-летних щук.

Щука в верховьях р. Камы, по Меньшикову, растет значительно слабее, чем щука низовьев р. Камы. Это, вероятно, надо объяснить более северным расположением данной местности и худшими экологическими условиями.

Волжская щука, по данным М. В. Логашева, имеет тоже меньший вес, но это, повидимому, объясняется более ранним выловом рыбы в р. Волге.

Щука из оз. Ильмень имеет вес несколько больший, по сравнению с нижнекамской щукой, что, вероятно, объясняется более поздним выловом этой щуки.

В озере Чаны, по данным Башмаковой, щука растет, повидимому, несколько быстрее.

Сравним интенсивность линейного роста щуки низовьев р. Камы с данными других авторов для щук из других водоемов.

Таблица 16

(Обратные расчесления).

Название водоема	К-во экз.	I ₁	I ₂	I ₃	I ₄	I ₅	I ₆	I ₇	I ₈	I ₉	I ₁₀
Низовые р. Камы (наши данные)	280	15,8	28,6	37,7	46,0	54,4	64,1	72,2	83,5	90,9	98,7
Оз. Большое Грязное (наши дан.)	540	15,7	26,5	30,9	—	—	—	—	—	—	—
Верх. Кама (Меньшиков, 14)	81	14,9	25,0	33,2	41,3	52,1	—	—	—	—	—
Ср. пруд (Мейен, 15)	50	15,8	34,0	42,0	50,0	—	—	—	—	—	—
Верх. пруд (Мейен, 15)	25	16,2	29,3	38,0	46,3	56,1	70,0	79,0	82,5	91,6	95,0
Псковский водоем (Пробатов, 20)	378	14,5	28,5	38,5	47,3	54,0	—	—	—	—	—
Аральское море (Никольский, 17)	?	13,8	26,2	35,6	45,5	51,0	—	—	—	—	—
Оз. Чаны (Башмакова, 5)	19	16,6	31,7	44,5	53,9	—	—	—	—	—	—
Оз. Круглое (Световидов, 26)	61	10,2	20,4	28,7	40,9	—	—	—	—	—	—
Оз. Tausulassee (Финляндия по Световидову)	—	9,2	18,0	27,5	32,1	38,7	50,2	56,5	65,5	—	—

Примечание: Данные по Псковскому водоему относятся к 5-годовалым самкам, а по озеру Чаны — к самкам 4-годовикам.

Из таблицы видно, что темп роста щуки низовьев р. Камы почти одинаков с темпом роста щук из Верхнего Пруда Московской области и Псковского водоема. Он несколько ниже, чем у щук из Среднего Пруда Московской области и из озера Чаны и несколько выше по сравнению со щукой из Аральского моря.

Щука из низовьев р. Камы растет значительно быстрее, чем в озере Б. Грязном (пойма р. Волги), озере Круглом и оз. Tausulassee (Финляндия). Темп роста щуки, безусловно, зависит от целого комплекса экологических условий, но прежде всего, повидимому, от кормленности водоема (оз. Б. Грязное и др.) и температуры (озера Финляндии) водоема (оз. Б. Грязное и др.) и температуры (озера Финляндии) водоема (оз. Б. Грязное и др.).

дии и др.). М. П. Сомов (1920) вполне правильно указал, что „тепп роста, равно как и темп наращения веса, являются в конечном счете результатом степени кормности водоема“. Безусловно, интенсивность роста обусловливается и температурным режимом, т. к. в связи с последним меняется длительность вегетационного периода, кормность водоема, интенсивность питания и т. д. В более северных районах, в связи с более поздним вскрытием рек и озер и с более низкой температурой, и нерест щук значительно запаздывает, а в связи с этим вегетационный период становится более коротким, что, несомненно, тоже отражается на годовых приростах. Эти два фактора, повидимому, в первую очередь и обусловливают различный рост щуки в разных водоемах.

На основании всего вышеизложенного приходим к следующим выводам.

1) В рыбном промысле ТАССР щука занимает 2-е место и имеет большое хозяйственное значение. На долю мерной (крупной) щуки до 1941 г. приходилось от 8,7% до 10,8% и в 1942—45 г.г. от 16,3% до 22,2%, а с учетом щуки и в других товарных сортах (мелочь) в среднем до 30—37%.

2) В промысловых уловах низовьев р. Камы преобладают щуки от 4-х до 11-летнего возраста, на долю которых падает 90%. Это говорит о том, что в русле нижней Камы запасы старой, крупной щуки имеются, и промысел их использует недостаточно. В мелких поименных озерах (Б. Грязное, Садовое и т. д.), наоборот, резко преобладают одно-двухлетние особи, на долю которых приходится 80—95%.

3) На чешуе сеголетков при размерах от 7 до 15 см в условиях ТАССР часто закладываются дополнительные — мальковые кольца, причина которых, повидимому, кроется в температурных условиях и питании. Мальковые кольца у старых щук иногда трудно отличимы от годовых колец, что в таких случаях ведет к занижению приростов (7—12 см) первого года и завышению на 1 год возраста щуки.

4) Особенно интенсивно растут щуки в длину в течение первого и второго года жизни, а потом темп роста замедляется. Особенно резко темп роста снижается на 3 и 4 году, что связано с созреванием половых продуктов.

Индивидуальные колебания длины тела в пределах каждой возрастной группы у щуки очень велики и часто достигают 2—3-кратных отношений.

5) Самки растут в длину интенсивнее, чем самцы, и разница в росте становится большей в более старом возрасте.

6) Средний вес щуки в связи с возрастом интенсивно увеличивается. Наибольшие приrostы к росту предыдущего года наблюдаются в 2—3-летнем возрасте, где они достигают 280%—125%. Абсолютные приросты (в граммах) более значительными становятся, начиная с 5-летнего возраста, где они равны в среднем от 600 до 1700 гр.

Индивидуальные колебания веса различных щук в пределах одной и той же возрастной группы очень велики и у 5-леток достигают 5—6-кратных отношений.

7) Самки в среднем имеют несколько больший вес, чем самцы того же возраста; разница в весе самцов и самок с возрастом увеличивается.

8) Интенсивность роста щуки в разных водоемах различна, что обусловливается целым комплексом экологических условий и прежде всего, повидимому, кормностью водоемов и их температурным режимом.

Исходя из всего вышеизложенного, а также учитывая значительные запасы крупной щуки в водоемах ТАССР, представляется возможным наметить следующие практические мероприятия.

1. Усилить в Нижней Каме и Средней Волге, а также в крупных поименных озерах и затонах вылов старой щуки путем развития сетного и внедрения в производство крючкового лова, т. к. крупные щуки живут обычно на глубине, под крутоями и среди каршней, становясь таким образом недоступными для вылова неводом.

2. Учитывая, что одно-двухлетняя щука в большинстве мелких поименных озер, плотно заселенных сорными рыбами, является пока основной промысловой рыбой, дающей до 20 кг с гектара и до 50—60% всего улова рыбы, надо считать целесообразным запрет лова щуки на полях во время нереста.

3. Также необходимо запретить добычу нерестующей щуки на полях при помощи острог, ружей и т. д. В других охранных мероприятиях, по нашему мнению, щука не нуждается.

ЛИТЕРАТУРА

- Ариольд И. Н. — К вопросу определения возраста рыб. Вестник рыбопромышленности, 1911.
- Ариольд И. Н. — Легенда о щуке. Вестник знания, № 1, 1941.
- Ариольд И. Н. — Общедоступное руководство по рыболовству. Ленинград, 1925.
- Берг Л. С. — Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. III, ч. II, 1933.
- Башмакова А. Я. — Материалы по возрасту и темпу роста щуки из оз. Чаны. Тр. Сибирской науч.-рыбхоз. станции, том V, в. I, Красноярск, 1930.
- Березовский А. И. — Рыбное хозяйство на Барабинских озерах и пути его развития. Сибирская ихтиолог. лаборатория, серия "А", в. 2, Красноярск, 1927.
- Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф. — Рыбы озера Ильменя и р. Волхова и их хозяйственное значение. Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна. Вып. X, ч. II, 1926.
- Егерман Ф. Ф. — Материалы по ихтиофауне Кучурганского лимана. Тр. Всеукраинск. Черн.-Азовск. оп. станции, II, вып. I, 1926.
- Кузинцов Н. М. — Рыболовство в реках и озерах Архангельской области.
- Логашев М. В. — Рыбное хозяйство в пределах Татарстана. Изв. Всесоюзного научно-исслед. ин-та озерного и речного рыбн. хоз-ва, т. XVII, 1933.
- Монастырский Г. Н. — О методах определения линейного роста рыб по чешуе. Тр. Научн. ин-та рыбн. хоз-ва, V, в. 4, 1980.
- Монастырский Г. Н. — Видоизменение доски Einat Lea Тр. Научно-иссл. ин-та рыбн. хоз-ва, т. I, 1924.
- Меньшиков М. И. и Букирев А. И. — Рыбы и рыболовство верховьев р. Камы. Тр. Биолог. научно-иссл. ин-та, т. VI в. 1—2, Пермь, 1934.
- Мейен В. А. — О росте щуки Верхнего и Среднего озер Московской области. Русск. зоолог. журнал, т. 6, в. 2, 1926.
- Максудов И. Х. — Выносливость и изменчивость в связи с возрастом. Русск. зоолог. журнал, т. 23, вып. V.
- Никольский Г. В. — Рыбы Аральского моря. Москва, 1940.
- Никольский Г. В. — Биология рыб. 1944.
- Никон-Никонин — Влияние гормонов на рост рыб. Тр. Московского зоопарка, т. I, 1940.
- Пробатов А. Н. — Материалы по возрасту рыб Псковского водоема. Всесоюз. научно-иссл. ин-та озерн. и речн. хоз-ва, т. 9, в. 1—3, 1929.
- Правдин И. Ф. — Руководство по изучению рыб. Ленинград, 1939.
- Сабанеев Л. П. — Рыбы России. Москва, 1911.
- Суворов Е. К. — Основы общей ихтиологии. Ленинград, 1940.
- Суворов Е. К. и Щетинина М. А. — Сом, жерех и щука Волго-Каспийского и Уральского районов. Бюлл. Всекаспийской науч.-рыбхоз. экспедиции, № 5—6, 1932.
- Сомов М. П. — Основы рыболовной таксации озерных угодий. Изв. отдела рыболовства и научн. промысл. исследований, т. I, вып. 2, 1920.
- Световидов А. Н. — К вопросу о возрасте и росте окуня, плотвы и щуки озера Круглого. Русский зоолог. журн., IX, 4, 1929.

26. Тихий М. И. — Очерк рыбного хоз-ва Средне-Волжского края. Изв. Всесоюз. научно-иссл. ин-та озерн. и речн. хоз-ва, т. XVII, 1933.
27. Чугунов Н. Л. — Определение возраста и темпа роста рыб по костям. Сб. статей по методике определения возраста и роста рыб. 1926.
28. Чугунов Н. Л. — Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского р-на. Тр. Астраханск. рыбхозстации т. VI, вып. 4, 1928 г.
29. Scholz C. Zell Z. Zeitschr. f Fischerel, XXX, 4, 1932 г.

К. И. ВАСЯНИН

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОВ И ЗАПУСКА РЫБОЛОВСТВА НА
ВОСПРОИЗВОДСТВО ЗАПАСОВ СТЕРЛЯДИ

В работе дается краткая характеристика влияния волжских заморов на состояние запасов стерляди. Устанавливается, на основании анализа возрастного состава весенних уловов в районе Тетюш, что стерлядь после заморов стала растить значительно быстрее. В связи с этим имеет место половое созревание в более молодом возрасте.

I

Волжские заморы¹, имевшие место на протяжении четырех зим подряд — с 1938/39 по 1941/42 г.г. — обратили на себя серьезное внимание ряда научных учреждений, организовавших соответствующие наблюдения. В Татарии по этому вопросу работу проводило Тат. отд. Всесоюзного научно-исследовательского института озерно-речного рыбного хозяйства (Т. О. ВНИОРХ). Часть этих исследований опубликована (Аристовская, 1945; Лукин, 1945), а часть находится в рукописях.

Причины возникновения заморов окончательно не выяснены. В Татарской Республике заморы начинались во второй половине зимы, когда уровень воды сильно снижался. Исследования показали, что когда количество растворенного в воде кислорода падало до 3,5 мг/л, начиналась первая подвижка стерляди как наиболее чувствительной к содержанию O_2 рыбы.

II

По наблюдениям Т. О. ВНИОРХ, гибель стерляди начинается тогда, когда количество кислорода в воде снижается до 3 мг/л. Между тем анализы показали, что в заморные годы содержание кислорода, как видно из таблицы 1, доходило до гораздо более низких пределов.

¹ Замором мы называем тот период в жизни водоема, когда растворенного кислорода в воде становится недостаточно для нормального существования рыб.

Количество растворенного кислорода в воде в заморные годы

Таблица 1

Год	1938/39	1939/40	1940/41	1941/42	1942/43
Минимальное кол-во кислорода в мг/л	0,55	0,88	1,50	1,55	4,12

Из таблицы видно, что условия для зимовки стерляди были крайне неблагоприятны. Кроме стерляди гибли многие другие рыбы и даже беспозвоночные — это установлено наблюдениями Г. В. Аристовской (1945).

От недостатка кислорода много стерлядей погибало, икра у многих самок претерпевала жировое перерождение, а из выметанной неполнценной икры развивались уродливые мальки. В заморы рыба отыскивала места с благоприятным газовым режимом, куда она мигрировала в больших количествах и держалась там в течение всего заморного периода. Такими участками являются затоны, притоки и места впадения ключей. На Волге в пределах Татарстана имелся всего один такой затон Чертык (Тетюшский рыбзавод), где содержание кислорода в феврале и в начале марта 1939 и 1940 г.г. почти в три раза превышало содержание его в Волге (Лукин и Субботин, 1940).

На этих участках в период замора рыболовецкими организациями производился массовый вылов рыбы не только мерной, но и мелочи. Здесь в 1939 и 1940 г. поймано значительное количество стерляди, что видно из приведенной ниже таблицы 2.

Зимние уловы стерляди в затоне Чертык

Таблица 2

Годы	1939	1940
Стерлядь мёрная (кг)	486	384
" п/мерная (кг)	226	482

У устья р. Парат (Чувашская АССР), где по анализам Муратовой 29/III-41 г. содержание кислорода в реке Парат равнялось 8,78 мг/л (Волге = 2,6 мг/л), стерляди поймали 2123 кг. Из сказанного видно, что запасы стерляди страдали не только от самих заморов, но и от массового вылова ее в затонах и других участках более богатых кислородом, чем коренная Волга. Это привело к уменьшению заготовок, а в дальнейшем — к временной потере ею промыслового значения. Уменьшение стерляди в уловах, по сравнению с другими видами рыб, можно проследить на примере Тетюшского рыбзавода (см. табл. 3).

Уловы по Тетюшскому рыбзаводу (в центнерах)

Таблица 3

Вид и сорт	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946
Белорыбица	0,2	—	0,1	0,5	0,1	—	—	0,3	0,9	0,65	1,3
Белуга	22,3	14,4	7,7	8,6	1,5	—	—	—	0,9	—	19,7
Осетр	20,8	29,9	21,4	26,0	20,9	—	—	2,0	4,3	6,13	30,9
Стерлядь	113,4	78,4	26,6	55,4	37,9	13,3	2,0	—	7,4	6,25	26,0
Сом	10,4	9,8	6,3	24,9	11,9	2,3	0,7	0,2	0,8	0,16	0,68
Судак	27,6	22,3	12,5	16,2	21,9	12,1	2,8	3,7	11,9	16,3	5,0
Лещ мерный и п/мер	41,8	28,5	25,5	106,0	79,8	74,1	81,5	51,8	36,8	100,2	40,9
Шука	79,1	84,6	93,4	90,0	76,9	104,7	85,8	68,4	83,1	66,3	91,3
Прочий крупный частик	64,2	31,1	92,3	153,1	80,8	106,5	2,9	66,5	44,8	—	—

Из таблицы 3 (данные Т. О. ВНИОРХ) видно, что количество стерляди в уловах начало снижаться с 1937 г. Это было вызвано введением новых правил рыболовства (была введена более высокая промысловая мера). Некоторое повышение уловов в 1939 и 1940 г.г. можно объяснить заходом рыбы во время заморов в затон Чертык, где она усиленно вылавливалась. С другой стороны, в силу слабого контроля рыболовства, рыбаки перестали соблюдать правила рыболовства, и на заготовительные пункты стало поступать много мелкой стерляди.

Выше уже было сказано, что заморы хуже всего переносят полновозрелые самки. Это отразилось на соотношении полов. Самцов в весенних уловах стало значительно больше, чем самок, — это можно видеть из таблицы 4.

Половой состав стерляди в весенних уловах.

Таблица 4

№№ п/п	Место лова	Дата	% ♀ ♀	% ♂ ♂	Автор
1	Волга, "Черемша"	V-1934	40,9	59,1	А. В. Лукин, 1937.
2	Кама, "Черный рынок"	V-VI-1934	40,0	60,0	А. И. Шмидтов, 1939.
3	Волга, "Черемша"	V-1939	40,5	59,5	А. В. Лукин, 1947.
4		1940	28,0	72,0	
5	Волга, "Долиновка"	1941	18,0	82,0	
6		1946	20,4	79,6	А. В. Лукин — рукопись.

III.

Рост рыбы в значительной степени зависит от условий питания (Мейспер, 1933; Васнецов, 1947). Конкурентом стерляди частично

является налим (Лукин и Ляхов, 1937; Лукин, 1947). После замороза создались новые условия для нагула. Рыбы стало меньше, а следовательно и пищевая конкуренция уменьшилась. Поэтому можно было предположить, что условия для роста стали значительно благоприятнее.

С целью выяснения этого вопроса мною было проведено специальное исследование. Материал, которым я располагал, был собран на Долиновском участке Тетюшского рыбзавода старшим научным сотрудником Т. О. ВНИОРХ и Казанского филиала АН СССР А. В. Лукиным в мае 1946 г. Лов стерляди проводился вандами. Полный анализ улова делался после перебора ванд на месте. Всего было сделано три анализа (15, 17 и 20 мая): измерялась абсолютная и промысловая длины, определялся пол и стадия зрелости, вырезался луч грудного плавника для определения возраста. Всего было исследовано 598 рыб, включая 27 помеченных самок, у которых луч для определения возраста не был взят. Дальнейшая обработка материала производилась в Казани, в лаборатории. Из лучших делались шлифы, и по ним определялся возраст. Шлиф смачивался спиртом для более четкой видимости годовых колец и просматривался через лупу (с увеличением 10) на черном фоне при падающем свете. Из 570 шлифов удалось использовать для определения возраста 563: у 7 рыб годовые кольца на шлифах были выражены недостаточно четко. Возраст определялся А. В. Лукиным и мною, после чего уже окончательно решался вопрос о возрасте каждой особи отдельно.

Из таблицы 6 видно, что максимальные уловы как самцов, так и самок приходятся на рыб размером в 35—40 см абсолютной длины. В наших пробах больше всего стерлядей в возрасте 4-х лет (поколение 1942 года). При вычислении средних размеров рыб в каждой возрастной группе брались только самцы, потому что все крупные половозрелые самки, как уже было сказано выше, метились и выпускались обратно в реку.

Возрастной состав уловов стерляди вандами 15, 17 и 20 мая 1946 г.

Таблица 5

Воз- раст Пол	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	n	Возраст не опр.	Поме- ченено	
♂ I-II	1	17	31	8	7	2	3	—	2	—	—	2	—	—	73	—	—	—	
♂ IV-V	—	53	138	52	51	28	27	24	12	3	4	—	—	1	1	394	7	1	
Всего	1	70	169	60	58	30	30	24	14	3	4	—	2	1	1	467	7	1	
♂	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
♀ I	2	20	18	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	—	—	—	
♀ II	—	1	22	9	4	5	3	3	—	—	—	—	—	—	47	—	—	—	
♀ III	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	
♀ VI	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	1	—	—	1	6	—	27	—	
Всего	♀	2	21	40	10	4	5	5	4	—	2	1	1	—	—	1	96	—	27
Всего	♂ и ♀	3	91	209	70	62	35	35	28	14	5	5	1	2	1	2	563	7	28

Результат вычислений средних размеров приведен в таблице 6. Средние размеры трехгодовалых самцов равны 33,8 см абсолютной

Таблица средних размеров стерляди вандового улова.
Долиновка, май 1946 г.

Таблица 6

Воз- раст	Пол	Стадия зрел.	Абсолютная длина в см										n	M	
			25	30	35	40	45	50	55	60	65	70			
3	♂	I-II	—	1	12	4	—	—	—	—	—	—	17	33,4	
	♂	IV-V	—	2	31	20	—	—	—	—	—	—	53	33,8	
3	♀	I-II	—	3	12	6	—	—	—	—	—	—	21	33,2*	
	♀	IV-V	—	1	47	64	20	6	—	—	—	—	138	36,9	
4	♂	I-II	—	—	7	14	8	2	—	—	—	—	31	38,3	
	♂	IV-V	—	1	47	64	20	6	—	—	—	—	138	37,6	
4	♀	I-II	—	1	8	21	10	—	—	—	—	—	40	37,5	
	♀	IV-V	—	—	—	3	2	3	—	—	—	—	8	42,5	
5	♂	I-II	—	—	—	—	1	3	3	—	—	—	7	42,4	
	♂	IV-V	—	—	1	16	23	8	4	—	—	—	52	42,3	
5	♀	I-II	—	—	—	3	5	2	—	—	—	—	10	42,0	
	♀	IV-V	—	—	—	—	1	3	3	—	—	—	7	48,9	
6	♂	I-II	—	—	—	—	1	5	16	19	8	2	—	51	45,8
	♂	IV-V	—	—	1	5	16	19	8	2	—	—	51	47,3	
6	♀	II	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	4	45,0	
	♂	I-II	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	50,0	
7	♂	IV-V	—	—	—	2	6	9	7	4	—	—	28	48,4	
	♀	II	—	—	—	—	3	1	1	—	—	—	5	45,5	
8	♂	I-II	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	3	52,5	
	♂	IV-V	—	—	—	2	5	5	4	3	—	—	27	51,9	
8	♀	II	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	3	52,5	
	♂	IV-V	—	—	—	6	2	3	9	3	1	24	53,3		
9	♀	II	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	3	49,1	
	Всего	♂ ♀	—	8	119	161	107	66	33	25	7	1	527	—	

* ПРИМЕЧАНИЕ: 1) Материал по росту неполовозрелых самок мы приводим для того, чтобы выяснить, не отстают ли они в росте от остальной массы стерлядей;
2) данные по рыбам старше 9 лет в таблице не приводятся.

длины, четырехгодовалых — 37,6 см. Различие между 3-х и 4-х годовалыми самцами = 3,8 см, между 4-х и 5-ти годовальными = 4,8 см. Минимальные размеры трехгодовалых рыб = 28 см, максимальные = 39 см; отсюда видно, что вандами облавливаются достаточно полно все рыбы в возрасте 3-х и 4-х лет — как быстрорастущие, так и медленнорастущие. В результате этого получается равномерный прирост средних по всем возрастным группам.

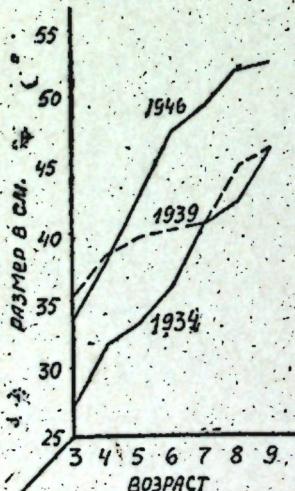
Если взять данные по росту стерляди в дозаморский период (Лукин, 1937), то мы получим иные величины. Средние размеры трехгодовалых = 27,2 см, четырехгодовалых = 31,8 см, пятигодовалых = 33,2 см. Сравнивая наши данные по росту трехгодовалых и четырехгодовалых с данными Лукина за 1934 год, мы видим, что последние годы стерлядь росла быстрее. Полученное различие в росте оказалось большим. Медленный рост стерляди в 1934 году можно объяснить запуском рыболовства в период гражданской войны, обусловившим перенаселение водоема рыбами.

В другой работе Т. О. ВНИОРХ, посвященной росту стерляди на этом же участке (Муратова)¹, устанавливается, что младшие возрастные группы имели значительно лучший рост, чем по данным 1934 г., рыбы же старше 6 лет в этом отношении имели небольшое различие со старым материалом. По наблюдениям Муратовой, средние размеры рыб в возрасте от 3-х до 7 лет очень близки.

По этому вопросу Лукин (1947) пишет: „Обращает на себя внимание значительное расхождение в размерах у трех, четырех, пяти и шестигодовалых рыб в сборах 1934 и 1939 г.г. на нерестилище „Черемша“. Для более старых рыб наблюденные средние размеры стерлядей одного возраста очень близки. Это расхождение в размерах обусловлено следующей причиной: а) в 1939 г. нерестилище облавливалось плавными сетями. Из рыб младших возрастных категорий этим орудием лова берутся только более крупные, отличающиеся хорошим ростом особи. На это указывает тот факт, что среди рыб от 3-х до 7 лет средние размеры очень близки; б) молодые рыбы в 1939 г. росли вообще быстрее, чем в 1934 г. Так, например, в 1934 г. только одна стерлядь из 25 трехгодовалых была крупнее 34 см; в 1939 г. средняя длина для этой группы была равна 35,4 см; в 1934 г. из 50 четырехгодовалых только одна рыба оказалась крупнее 38 см, средняя же длина стерлядей этого возраста в 1939 г. равнялась 38,2 см. Повидимому, на темпе роста стерляди сказалось разрежение стада в результате интенсивного промысла“.

Для сравнения роста стерляди в районе Тетюш привожу чертеж 1.

Не менее важно отметить, что с быстрым ростом стерляди связано более раннее наступление половой зрелости. В нашем материале трехлетние самцы в большей своей массе имели половые продукты в стадии IV, V, VI и участвовали в нересте в период наблюдений. По данным Лукина, в 1934 г., когда стерлядь росла значительно хуже, чем в настоящее время, половозрелые самцы в основной своей массе имели возраст не менее 4-х лет.



Черт. 1. Рост стерляди по наблюдениям за 1934, 1939 и 1946 г.г. в районе Тетюш

¹ По Лукину, 1947.

Из всего сказанного следует, что заморы сильно отразились на запасах стерляди. В реке ее стало меньше, уменьшилась пищевая конкуренция со стороны других рыб. Это создало более благоприятные условия для роста. Стерлядь начала расти значительно быстрее, половой зрелости она стала достигать в более молодом возрасте: у самцов на один год раньше, чем в дозаморский период.

Более раннее наступление половой зрелости является безусловно весьма положительным обстоятельством, способствующим быстрому восстановлению стада производителей, сильно пострадавшему от заморов. Благодаря этому можно рассчитывать, что промысловое значение стерляди восстановится значительно быстрее, чем это имело бы место в том случае, если рост ее и возраст полового созревания остались бы неизменными. Приведенные выше данные являются весьма показательной иллюстрацией приспособительного значения роста рыб, на чем более подробно останавливается Васнецов (1947).

Необходимо обратить особое внимание на охрану молоди стерляди от преждевременного вылова браконьерами с тем, чтобы в ближайшее время основная масса этой молоди достигла бы половой зрелости, приняла участие в размножении и этим пополнила запасы ценнейшей промысловой рыбы р. Волги.

Необходимость мероприятий по охране и воспроизводству запасов осетровых, сильно пострадавших после заморов, приобретает в настоящее время особо важное значение в связи с задачами по увеличению уловов и улучшению их качества, поставленными перед рыбным хозяйством 4-м Сталинским пятилетним планом.

Выводы.

Запасы стерляди, как и других рыб, сильно пострадали от заморов; в реке стерляди стало меньше. В силу разреженности рыбного населения создались новые, более благоприятные условия для ее нагула. Это обусловило более быстрый рост и половое созревание в более молодом возрасте. Для быстрейшего восстановления запасов стерляди необходимо обратить особое внимание на охрану молоди от преждевременного вылова.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аристовская Г. В. — Зимние заморы и донное население реки Волги. Тр. О-ва естеств. при Казан. гос. ун-те, т. 107, в. 1—2, 1945.
2. Васнецов В. В. — Рост рыб как адаптация. Бюллетень Моск. О-ва исп. природы. Отд. Биологии, т. LII, в. 1, 1947.
3. Лукин А. В. — Наблюдения над биологией стерляди на нерестилище „Черемша“ летом 1934 г. Тр. О-ва естеств. при Каз. гос. ун-те, т. 105, в. 1—2, 1937.
4. Лукин А. В. и Ляхов С. М. — Биологический анализ промысловых уловов налима. Тр. О-ва естеств. при Каз. гос. ун-те, т. IV, в. 1—2, 1937.
5. Лукин А. В. и Субботин А. А. — Рыбный промысел на р. Волге (в районе Тетюш) в связи с заморами. Информ. сборн. консульт. бюро ВНИОРХ, 3, 1940.
6. Лукин А. В. — О волжском заморе. Тр. О-ва естеств. при Каз. гос. ун-те, т. LVII, в. 1—2, 1945.
7. Лукин А. В. — Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. Тр. О-ва естеств. при Каз. гос. ун-те, т. LVII, в. 3—4, 1947.
8. Шмидт А. И. — Стерлядь (*Acipenser gueldenstadii* L.). Уч. Зап. Каз. гос. ун-та, VII, 99, кн. 4—5, в. 7—8, 1939.
9. Отчет Тат. отд. ВНИОРХ за 1942 г.
10. Отчет Тат. отд. ВНИОРХ за 1943 г.

В. А. ПОПОВ и Н. Ф. МИРОНОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ЖЕЛТОГОРЛОЙ МЫШИ

(*Apodemus flavicollis* Melch.)

В течение ряда лет сотрудниками Волжско-Камского отделения Всесоюзного научно-исследовательского ин-та пушного промысла, попутно с выполнением основной тематики, собирались материалы по мышевидным грызунам. Особое внимание было уделено сбору данных по желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* Melchior.), как виду, имеющему потенциальные возможности стать объектом весенне-летнего пушного промысла. Плотная мездра, хороший волосяной покров, значительная площадь шкурки (около 72 кв. см) и экспериментальная обработка нескольких десятков шкурок желтогорлых мышей — говорят за полную обоснованность этого положения.

В последние три года лабораторией экологии и систематики наземно- позвоночных животных Биологического ин-та Казанского филиала АН СССР материалы по желтогорлой мыши были значительно пополнены, особенно в части выяснения причинности стационарного распределения животных и уточнения некоторых других вопросов экологии вида.

Все эти данные и послужили материалом для настоящей статьи, появление которой обусловливается не только возможностью заготовки шкурок желтогорлой мыши, как пушного товара, но и большим значением этого вида в лесном хозяйстве Европейской части СССР и особенно в дубравах.

Еще Б. Альтум (1884) указывал на значительные повреждения, приносимые лесными мышами дубовым и буковым лесам. ... В лесничестве Gearchausen этими двумя видами¹ было уничтожено до 50% дубовых посевов*. А. А. Першаков (1934), работавший в нагорных дубравах, отмечал 80—100% уничтожение высаженных желудей. Наши данные по Раифскому лесничеству (окрестности г. Казани) показывают на существенную роль желтогорлой мыши в уничтожении семян липы, дуба, лещины, клена и вяза. Местами выедание семян происходило полностью. Последние работы П. А. Свириденко (1935, 1940₁, 1942₂, 1940₃, 1944, 1945) дают богатый материал, указывающий на серьезное значение мышей, как расхитителей семян и как животных, повреждающих всходы и 1—2-годовалые деревца.

Широко проведенные исследования П. А. Свириденко и Н. П. Наумова (1948) значительно расширили наши знания по причинам, определяющим изменение численности лесных мышей и биологии их размножения. Интересные данные по большому значению мышей в лесном хозяйстве Кавказа мы находим у И. В. Жаркова (1938).

¹ Лесная мышь *Apodemus sylvaticus* L.) и желтогорлая мышь (*A. flavicollis* Melch.).

Исследования перечисленных выше авторов и ряда других (Гузовский, 1909; Филимонов, 1929; Положенцев, 1939; Григоренко, 1940), а также наши материалы, с полной очевидностью показывают на громадное значение мышевидных грызунов в лесном хозяйстве и необходимость детального изучения динамики численности популяции грызунов и особенностей их экологии, как мероприятий, без которых невозможно проводить работы по борьбе с этими видами и правильно строить лесохозяйственные планы.

Изучение лесных грызунов в связи с грандиозными работами по полезащитному лесоразведению приобретает особое значение. Авторы надеются, что настоящая работа сможет помочь в сохранении лесных питомников, посевов и всходов лиственных древесных пород и, главным образом, дуба от мелких лесных грызунов.

С другой стороны, учитывая географические особенности экологии и изменения численности мышевидных грызунов,—что прекрасно показано Н. П. Наумовым (1945) и Н. П. Наумовым и С. С. Фолитарек (1945),—мы должны работать по изучению численности и экологии животных вести в разных географических точках и, больше всего, в разных стационарных условиях. Все это, как думают авторы, делает появление настоящей статьи вполне своевременным.

В полевых работах принимали участие оба автора, текстовое оформление принадлежит В. А. Попову.

Материал. В нашем распоряжении имелись сборы желтогорлых мышей начиная с 1928 г. по 1947 г. включительно. К сожалению, как это видно из таблицы I, некоторые годы представлены очень незначительным количеством материала, что не дает возможности полно характеризовать структуру популяции за эти годы и достаточно четко проследить динамику численности вида.

Таблица I

Годы	Месяцы	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сент.	Окт.	Нояб.	Всего за год	
1928		—	—	1	—	—	—	—	—	1	
1929		—	—	—	—	—	3	—	—	3	
1930		—	—	9	102	95	—	—	—	206	
1931		1	1	—	—	—	—	7	—	9	
1935		—	—	2	2	3	—	—	—	7	
1936		—	2	6	4	9	11	10	40	82	
1937		2	35	29	14	21	5	9	15	130	
1938		8	15	21	16	32	14	22	15	143	
1939		3	14	20	107	56	29	39	23	291	
1940		—	1	11	22	—	—	14	6	54	
1941		1	16	10	2	—	—	20	1	50	
1942		—	—	7	5	2	—	3	—	17	
1943		3	1	9	2	—	7	1	2	25	
1944		—	—	2	—	—	31	—	—	33	
1945		—	—	1	—	—	9	—	—	10	
1946		—	—	16	1	7	—	—	4	28	
1947		1	4	15	8	4	—	—	2	34	
Итого			19	89	159	285	229	109	125	108	1123

Добывались мыши главным образом ловушками „Герой“ (давилками) и с помощью земляных траншей в 15 м длиной, 40—45 см глубиной, при ширине траншеи 25—35 см (В. А. Попов, 1945).

На каждого добывшего зверька заполнялась карточка, куда заносились результаты измерений, вес и состояние половых органов. С 1935 г. проводился более детальный анализ генеративного состояния половых органов, учитывалось наличие зрелых фолликул и желтых тел в яичниках и темных пятен в рогах матки. Брались мазки спермы из эпидидимуса для выяснения сроков наступления половой зрелости. У некоторых экземпляров исследовалось содержимое желудков и собирались эктопаразиты.

С 1934 г., кроме сбора систематического и биологического материала, проводились учетные работы в различных растительных ассоциациях — в основном ловушками „Герой“ и ловчими траншеями. Общее количество учетов, проведенных с 1934 по 1947 г. г. ловушками „Герой“, равно 1178 (24870 сутко-ловушек). Результаты учетов ловчими траншеями — 221 (сутко/траншней) — как показали исследования В. А. Попова (1945), не всегда для желтогорлой мыши дают достоверные данные. Желтогорлые мыши перепрыгивают через траншеи и иногда выбираются из ведер. Зверек быстро бегает по дну ведра, развивая центробежную силу, затем спиральными кругами поднимается по стенкам ведра и выпрыгивает из него. В силу этого обстоятельства, для выяснения численности желтогорлых мышей, мы базировались на данных учета ловушками „Герой“, отказавшись от использования для этой цели данных ловчих траншей. Массовые сборы материала велись в трех точках: Раифское уч. опытное лесничество (26 км на СЗ от г. Казани); пойма р. Камы, район д. Кузькино (20 км на ЮВ от гор. Лаишева); черемшанский лесной массив, район с. Юхмачи (в 80 км на ЮЗ от г. Чистополя).

Распространение. В Западной Европе желтогорлая мышь широко распространена, но встречается сравнительно спорадически (Miller, 1913). В СССР этот вид заселяет Европейскую часть Союза. Северная граница проходит через Ленинградскую, Калининскую и Московскую области. В последней найдена Н. П. Наумовым (in litt.) в 1946 г. Далее граница проходит через Горьковскую область, Мариинскую АССР, Татарскую АССР, север Башкирской АССР, упираясь в Уральский хребет. Восточной границей, видимо, служит Урал, за которым желтогорлая мышь крайне редка. В Башкирском заповеднике Е. М. Снигиревская (1947) относит желтогорлую мышь к чрезвычайно редким видам. С. В. Кириков (1936) нашел желтогорлую мышь у юго-восточной границы широколиственного леса. По западным склонам, в частности в Улу-Телякском районе БАССР, желтогорлая мышь добывалась В. А. Поповым в значительных количествах, доминируя даже в 1940 г. над лесной мышью (*A. silvaticus* L.).

Южная граница крайне извилиста и в своей восточной части идет по правому берегу р. Урал, затем повторяет границы сомкнутых массивов леса и выходит к Волге в районе Сталинграда. Далее граница четко не прослежена. А. И. Аргиропуло (1940) указывает, что желтогорлая мышь „в предгорной полосе северного Кавказа достоверно неизвестна“. Закавказская популяция желтогорлой мыши, видимо, является изолированной, в связи с этим понятны те существенные отличия желтогорлых мышей Кавказа от других подвидов, что отмечались рядом авторов (С. С. Туров, 1928; П. А. Свириденко, 1936; И. В. Жарков, 1938).

В Приазовье, Крыму и Ю. Украине желтогорлая мышь обыкновенна. Анализируя ареал желтогорлой мыши, можно согласиться с А. А. Першаковым (1939), что „ареал этого вида совпадает с ареалом

дуба", со следующей поправкой: — дубрав, где четко выражены спутники дуба, имеющие почти синхронные с ним границы, как лещина и вяз.

Татарская АССР почти целиком входит в ареал желтогорлой мыши и только в районе Агрзы, в северо-восточных участках ТАССР, мы ее не обнаружили. Около гор. Ижевска, несмотря на большой объем работ, З. Строкина желтогорлой мыши не нашла.

Распространение желтогорлой мыши в ТАССР теснейшим образом связано с распространением широколиственных лесов, где в той или иной степени примешивается дуб, орешник, липа, вяз, клен. В больших количествах мы ловили желтогорлых мышей по нагорным дубравам волжского правобережья и зарослям орешника. Часто встречается желтогорлая мышь в широколиственных лесах Закамья и пойменных дубравах нижнего течения Камы; но уже выше Чистополя редка, а в районе Мензелинска нами не добывалась ни разу.



Типичное местообитание желтогорлой мыши. Фото В. А. Попова.

На северо-западе ТАССР многочислена в Раифском лесничестве, но в Марийской АССР уже сравнительно редка.

Более детальные данные по стациональному распространению желтогорлой мыши на территории ТАССР дают результаты учетных работ, сведенные нами в приводимой ниже таблице 2.

Необходимо отметить, что с методической точки зрения объединение данных учетов за ряд лет не совсем правильно, поскольку в годы высокой численности желтогорлых мышей замечается расширение количества стаций занятых мышами, что, например, прекрасно иллюстрируется данными учетов в Раифском лесничестве.

В годы высокой численности — в 1943 г. — желтогорлая мышь встречена нами в 9 растительных группировках, тогда как в небла-

гоприятный 1946 год мы видим резкое уменьшение стаций, заселенных желтогорлыми мышами, и сохранение ее только в "стациях переживания", каковыми будут служить перестойные липово-дубовые, липово-евловые леса и березняки. Чем привлекают желтогорлую мышь березняки — для нас остается не совсем понятным. Вероятно опадающие в больших количествах семена используются желтогорлой мышью в качестве корма.

Рассматривая с этой поправкой сводную таблицу 2, мы все же можем сделать вполне определенный вывод, что желтогорлая мышь придерживается липово-дубовых ассоциаций и наиболее многочисленна в нагорных дубравах правобережья Волги, где и приносит существенный вред, уничтожая жеруди и всходы дуба. В этих участках нередко можно на 100 с/ловушек добывать до 15—20 штук мышей даже при учетных работах. Если же ставить ловушки выборочно у прикорневых дупел дубов, вязов и лип, то количество пойманных зверьков может быть увеличено до 30—35 штук.

Таблица 2

	Кол-во пойманных желтогорл. мышей на 100 сутков/ловушек	В годы высокой числ.	В годы депрессии числ.
1	2	3	
Насаждения с господством липы спелые и перестойные.			
Липовые леса	2,4	—	0,1
Липово-дубовые	2,9 (5,2)	—	1,1
Липово-евловые	2,8	—	0,5
Молодняки.			
Липовые	0,6	—	—
Липовые с примесью дуба, орешника, клена, вяза, березы и др	1,9	—	0,2
Насаждения с господством дуба.			
Нагорные дубравы (спелые)	12,3	—	1,0
Смешанные дубово-липовые пойменные леса	2,1	—	0,2
Дубовые гривы	0,9	—	—
Насаждения с господством березы.			
Спелые и перестойные	—	0,2	0,5
Молодняки	—	—	0,1
Насаждения с господством осины.			
Заросли лещины с примесью осины, липы и дуба (правый берег Волги)	5,2	—	0,8
Смешанные лиственные леса (осина, липа, вяз, клен, дуб, береза) — спелые	1,7	—	0,6
Насаждения с господством сосны.			
Спелые и перестойные	—	—	0,1
Молодняки	—	—	—
Насаждения с господством ели.			
Спелые и перестойные	—	—	0,1
Молодняки	—	—	—

Размножение. Изучение деталей размножения для грызунов, подверженных значительным изменениям численности, представляет исключительный интерес как с точки зрения понимания причинности флюктуаций численности, так и с точки зрения выяснения норм реакции популяции того или иного вида на те или иные воздействия внешней среды.

Работая в этом направлении длительный период времени, мы подметили некоторые закономерности между генеративным процессом и устойчивостью численности популяции у мышевидных грызунов. Последнее заставляет нас подробнее остановиться на размножении желтогорлых мышей и попытаться выявить показатели, наиболее простые и достаточно четко характеризующие ход размножения за тот или иной изучаемый сезон.

Интенсивность размножения, — как прекрасно установлено рабочими С. А. Северцева, С. П. Наумова, П. А. Свириденко, Ю. М. Ралль, Н. И. Калабухова и ряда других, — зависит от основных показателей генеративного процесса, как-то: сроков наступления половой зрелости, количества генераций за сезон размножения, величины выводка, процента размножающихся самок, продолжительности жизни зверьков, полового соотношения и, как мы думаем, главным образом от степени благоприятности факторов среды. Все эти показатели нередко взаимно связаны и находятся в коадаптационных взаимоотношениях. Наша задача — выделить наиболее действенные показатели, получение которых может быть проведено без больших полевых работ и сложных исследований, что дает в руки производственных работников критерии для самостоятельного изучения состояния численности популяции.

I. Наступление половой зрелости. По данным Н. П. Наумова (1940), в тульских засеках половая зрелость у самцов желтогорлой мыши наступает при размере семенников в 7,0 мм. Для самок Наумов отмечает значительное несовпадение цифр за 1938 и 1939 годы, которое показывает на исключительно сильную задержку в наступлении половой зрелости зверьков в сухой, малокормный 1938 год (см. табл. 3).

Таблица 3

Весовые группы в гр.	1938 г.		1939 г.	
	исследо- ван. экз.	% размножав- шихся самок	исследо- ван. экз.	% размножав- шихся самок
16,1—22,0	33	—	2	—
22,1—28,0	79	—	6	66,7
28,1—34,0	75	6,7	2	100,0
34,1—40,0	52	3,8	5	100,0
40,1—46,0	26	30,7	1	100,0
46,1—52,0	14	50,0	6	100,0
52,1—58,0	3	100,0	—	—

Наши данные показывают, что зрелые сперматозоиды удается обнаружить только при длине семенников в 10—13 мм, что падает на животных с размером тела в 100—110 мм и весом 30—38 г. Имеющееся расхождение с данными Н. П. Наумова мы склонны объяснить разными экологическими условиями. С другой стороны, вполне возможно, что начало активного сперматогенеза падает на размеры семенников в 7 мм. В виварных условиях мы наблюдали

ухаживание молодых самцов за самками, однако забитый самец с семенниками в 9 мм не имел зрелых сперматозоидов в эпидидимусе.

Считаем также необходимым отметить четкую реакцию половых органов самцов на неблагоприятные условия среды. Так, в 1939 г. при похолодании мы отлавливали в сезон размножения самцов весом более 50 г с семенниками в 5—9 мм без зрелых сперматозоидов.

У самок половая зрелость наступает при весе тела в 28—30 г, что согласуется с данными Наумова, однако и здесь мы имеем довольно сильные отклонения, показывающие на более позднее наступление половой зрелости в неблагоприятных экологических условиях. Таким образом, мы можем говорить, что при условиях, приближающихся к оптимальным, половая зрелость у желтогорлых мышей наступает: у самцов при весе около 30—34 г и семенниках, превышающих 10 мм, для самок при весе в 28 г. Отклонение от этих показателей, видимо, будет говорить за изменение "норм" воздействия факторов среды.

Учитывая темпы роста желтогорлой мыши, мы можем предположить, что половая зрелость наступает в возрасте около 2,5 месяцев.

2. Количество молодых в выводке. Как показали наши исследования и исследования ряда других авторов, величина выводка у грызунов подвержена сильным изменениям. Мы ловили желтогорлых мышей, имеющих всего один эмбрион и в этих же условиях отлавливали зверьков с 7—8 эмбрионами. Максимальное количество эмбрионов, найденное у желтогорлых мышей Татарской АССР, равно 9, минимальное — 1.

Причины, объясняющие такой большой диапазон, мы можем искать в трех направлениях: в изменении величины выводка в разные сезоны вегетационного периода, в разновозрастности самок и, наконец, величина выводка в очень большой степени зависит от факторов среды.

В таблице № 4 нами объединены данные по величине выводка по месяцам, отдельно по эмбрионам и темным пятнам в матке. Апрель дает как по эмбрионам, так и темным пятнам небольшую величину выводка, равную 5,0. В мае среднее количество эмбрионов и темных пятен резко возрастает и достигает своего максимума — 6,9. Вероятно, самки, еще не успевшие оправиться после тяжелой зимы и находящиеся в неблагоприятных погодных и резких условиях в связи со слабым еще развитием травяного покрова, имеют подавленное размножение. Д. И. Асписов (1940) отмечает для зайца беляка наименьшую величину выводка в апреле и объясняет это недостатком зеленого витаминозного корма, что также может иметь место и для желтогорлой мыши.

Таблица 4

	К-во ис- следов. самок	Месяцы									Среднее по всему матери- алу
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI		
Среднее кол-во эмбрионов на одну беременную самку	59	5,0	6,9	6,0	5,5	5,8	5,5	—	—	—	5,9
Среднее кол-во темных пятен на одну размножавшуюся самку	65	5,0	6,9	6,3	5,5	4,8	5,5	4,7	5,0	—	5,7
Кол-во самок с резорбирующими эмбрионами (отстающих в росте в рассасывающихся	48	1	—	—	—	1	2	—	—	—	—

В июне, июле величина выводка несколько снижается, что мы объясняем включением в размножение молодых самок и снижением импульса размножения у взрослых, уже потерявших много энергии при первой беременности. Подтверждение последнего положения мы видим в уменьшении количества темных птенов во второй генерации у половины исследованных самок. Если принять у них количество темных птенов первой генерации за 100%, то эта величина снижается до 66,7%. У 30% исследованных самок количество темных птенов в первой и второй генерациях равно, а у 20% самок количество темных птенов даже выше, чем в первой генерации примерно на 45%. Снижение количества эмбрионов и темных птенов в конце размножения вполне понятно. Встречи резорбирующихся эмбрионов в начале и конце сезона размножения также вполне закономерны и говорят за неблагоприятное воздействие среды в эти периоды, что и вызывает рассасывание части эмбрионов. Общее количество самок с резорбирующими эмбрионами сравнительно велико — 4 самки, что составляет 8,3% от количества исследованных самок с эмбрионами.

Изменения в количестве молодых в выводке по различным месяцам сравнительно невелики и могут только частично объяснить тот большой диапазон в количестве эмбрионов у желтогорлых мышей, о котором мы говорили выше. Изменения количества эмбрионов и темных птенов в различных возрастных группах, вернее — весовых, приведенные нами в таблице № 5, показывают возрастание величины выводка в связи с увеличением веса самки. Последнее отмечено для целого ряда видов грызунов Наумовым, Ралль, Свириденко, Калабуховым и др. Мы считаем нужным только оттенить значительно меньший выводок у молодых зверьков, имеющих вес 25—30 г, что, несомненно, является основной причиной снижения среднего выводка в июле, когда молодежь приступает к размножению.

Вторым интересным моментом будет снижение количества эмбрионов у самок выше 50 г и отсутствие эмбрионов у групп самок с весом 55—60 г. Здесь, вероятно, имеет место определенная пауза в размножении, что В. А. Поповым (1948) было отмечено для полевой мыши (*A. agrarius*), когда за двумя идущими одна за другой генерациями наступает период покоя. Недостаток материала не позволяет нам проверить это положение для желтогорлой мыши; однако мы считаем необходимым обратить внимание на резкое падение процента самок, имеющих две генерации в возрастных (весовых) группах от 45 до 55 г (см. таблицу 5), с последующим возрастанием этой величины у более крупных зверей. Создается такое впечатление, что наиболее плодовиты две возрастные группы — самки, имеющие вес в 35—40 г — когда только и начинают встречаться животные со следами второй генерации, — и самки, имеющие вес в 55—60 г. У промежуточных возрастных групп "напряженность" размножения значительно снижается.

Таблица 5

Возрастные группы	25,0—30,1	30,1—35,0	35,1—40,0	40,1—45,0	45,1—50,0	50,1—55,0	55,1—60,0	Выше 60 г
	30,0	35,0	40,0	45,0	50,0	55,0	60,0	60 г
Среднее кол-во эмбрионов на беременную самку	4,7	5,9	5,6	5,5	5,6	5,0	—	7,0
Среднее кол-во темных птенов на самку	4,3	5,8	5,9	5,9	5,9	5,8	5,8	6,3
% самок, имеющих две генерации	—	—	35,7	28,5	8,7	7,1	40,2	33,3

Переходим к рассмотрению средней величины выводка за отдельные годы в различных географических точках (табл. 6).

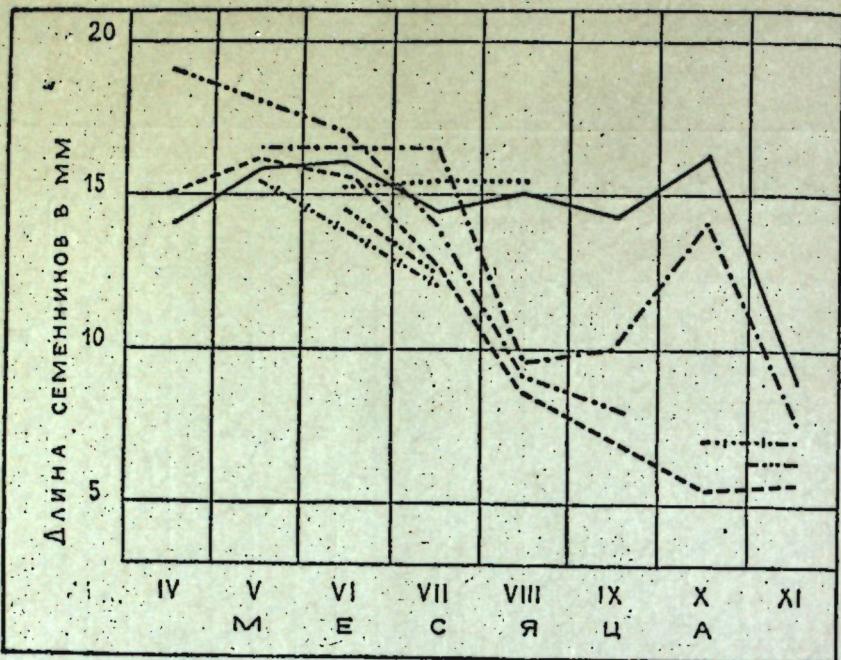
Таблица 6

Время сбора материала	Место сбора материала	Ср. величина выводка по эмбрионам и темным птенцам	Количество эмбрионов или темных птенцов в матке									Количество данных
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1930, VII и VIII м.	Черемшанский лес, Юхмачи	6,0	—	—	1	—	8	8	5	1	1	16
			4,3	—	—	4	2	—	—	—	—	8
			6,8	—	—	—	3	2	8	4	1	18
			6,3	—	—	—	3	5	1	1	1	11
			6,0	—	—	1	1	7	6	3	3	22
			5,1	—	2	2	5	10	9	2	2	32
			7,3	—	—	—	—	1	2	3	—	6
			5,8	—	—	3	7	10	2	20	1	44
			5,6	—	—	1	—	4	—	1	1	7
			6,3	1	—	—	2	5	4	4	1	16
1938, IV—XI	Пойма Камы, Кузькино	5,0	—	—	—	—	4	—	—	—	—	4
			5,9	1	2	8	17	53	38	46	20	5
1941, X м.	Райфское лес-во	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			5,9	1	2	8	17	53	38	46	20	5
1943, V, VI, IX	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			5,9	1	2	8	17	53	38	46	20	5
1946, VII, VIII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			5,9	1	2	8	17	53	38	46	20	5

Средняя величина выводка у желтогорлых мышей, на основании 190 вскрытых размножавшихся самок, равна 5,9, что вполне согласуется с имеющимися литературными данными; в силу этого мы считаем необходимым остановиться лишь на значительных колебаниях в средней величине выводка за разные годы и в разных географических точках.

Наиболее интересен материал из Черемшанского леса, где отлов производился в течение пяти лет: 1936 год, год, которому предшествовала малоснежная морозная зима; год бедный кормами для желтогорлой мыши, дает наименьший средний выводок — равный 4,3. Следует отметить, что и средний вес самцов — довольно хороший показатель состояния популяции — в этом году достигает всего 43 г, тогда как в 1937 г. он поднимается до 57,3 г (см. график 1). Средний выводок в 1937 г. также растет и достигает 6,8 шт. на самку. Таким образом, мы видим, что 1937 г. является вполне благоприятным для желтогорлой мыши как с точки зрения прироста живого веса, так и роста стада.

Изучение 1937 г. показывает, что оптимальные условия создавались, в основном, двумя группами факторов: а) значительным урожаем желудей и плодов лещины, наряду с довольно обильным плодоношением липы, клена и вяза, — т. е. обеспеченностью зверей высококачественными кормами; б) благоприятными погодными условиями — теплым апрелем, обильным осадками маев, когда выпало около 90 мм осадков (250% от многолетней нормы). Майские осадки благоприятствовали плодоношению древесных кормов и, совместно с высокими температурами, определили бурное развитие травянистой растительности. Сухая, теплая осень с обильными кормами обеспечила



Черт. 1. Средняя длина семенников у взрослых желтогорлых мышей по месяцам за разные годы: 1936 —, 1939 —, 1940 ···, 1941 ····, 1943 ·····, 1945 ····, 1946 ·····.

высокий прирост поголовья. Следует отметить, что в 1937 г. мы добывали экземпляры с рекордным весом в 80 г.

В 1938 г., несмотря на некоторое снижение среднего выводка до 6,3, мы видим, что импульс, полученный в 1937 г., продолжает действовать, и идет дальнейшее увеличение численности поголовья желтогорлых мышей.

Такую же картину мы видим и в 1939 г.

Заканчивая этот раздел, нам хочется отметить, что средняя величина выводка не является общей для всей территории ТАССР, а значительно изменяется для разных точек. Так, например, в 1938 г. в Черемшанском лесу средний выводок был равен 6,3, а в этом же году в пойме Камы он едва достигал 5,1. Таким образом, в пределах одного года, но в разных экологических условиях мы имеем значительные отклонения в величине выводка. Последнее нередко определяет и численность популяции, показывая, что изменение ее нередко идет совершенно изолированно в отдельных биотопах, несмотря на географическую близость их местоположений, что, например, мы имеем в настоящем случае. Черемшанский лес расположен от поймы Камы всего в 70 километрах, но динамика численности желтогорлых мышей в этих двух точках различна и определяется, видимо, разными факторами. Более того, на территории Черемшанского лесного массива, но в двух разных биотопах — пойменном лесу и на материковой террасе — намечается также некоторая разница в „напряженности“ размножения и средней величине выводка. Так, например, в 1939 г. в пойменном липово-дубовом лесу средняя величина выводка была равна 6,7, а в одном километре — на горе в той же растительной ассоциации — эта величина выражалась цифрой 5,2. На такое снижение выводка, видимо, повлияла засушливая первая половина лета, что, конечно, неизмеримо сильнее сказалось

на более возвышенных местах, чем в долине реки. С другой стороны, плодоношение древесных пород в этом году было более обильное в пойме, чем на второй террасе.

Таким образом, изучая изменение численности того или другого вида, необходимо очень тщательно избирать точки для исследований и проводить учетные работы возможно шире, с охватом всех основных биотопов, фиксируя экологические предпосылки, могущие влиять на изменение численности вида. В свете этого положения географические особенности экологии, показанные исследованиями Н. П. Наумова (1945) и Н. П. Наумова и С. С. Фолитарека (1945), приобретают новый оттенок и должны быть рассматриваемы с позиций особенностей стационарной экологии. Последнее четко вырисовывается для мелких форм млекопитающих, ведущих приземный образ жизни, где особенности микроклимата бывают настолько велики, что одни в состоянии изменить численность популяции. Это изменение в разных биотопах будет носить совершенно разный характер при одинаковых внешних воздействиях. Например, повышенная влажность в боровых ассоциациях благоприятна и ведет к увеличению злакового травостоя, имеющего существенное значение в жизни мелких млекопитающих. Излишняя влажность в липовых лесах с мощным травяным покровом из папоротника и борца (*Aconitum excelsum Rchb.*) и других растений сказывается отрицательно для ряда форм мелких млекопитающих.

Максимальная средняя величина выводка отмечена в 1941 г. в пойме Камы и равна 7,3 молодых на одну размножавшуюся самку. Таким образом, изменчивость среднего выводка у желтогорлой мыши колеблется от 4,3 до 7,3 и зависит, как мы уже говорили выше, от экологических факторов, среди которых ведущее место занимают корма и метеорологические условия.

До сего времени в экологических работах, посвященных мелким млекопитающим, при изучении их размножения обычно оперируют только с данными, относящимися к самкам (количество эмбрионов, темных пятер и желтых тел, изучение влагалищных мазков и состояния молочных желез).

Мы попытались привлечь к решению вопроса о ходе размножения у желтогорлых мышей данные по размерам семенников (чертеж 1).

Как видно из чертежа, апрель, май, июнь и июль дают близкие размеры семенников, продуцирующих зрелые сперматозоиды. Таким образом в эти четыре месяца и происходит спаривание, и их мы можем считать сезоном активного размножения. В августе, как правило, наблюдается падение размеров семенников, синхронно идущее для четырех лет (1939, 1941, 1943, 1946 г.г.). Это снижение идет и далее — в сентябре и октябре, когда мы имеем наименьшие размеры семенников. Однако в 1936, 1940 гг. эта закономерность нарушается новым подъемом размеров семенников в октябре. Последнее мы склонны объяснить попытками к осеннему размножению, что, видимо, при благоприятных погодных условиях имеет место. Действительно, в 1936 и 1940 г.г. мы отлавливали беременных самок в сентябре, тогда как обычно последние встречи самок с эмбрионами падают на начало июня (см. табл. 10).

Таким образом, анализируя изменение размеров семенников по месяцам за разные годы, мы можем наметить два типа кривых. Первый характеризуется максимумом в мае и июне с последующим довольно плавным снижением размеров семенников к октябрю. В эти годы размножение у желтогорлых мышей заканчивается примерно в июне. Второй тип объединяет годы, когда размеры семенников остаются на высоком уровне более длительный период времени,

и замечается осенне увеличение семянников, когда они достигают максимальных размеров, свойственных маю и июню.

В эти годы, падающие, по нашим наблюдениям, на периоды депрессий численности желтогорлых мышей, на годы засух и плохой обеспеченности животных кормами, весеннее размножение носит "подавленный" характер и как бы сдвигается на осень — как, например, было в 1936 г.

Суммируя изложенное выше, мы вправе даже на нашем, сравнительно небольшом, материале сделать вывод, что данные по размножению семянников могут значительно уточнить некоторые вопросы экологии размножения мышевидных грызунов и должны приниматься во внимание в подобного рода работах.

Половое соотношение

Вопрос о соотношении полов у различных видов диких животных и факторах, определяющих это явление, несмотря на громадное практическое и теоретическое значение его, до настоящего момента не может считаться решенным даже в самых общих чертах. В силу этого, накопление фактического материала и попыток в выяснении причинностей в изменениях половых соотношений у млекопитающих является неотложной задачей современных исследований.

Не имея возможности останавливаться на обширной литературе, посвященной этому вопросу, мы считаем себя обязанными, имея в своем распоряжении довольно большой материал, остановиться на трех ошибках, к сожалению часто встречающихся в наших работах и затрудняющих использование литературных материалов для сравнений и обобщений.

1. Нельзя производить сравнение полового состава проб из популяции при условии разнородности способов добычи материала. Нами в Черемшанском лесном массиве на юге Татарской АССР, в одной и той же растительной ассоциации, в одни и те же сроки, производился отлов желтогорлых мышей двумя способами: обычными ловушками "Герой" (дэвилками) и путем закладки ловчих траншей. Результаты этих отловов приведены в таблице.

Таблица 7

Способы отлова	Кол-во добытых	Из них в процентах			
		взрослых		молодых	
		самок	самцов	самок	самцов
Дэвилками	213	33,7	38,5	15,5	12,2
Траншеями	51	5,9	35,3	37,2	21,6

Как видно из таблицы, для некоторых возрастных и половых групп мы получили совершенно различные цифры. Взрослые самцы, как более активные и имеющие больший район суточной деятельности, чаще попадаются в траншее, чем взрослые самки. Для молодых мы видим обратную картину. Видимо, самки в поисках места для своего стационарного поселения активнее молодых самцов, у которых расселение идет медленнее.

Таким образом наши данные с полной очевидностью говорят за недопустимость объединения материалов, добытых разными способами.

2. Половое соотношение в разные сезоны года довольно закономерно изменяется, и эти изменения необходимо строго учитывать

при изучении полового состава популяции, иначе неизбежны серьезные ошибки.

Апрель и май, как это можно видеть из таблицы 8, дают довольно значительное превалирование самок, что, по нашим наблюдениям, может быть объяснено усиленным кормлением самок в период беременности и лактации. Подтверждение этому мы видим в наиболее высоком среднем весе содержимого желудков у самок по сравнению с самцами. У первых эта величина достигает 23,1% от веса тела, тогда как у самцов она не превышает 17,3%.

Таблица 8

Результаты отлова дэвилками. Сводные данные по Черемшанскому лесу за 1936—39 гг.

	Процент самцов в популяции							
	Апр.	Май	Июнь	Июль	Авг.	Сент.	Окт.	Ноябрь
Взрослые	40	38	68	65	80	46	45	53
			39		67		50	
Молодые	—	50	37	41	33	—	—	—

Доминирование самцов в наших данных в июне, июле и августе мы склонны объяснить затуханием сезона спаривания. Как видно из таблицы 10, последние встречи беременных самок падают на июнь, и только в некоторые годы мы отлавливали беременных самок позднее, тогда как сперматогенез охватывает более длительное время (см. чертеж 1). Видимо, самцы в поисках самок делают большие переходы и чаще попадаются в ловушки. Осенью половое соотношение приближается к единице. Половая активность подавлена, и животные передвигаются одинаково, руководствуясь только одним фактором — фактором пищи. Это время и является наиболее благоприятным для выяснения полового соотношения в популяции большинства наших мелких млекопитающих. Последнее тем более справедливо, что к октябрю в популяции мышевидных грызунов зверьков перезимовавших, как правило, уже не остается, и мы имеем "очищенное" стадо — приплод этого года, где легче подметить влияние экологических факторов на формирование популяции и, в частности, на половое соотношение.

3. При изучении полового состава следует учитывать стационарные особенности распределения животных разного пола, периоды расселения и время стационарного обитания, особенности экологии самцов и самок, не говоря уже о том, что половое соотношение должно устанавливаться отдельно для трех возрастных групп: 1) последней стадии эмбрионального развития и постэмбрионального периода до прозревания; 2) для самостоятельных молодых, но еще не приступивших к размножению, когда фактор половой активности еще не изменяет суточного района деятельности самцов и самок и 3) для взрослых зверей.

Учитывая все изложенное выше, мы приводим сводную таблицу 9 по половому соотношению для желтогорлых мышей по всему материалу и отдельно для трех географических точек, где, в свою очередь, выделяем половое соотношение за осенний период. Недостаточность материала за отдельные годы не позволяет нам останавливаться на разборе таблицы. Хочется только отметить, что в годы депрессий численности желтогорлых мышей и в годы максимума

мальной численности, количество самцов в пробе обычно выше 50%.

Таблица 9

Годы	К-во материала	По всему материалу	Процент самцов в популяции					
			Юхмачи		Пойма Камы		Ранфа	
			Все данные	Данные за осень X, XI	Все данные	Данные за осень X, XI	Все данные	
по данным отлова давилками								
1929	3	67	—	—	—	—	—	—
1930	136	51	39,5	—	—	—	—	—
1931	9	56	—	—	—	—	—	—
1935	2	50	50,0	—	—	—	—	—
1936	80	59	70,2	64,7	—	—	—	—
1937	104	42	46,2	42,8	57,1	—	—	—
1938	134	54	55,5	44,1	54,1	60,0	—	—
1939	191	48	46,1	31,2	57,1	—	51,6	—
1940	51	59	64,7	81,8	75,0	73,6	—	—
1941	37	54	20,0	—	40,9	47,8	53,3	—
1942	17	47	—	—	47,0	33,3	—	—
1943	25	40	—	—	—	—	40,0	—
1944	11	59	—	—	—	—	53,3	—
1945	3	67	—	—	—	—	67,0	—
1946	13	48	—	—	—	—	30,7	—
1947	17	59	—	—	—	—	58,8	—
Итого	830	53,7	49,0	52,9	55,2	53,6	50,6	—

Возрастной состав популяции.

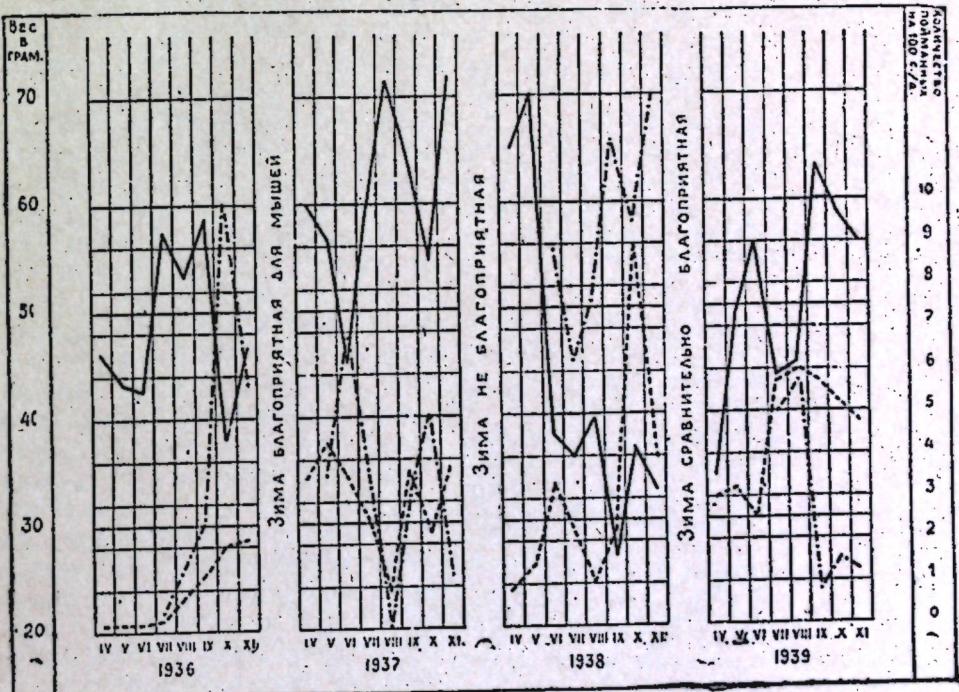
В ряде работ Н. П. Наумов (1936, 1940), Ю. М. Ралль (1939), позднее М. М. Слепцов (1937), Н. В. Тупикова (1947) и ряд других авторов указывают на необходимость определения структуры возрастного состава и используют этот фактор для расшифровки некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов. Основным критерием для определения возраста принят вес. Авторы разбивают свой материал на весовые группы с классовым промежутком в 1, 2, 4, 5 гр, в зависимости от размера грызуна и количества материала. Классам придается условное возрастное значение, а когда приводятся виварные наблюдения за темпом роста, то и выясняются абсолютные данные о возрасте. Затем производят сравнение структуры возрастного состава по месяцам и за разные годы.

Учитывая, что возрастной состав популяции является прекрасным показателем ее состояния, что показано нами для ряда видов (Н. П. Григорьев, В. А. Попов, 1940; В. А. Попов, 1941, 1947), мы к вопросу определения возраста у грызунов отнеслись крайне внимательно и считаем, что пользоваться весом для определения возраста и особенно для материала, собранного за разные годы, надо весьма осторожно.

На чертеже 2 приведены данные по среднему весу самцов по месяцам за четыре года по сборам в Черемшанском лесу. 1936 г., как мы уже говорили выше, — год неблагоприятный для желтогорлой мыши. Действительно, в этом году мы видим, что весенне-

размножение подавлено неблагоприятными экологическими условиями, прирост стада происходит в основном в осенние месяцы. Средний вес взрослых самцов в апреле и мае едва достигает 43 гр, тогда как за это же время, но в 1947 г. средний вес самцов равен 55,9. При использовании весовых критериев для определения возраста самцов для 1936 и 1937 гг. мы получили бы весьма существенную ошибку. Необходимо, видимо, учитывать упитанность зверей, которая, как показывают наши материалы, крайне сильно изменяется в зависимости от экологических условий. При неблагоприятных воздействиях среди происходит резкое снижение прироста живого веса, а иногда даже и падение веса, как это было в 1936 г. Такую картину мы наблюдали и для лесной мыши. Вероятно, для большинства грызунов степотопного типа питания такая задержка в увеличении веса будет иметь место. Для группы полевок изменение веса под влиянием изменений экологической обстановки чувствуется значительно слабее. Несомненно правильней для рода *Apodemus* определять возраст, пользуясь степенью стирания зубных поверхностей и некоторыми соотношениями между промерами черепа, чему мы посвящаем самостоятельную работу.

Приведенный выше чертеж 1 мы считаем целесообразным применить для выяснения некоторых вопросов, связанных с размноже-



Черт. 2. Средний вес самцов *A. slavicollis*, процент молодых в популяции и количество пойманных на 100 сутко-давилок по месяцам за 4 года

(ТАССР, Юхмачи, Черемшанский лес)

нием зверей, используя не абсолютные данные, а ход изменения среднего веса. Падение в весе, видимо, может определяться тремя моментами — включением в популяцию молодых, задержкой в приросте у условно взрослых зверей от неблагоприятных воздействий среди и, наконец, гибелю, естественным отходом старых зверьков. Рассматривая с этих позиций ход кривых, мы можем сделать следующие выводы. В 1936 г. весенне размножение отсутствует. Молодые включаются в популяцию только в августе. Правда, одиночные встречи молодых приходятся на июль (см. таблицу 10), но их так мало, что

Годы	Встречи берен. мен. самок	Встречи молодых	% молодых в популяции			Интервал от первой встречи бер. самки до первой встречи молодых	% самцов в популяции	Средний вес самцов
			1936	1937	1938			
1936	17/VIII	27/VIII	10 дн.	18/VII	XI, X	48	4,5	1,0
1937	9/X	5/XI	26	30/X	VI	28	7,0	2,6
1938	5/XI	8/XI	33	4/XI	VII	—	6,7	1,5
1939	27/XI	8/XI	41	29/X	VI	32	18	6,0

изменять ход кривой они не могут. Массовые встречи молодых приходятся на осень, что вполне согласуется и с ростом численности популяции желтогорлой мыши, о чем дает представление кривая, показывающая количество пойманных животных на 100 сутковушек.

Зима 1936/37 г. была благоприятной для желтогорлой мыши, несмотря на ее малоснежность и сравнительную суровость, что подтверждает наше мнение, что климатические факторы для желтогорлой мыши не имеют того решающего значения, как это неоднократно отмечалось для группы полевок (Б. С. Виноградов, 1934; Н. П. Наумов, 1940; Калабухов, 1947 и др.). Видимо, хорошая обеспеченность кормами, обильными в этом году, и высокая их доступность определили благоприятную зимовку мышей и значительный прирост в весе за зимний период. Средний вес самцов осенью был около 47 гр, тогда как ранней весной он достиг 60 гр. Количество пойманных зверьков на 100 сутковушек также возросло. К размножению зверьки приступили в апреле (см. табл. 10) и в июне молодые занимают в популяции уже более 50%. Значительное увеличение среднего веса самцов в июле и августе, наряду с падением численности зверей, видимо, может быть объяснено двумя факторами: гибелью молодых и интенсивным ростом оставшихся животных. Однако нашупать причины, могущие вызвать гибель зверьков, пользуясь метеорологическими данными, относящимися к станции, отстоящей от Черемшанского леса более, чем на 50 километров и расположенной в совершенно отличных условиях, мы не могли. Вообще необходимо отметить, что ведущиеся метеорологические наблюдения не дают нужных материалов, необходимых для объяснения причин флюктуации численности лесных мы-

швидных грызунов, поскольку наблюдения производятся, как правило, в открытых местах и на высоте около двух метров. При таком положении климат приземистого слоя воздуха, имеющий массу особенностей, как бы выпадает из сферы деятельности метеорологических станций.

Падение кривой веса самцов в октябре, наряду с увеличением молодых в популяции, с несомненностью показывает на наличие в 1937 г. второй генерации, что, к сожалению, не подтверждается данными таблицы 10, откуда видно, что наиболее поздняя встреча беременных самок приходится на 5/VI. Последнее мы можем объяснить только недостаточностью материала или же крайне скрытым образом жизни беременных самок во второй половине лета, обеспечивающей, как правило, зверьков пищей в непосредственной близости от норы.

1938 год характеризуется также двумя генерациями и резким снижением численности взрослых, перезимовавших зверей, которые к осени совершенно перестали встречаться. Произошло как бы полное обновление популяции. Эти данные позволяют предположить, что продолжительность жизни желтогорлых мышей — более двух лет.

В 1939 году весеннее размножение охватило очень незначительное количество зверьков. Молодые начинают встречаться только в июле, если не считать единственную встречу молодого зверька в конце мая. Рост численности желтогорлых мышей падает на июль и август и имеет одновременную кривую, что позволяет нам думать об однократном размножении доминирующего количества самок.

Таким образом, изучение структуры возрастного состава даже таким примитивным методом, которым пользовались мы, может дать ряд важных данных для изучения экологии желтогорлой мыши.

Питание

Работы П. А. Свириденко (1940; 1944) по изучению питания желтогорлой мыши и исследование Н. П. Наумова (1940) позволяют нам не останавливаться на разборе питания желтогорлой мыши и ограничиться лишь приведением фактического материала, имеющегося в нашем распоряжении.

Нами просмотрено 105 желудков, собранных в июле — августе в основном в двух точках — в Черемшанском лесу и нагорных дубравах правобережья Волги.

Таблица 11

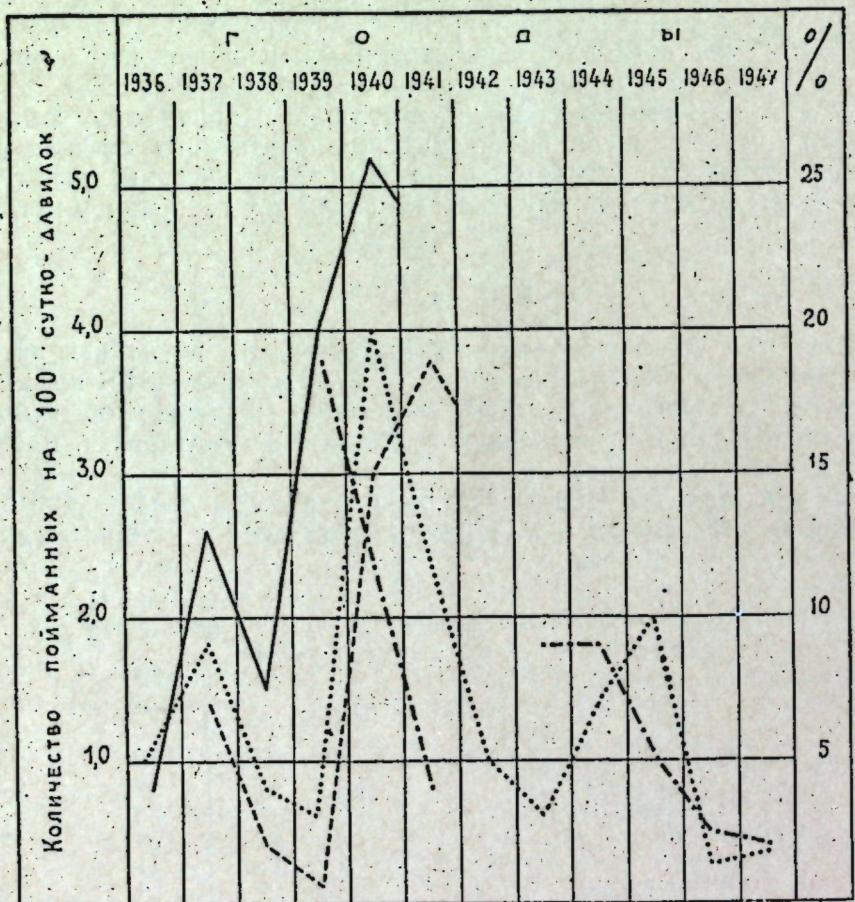
	К-во встреч	%
Растительная пища	90	86
Зеленая масса	18	17
Коричневая масса	59	56
Жолуди	40	38
Орехи	12	11
Семена липы	4	4
Грибы	2	2
Животная пища	4	4
Слизень (<i>Arion</i>)	2	2
Насекомые	1	1
Обрывки мяса	1	1
Пустые желудки	13	12,7

В этом материале (см. табл. 11) 86 % занимает растительная пища, где доминирует коричневая масса, представляющая корневища травянистых и древесных растений, кору и, вероятно, оболочки семян. Большое место занимают жолуди, семена лещины и липы. Животные корма встречены всего в 4 желудках и представлены слизнем (*Aigion*), обрывками мяса и остатками насекомого.

Обращает внимание значительное количество пустых желудков (12,7%), что для других грызунов отмечалось нами крайне редко.

Динамика численности

Заканчивая раздел работы, посвященный вопросам экологии желтогорлой мыши, мы считаем нужным остановиться на изменении численности этого грызуна в ТАССР за последнее десятилетие. За это время у нас имеются данные по учетам, позволяющие довольно точно проследить динамику численности стада желтогорлых мышей в трех точках: в Черемшанском лесу (1936—40), в низовьях Камы (1937—41) и в Раифском лесничестве (1939, 1941, 1943—47 г.г.). Кроме того мы подсчитали процент желтогорлой мыши в популяции мелких лесных грызунов, используя для этого все учеты, проведенные нами в различных типах леса. Все эти данные приведены на чертеже 3.



Черт. 3. Процент *A. flavicollis* в популяции лесных мышевидных и количество пойманных желтогорлых мышей на 100 сутко-делилок в Черемшанском лесу в пойме Камы и в Раифском лесничестве

Анализируя кривые, прежде всего следует отметить, что изменение численности во всех трех точках идет далеко не одинаково.

Так, например, в 1939 г. численность желтогорлой мыши в Черемшанском и Раифском лесах была высокой и, что очень показательно, одинаковой, тогда как в пойменных лесах Камы она упала до минимума. Сравнительно высокая численность была во всех трех точках в 1940 г., но в 1941 она значительно упала в Раифском лесу, сохранилась почти на прежнем уровне в Черемшанском лесу и незначительно возрасло в пойме Камы.

Таким образом, изменение численности в разных географических точках, в разных экологических условиях идет своим путем. Намечается некоторая общность в динамике численности желтогорлой мыши в Черемшанском и Раифском лесах, но для обитателей пойменных лесов изменение численности идет обособленным путем. Последнее говорит, что эколого-географический метод, пропагандируемый Д. Н. Кашкаровым (1938) и успешно развивающийся Н. П. Наумовым (1945) и Н. П. Наумовым и С. С. Фолитареком (1945), находит в наших данных свое новое подтверждение.

Не останавливаясь на деталях изменения численности в отдельных точках, мы можем отметить, что в Черемшанском и Раифском лесах нарастание численности идет вслед за обильными плодоношениями древесных пород, а метеорологические факторы, видимо, имеют подчиненное значение. В пойме Камы вмешивается важный фактор, нередко определяющий гибель значительной части мышевидных, — разлив, который накладывает свой отпечаток на динамику численности как непосредственно, так и косвенно, воздействуя на плодоношение древесных пород.

К сожалению, мы не располагаем полноценным метеорологическим материалом и данными по плодоношению всех древесных пород и в настоящее время не в состоянии выяснить механику воздействия и количественные показатели обеспеченности желтогорлых мышей кормами. Наша задача — акцентировать внимание лесоводов на необходимость детальных наблюдений за плодоношением древесных пород, что имеет громадное значение и для познания экологии древесных пород и для хозяйственных целей, и, с другой стороны, поставить перед метеорологами вопрос о необходимости организации в ТАССР лесной метеорологической станции с изучением там климата припочвенного слоя хотя бы в 2—4 основных растительных формациях.

Процент желтогорлой мыши в популяции мелких мышевидных грызунов отражает довольно верно изменение численности зверьков в природе, но для экологических исследований должен быть использован в совокупности с данными учетов.

Периодичность размножения желтогорлых мышей в ТАССР на наших материалах может быть установлена как ориентировочная, равная 3—5 годам. В 1948 г. следует ждать увеличения численности желтогорлых мышей¹.

Хозяйственное значение и возможность использования желтогорлой мыши, как пушного объекта.

Кроме вопросов, связанных с изучением биологии желтогорлой мыши, мы занимались вопросами использования этой крупной мыши для промышленных целей и выяснением ее значения в лесном хозяйстве. Опытная выделка шкурок желтогорлой мыши, проведенная на экспериментальной фабрике в Москве, показала на хорошие качества мездры и полную возможность использования меха этого

¹ Учеты, проведенные в 1948 году, дали значительное увеличение численности желтогорлых мышей.

зверька в качестве отделочного материала как в натуральном виде, так и путем подстрижки волоса и имитации его под крота.

Эти обстоятельства заставили нас заняться изучением хода линьки, определением площади шкурки и сроков наиболее целесообразных для добычи желтогорлой мыши. В значительной степени эти материалы сведены в таблице 12.

Таблица 12

Месяцы	К-во дай- ных	Площадь шкурки			Средняя длина волоса			% перво- сортных шкурок			% МОЛОДЫХ в популяции (сводн. дан.)					
		Взрослые			Молодые			% перво- сортных шкурок								
		Самки	Сам- цы	Всего	Самки	Сам- цы	Всего	Ость	Нарев.	Пухов.	Взрос- лые	Моло- дые				
IV	5	69,5	79,0	75,5	—	—	—	12,0	8,3	6,2	—	—	60,0	—	0	
V	27	78,5	78,5	75,7	—	49,6	49,6	11,6	8,3	6,2	11,4	8,0	5,9	66,7	—	11,1
VI	23	73,9	63,5	66,6	50,0	50,0	50,0	11,5	8,3	6,2	10,6	7,9	5,7	50,0	59,1	30,4
VII	31	65,5	52,0	55,5	53,7	49,6	51,2	12,0	8,3	6,1	11,1	8,3	5,7	58,3	63,1	61,3
VIII	6	79,0	72,3	74,0	57,0	58,0	57,5	11,0	7,9	5,9	10,8	8,2	6,2	50,0	—	33,3
IX	37	77,7	75,3	75,8	57,6	42,0	55,8	12,5	8,2	5,8	11,9	8,2	5,5	31,0	23,8	62,1
X	46	72,5	78,0	76,5	55,7	51,5	56,6	12,8	8,6	6,0	11,6	8,4	5,8	47,6	37,1	62,5
XI	34	—	79,4	79,4	60,1	62,5	60,4	12,1	8,2	6,2	11,5	8,1	5,8	33,3	60,9	10,0
	209	74,0	71,3	72,1	55,9	52,4	54,4	11,8	8,3	6,0	11,3	8,3	5,8	49,5	48,8	

Как видно из таблицы, площадь шкурки у взрослых желтогорлых мышей равна 72 кв. см, т. е. незначительно меньше площади шкурки крота, приближающейся к 100 кв. см. Самки имеют несколько большую площадь шкурки как у взрослых, так и у молодых. Волосяной покров достаточно густой и его высота, равная 11–12 мм, вполне позволяет производить подстрижку волоса. Состригая рыжие концы волос, мы получаем шкурку однотонного серого цвета, хорошо имитирующую под шкурку крота, без всякой подкраски.

Линька у желтогорлых мышей сильно растянута. Мы добываем зверьков со следами линьки в течение всего вегетационного периода. Наиболее хороший мех — ранней весной, до начала линьки, когда еще сохраняется зимний волос, не говоря уже о шкурках добытых зимою, которые в нашем материале, к сожалению, представлены единичными экземплярами.

Однако, поскольку методика добычи желтогорлых мышей в зимний период времени не разработана, мы, несмотря на высокое качество зимних шкурок, не можем рекомендовать добычу их зимой.

Объединяя многочисленные данные учетов, проведенные нами за 11 лет в разное время бесснежного периода года и в разных типах леса, мы приходим к выводу, что отлов желтогорлых мышей на шкурку целесообразно проводить только в годы высокой численности последних. Такие годы в ТАССР повторяются через три-пять лет и, как правило, совпадают с годами высокого урожая желудей и лещины и обильного плодоношения липы, или следуют за ними. Отлов желтогорлой мыши целесообразно производить в спелых и перестойных липово-дубовых лесах и в насаждениях с большим количеством орешника, часто встречающихся по правому берегу Волги. Наиболее приемлемым способом добычи будет обыкновенная давилка, где в качестве приманки используются кусочки в 1 см³ свежих крошек ржаного хлеба. Давилки следует ставить у прикорневых дупел лип, дубов и вязов, где чаще всего желтогорлая мышь устраивает свои норки. При определенном навыке по выбору мест для постановки ловушек можно отлавливать за сутки на 60 давилок, — которые свободно укладываются в заплечный мешок, — от 15 до 35 штук, что делает в годы высокой численности желтогорлых мышей про-

мысел этого вида довольно рентабельным. Для того, чтобы легче было находить поставленные давилки, мы рекомендуем производить их расстановку по прямой линии, отмечая мелом на стволах деревьев места постановки давилок. При этом положении расстановка 60 давилок занимает 2–3 часа. Осмотр давилок следует производить рано утром, иначе попавшиеся зверьки часто повреждаются мертвоведами, главным образом из рода *Necrophorus* и муравьями. Облов участка проводится в течение двух-трех дней. Затем давилки переставляются на новые участки. Нередко в одном месте, не переставляя давилки, удается поймать 2–3 зверька. Держать давилки дольше трех дней нецелесообразно.

Шкурки добытых животных снимаются пластом, прибываются мехом внутрь пятью гвоздиками на дощечки, где они в течение суток прекрасно высыхают. В таком виде шкурки желтогорлых мышей могут сдаваться заготовительным организациям.

К промыслу следует привлекать лесников и школьников.

Развитие промысла желтогорлой мыши в широколиственных лесах нашей республики кроме того, что дает меховой промышленности новый вид дешевого пушного сырья, имеет немаловажное значение с точки зрения сохранения дубовых посадок и посевов желудей. Мы уже останавливались выше на вреде, который приносит желтогорлая мышь уничтожением желудей, и приводили данные по этому вопросу. В дополнение к этому мы считаем нужным привести результаты поедания желудей на заложенных нами в Раифском л-ве опытных площадках, расположенных в различных по полноте участках леса. Эти данные показывают на почти полное выедание желудей под пологом сомкнутого насаждения, падение процента съеденных желудей в участках с полнотой 0,6–0,5 до 60–61% и почти полное сохранение высаженных желудей в разреженных насаждениях, на полянах и просеках.

Эти данные вполне согласуются с указанием проф. А. П. Петрова (in litt) о приуроченности молодых дубков в Раифской даче к открытым придорожным участкам и полянам.

Желтогорлая мышь, будучи типично "тенелюбивой" формой, избегает выходить на открытые участки, в силу чего там и сохраняются жолуди и идет нормальное естественное возобновление¹.

Значение желтогорлой мыши в питании пушных зверей невелико. Это видно из сводной работы Н. Д. Григорьева, В. П. Теплова (1939) и исследований В. А. Попова (1949), показывающих, что в питании американской норки в Черемшанском лесу, желтогорлая мышь встречается одиночными экземплярами, несмотря на высокую численность ее в этом участке.

Опытное скармливание желтогорлых мышей, проводимое в виварных условиях американским норкам, хорьку (*Mustela putorius*) и горностаю, показывает на очень плохое поедание этими хищниками желтогорлых мышей. Как правило, сначала поедались полевки и другие корма и только после некоторого голодаания хищники принимались за желтогорлых мышей, которых некоторые американские норки

¹ По сообщению лесовода Г. Г. Мгеброва, в 1948 г. наблюдалось массовое выедание посаженных желудей на питомниках и в лесу. Так, в Чистопольском лесхозе грызуны повреждено около 32 га посевов желудей и отмечены большие повреждения на питомниках.

В качестве профилактического мероприятия, мы рекомендуем закладывать лесные питомники в 50–100 метрах от сомкнутого леса и огораживать их земляной траншеей шириной в 40–45 см у поверхности земли и глубиной в 30–35 см, в дни которой должны быть вкопаны железные цилиндры в 15–20 метрах один от другого. Цилиндры делаются из старого железа диаметром, равным дну траншеи (22–25 см) и высотой около 40 см.

сначала долгое время полоскали в корытцах с водой и только после этого принимались за еду. Таким образом отлов желтогорлых мышей на шкурку не вызовет оскудения кормовой базы наших ценных пушных зверей.

Заканчивая статью, нам хочется еще отметить, что производить посев желудей следует в годы низкой численности желтогорлых мышей, когда можно надеяться, что значительное количество высеванных желудей сохранится, даст всходы и успеет вырасти в 2–3 летнее деревце, уже, как правило, не повреждающееся мышами. Таким образом, трудоемкие и дорогие работы по возобновлению дуба не пропадут даром.

В заключение авторы считают своей прямой обязанностью поблагодарить проф. Н. П. Наумова за разрешение пользоваться его рукописью „Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов“ и сотрудников Волжско-Камского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего промысла Д. И. Асписова, Н. Д. Григорьева, С. В. Утяковского и А. А. Троицкую, принимавших участие в сборе материалов, сотрудников Биологического ин-та Казанского филиала АН СССР Т. М. Кулаеву и Н. П. Воронова, помогавших в обработке его.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтум Бернард.—Мыши и значение их в лесном хозяйстве. (Перевод с немец. Селянин). С. Петербург, 1884.
2. Аргиропулο А. И.—Фауна СССР, млекопитающие, т. III, в. 5. Мыши. АН СССР, 1940.
3. Асписов Д. И.—Биология размножения зайца беляка (*Lepus timidus L.*). Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, т. LVI, в. 3–4, 1940.
4. Виноградов Б. О.—Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Лягр. 1934.
5. Гольцимайер Г. К.—Некоторые данные по распределению млекопитающих в Присурских лесах Чувашской Автономной ССР. Уч. зап. Каз. гос. ун-та, в. 2. Зоология. Казань, 1934.
6. Григорьев Н. Д., Теплов В. П.—Результаты исследования питания пушных зверей в Волжско-Камском крае. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, т. LVI, кн. 1–2, 1939.
7. Григорьев Н. Д., Попов В. А.—К методике определения возраста лисицы. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, т. LVI, в. 3–4, Казань, 1940.
8. Гузовский В. И.—Хозяйства в нагорных дубравах Ильинского лесничества Казанской губ. 1909.
9. Жарков И. В.—Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника. Тр. Кавказск. гос. запов., вып. I, Москва, 1938.
10. Иванова Е. И. и Ляпин Р. Г.—Материалы по стационарному распределению лесных *Microtus*. Уч. зап. КГУ им. В. И. Ульянова-Ленина. Сб. студ. работ, в 2, Казань, 1941.
11. Калабухов Н. И.—Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. З. Ж., т. XIV, в. 2, 1935.
12. Калабухов Н. И.—Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. Вопросы экологии и биоценологии, в. 7, 1939.
13. Калабухов Н. И.—Физиологические особенности близких форм животных. Успехи сов. биологии, т. XIII, в. 3, 1940.
14. Калабухов Н. И.—Динамика численности наземных позвоночных. Зоолог. журн., № 6, 1947.
15. Кашкаров Д. Н.—Основы экологии животных. Москва, 1938.
16. Löhr H.—*Ökologische und physiologische Studien einheimischer Schen Muriden und Soriciden Ztschr. f. Säugetierkunde Br. 13, 1938.*
17. Miller G.—*Catalogue of the mammals of Western Europe*, London, 1912.
18. Наумов Н. П.—Размножение и смертность обыкновенной полевки. Сб. и-сс. ин-та зоолог. МГУ, 3, 1936.
19. Наумов Н. П.—К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов. Уч. зап. Моск. гос. ун-та, XIII, 1937.
20. Наумов Н. П.—Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Академия Наук СССР, Москва, 1948.
21. Першаков А. А.—Борьба с мышами в нагорных дубравах. Изв. Поволж. лесотехн. ин-та им. Горького, в. 4, Йошкар-Ола, 1934.
22. Першаков А. А.—Биоценозный метод борьбы с лесными грызунами. Сб. Поволж. л/техн. ин-та, в. 2, Йошкар-Ола, 1939.
23. Попов Б. А.—Методика и результаты учета мелких лесных млекопитающих в Татарской АССР. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, т. LVII, в. 1–2 Казань, 1945.
24. Попов В. А.—Возрастной состав, кормовая база и гельминтозы горностая, как индикаторы колебания численности этого вида. Тр. О-ва естествоисп. при КГУ, т. LVII, в. 3–4, Казань, 1947.
25. Положенцев П. А.—О лесохозяйственном значении мышевидных грызунов. Тр. Башкир. С/Х ин-та, т. II, 1939.
26. Ралль Ю. М.—Особенности размножения некоторых грызунов, как фактор их численности в природе. Докл. АН СССР, IV (XIII), 1936.
27. Ралль Ю. М.—Введение в экологию полуденной песчанки. Вестник микробиол., эпидем. и паразитол., 1939.
28. Свириденко Н. А.—Значение мышевидных грызунов при естественном и искусственном возобновлении леса. Лесное х-во, № 4, 1940.
29. Свириденко Н. А.—Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса. Зоолог. журн., т. XIX, в. 4, 1940.
30. Свириденко Н. А.—Грызуны—вредители пробкового дуба и роль лесокультурных мероприятий в ограничении их численности. Лесн. хоз-во, № 6, 1940.
31. Свириденко Н. А.—Грызуны—расхитители лесных семян. Зоол. журн., т. XXIII, в. 4, 1944.
32. Троицкая А.—Материалы к изучению питания мелких лесных грызунов. Уч. зап. КГУ, Сб. студ. работ, в 2, Казань, 1941.
33. Турков С. С.—Материалы к познанию фауны Кавказского гос. заповедника. Тр. Сев. Кавк. ассоц. ини-и-в, № 44, 1928.
34. Фалькенштейн Б. Ю.—Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов. Защ. растений, 18, 1939.
35. Филимонов Л. С.—Применение стекла для предохранения посевов от мышей. Лесн. х-во, № 3, 1929.

Н. П. ВОРОНОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ КРЫСОГОЛОВОЙ ПОЛЕВКИ

(*Microtus oeconomus rutilus* Keys. et Blas. 1841)

Данная статья является частью общей сводной работы по фауне млекопитающих Татарской республики, разрабатываемой лабораторией экологии и систематики наземно- позвоночных животных Казанского филиала Академии наук СССР.

В настоящей статье в качестве исходного материала использованы случайные сборы крысоголовых полевок, проведенные сотрудниками Волжско-Камского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института охотничьего промысла под руководством В. А. Попова при учетных работах по изучению динамики численности мелких млекопитающих. Существенным дополнением к этим материалам были сборы нашей лаборатории, широко проводимые в последние четыре года.

Несмотря на незначительное количество материала, который был в нашем распоряжении (около 200), мы все же сочли целесообразным его обработать, поскольку в зоологической литературе до сего времени материал по экологии крысоголовой полевки крайне беден и фрагментарен.

На территории Татарской республики В. А. Поповым выявлены следующие точки нахождения крысоголовых полевок: низовья реки Камы от Чистополя и ниже, пойма М. Черемшана (Кузнецихинский район), дер. Комаровка (Куйбышевский район), пойма Волги ниже устья Камы (Камско-Устьинский район). Интересно отметить, что несмотря на большое количество учетов, проведенных лабораторией выше устья Камы по пойме Волги, там ни разу не была поймана крысоголовая полевка.

Мы видим, что основным биотопом, заселенным крысоголовыми полевками, являются поймы рек.

По нашим наблюдениям крысоголовые полевки больше всего сосредоточиваются в местах, где грунтовые воды держатся на глубине 5—10 см от поверхности почвы, а местами и прямо подходят к поверхности ее. Такими местами обычно являются заболоченные берега озер, ольшатники, заросли тальника, кочкарники.

В ТАССР местом наибольшей численности крысоголовых полевок является, видимо, пойма Камы. Так, в низовьях Камы (Алексеевский район) в 1938 г. в популяции мышевидных грызунов на долю крысоголовых полевок падает довольно высокий процент—11,2%. Если обратиться к стациям обитания крысоголовых полевок в этом районе (см. таблицу 1), то наибольшая численность их приходится на берега озер с богатой травянистой растительностью и зарослями тальников. Довольно охотно заселяются чистые ивняки и ольшатники. Большая

Таблица 1

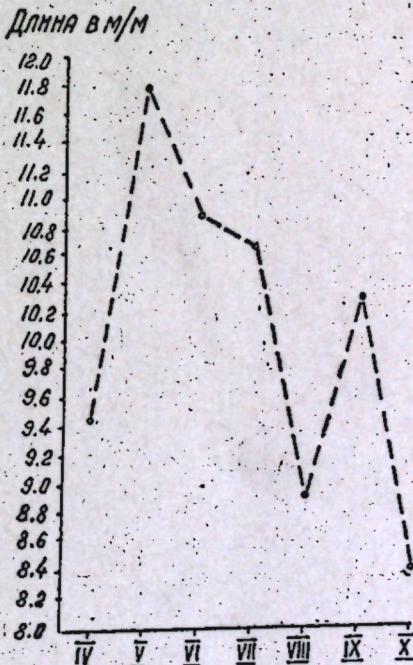
Название стаций	Количество	Крысоголовая полевка			Рыжая полевка			Серая полевка			Поляная мышь			Лесная мышь			Рыжегорлая мышь				
		Суточно-ловушек		Поймано на 100 с/л	К-во %	На 100 с/л		К-во %	На 100 с/л		К-во %	На 100 с/л		К-во %	На 100 с/л		К-во %	На 100 с/л		К-во %	
		Суточно-ловушек	Поймано на 100 с/л			На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %	На 100 с/л	К-во %		
Ольшатники	390	107	27,4	5	4,6	1,28	25	6,45	1	0,9	0,25	7,4	69,1	18,9	1	0,9	0,25	1	0,9	0,25	
Ивняки	405	90	22,2	10	11,1	2,4	49	54,4	12	14	15,5	3,4	11	12,4	2,7	5	5,5	1,2	—	—	—
Берега озер и водоемов	1605	252	15,7	50	19,8	3,1	32	13,9	2,1	56	22,2	3,4	69	29	4,4	16	6,3	0,9	—	—	—
Дубовые гривы	375	110	29,3	10	9,0	0,2	28	25,4	7,4	13	11,8	3,4	50	45,4	13,3	8	7,9	2,1	1	0,9	0,2
Смешанный листственный лес	144	46	31,9	1	2,1	0,6	23	50	15,9	1	2,1	0,6	6	13,0	4,1	3	6,5	2	12	26,1	8,3

концентрация крысоголовых полевок обнаружена экспедицией лаборатории в зарослях валерианы на Кабаньем острове, в пойме Волги около Тетюш. Значительно реже встречается крысоголовая полевка по поенным, смешанным лиственным лесам и дубовым гривам. Подмечено, что крысоголовые полевки в сравнительно большом количестве сосредоточиваются около наносов от разлива. Здесь скапливаются семена трав и деревьев, служащих, вероятно, пищей для грызунов в весенний период времени. С другой стороны, наносы создают благоприятные ремизные условия.

Размножение

В Татарской республике размножение у крысоголовых полевок наступает в конце апреля или в первых числах мая. К этому времени у самцов длина семенников достигает 9,3 мм (данные 1942 г.), 10,9 мм (данные 1938 г.).

На чертеже мы имеем двухвершинную кривую изменения длины семенников, показывающую, что у крысоголовых полевок имеется два периода возрастания длины семенников.



Изменение длины семенников у крысоголовых полевок за 1938 год*

Первый подъем кривой, приходящийся на май, связан с размножением перезимовавших полевок. Второй подъем в сентябре связан, вероятно, с вступлением в размножение молодых приплода этого года.

В пойме Камы (район с. Кузькино), по материалам 1938 г., первые самки с эмбрионами начинают попадаться с 8 мая. В этом же районе 10/V-38 г. была встречена самка весом 31,0 грамма с темными пятнами в матке. Этот факт говорит, что спаривание у крысоголовых

* За апрель данные взяты за 1942 г.

Таблица 3

Возрастные группы	30,1— —35,0	35,1— —40,0	40,1— —45,0	45,1— —50,0	50,1— —55,0	55,1— —60,0	60,1— —65,0
Среднее к-во эмбрионов на беременную самку	4,4	5,5	5,8	5,7	—	7,0	—
Среднее к-во темных пяты на самку	5,1	7,8	5,0	5,8	7,2	—	8,0

полевок, по всей видимости, начинается во второй половине апреля. Последний факт еще следует проверить на большем материале.

Для Московской области С. И. Огнев (1913) указывает, что первые беременные самки встречаются в первых числах июня. Страганов (1936) для Валдайской возвышенности утверждает, что крысоголовая полевка имеет не менее четырех пометов в год. Первый помет он отмечает 2 июня, и последние беременные самки попадались в сентябре.

Количество молодых в выводке

Мы располагаем данными вскрытий 43 размножавшихся самок, что составляет 48,8% по отношению к общему числу отловленных самок и 71,6% — к числу условно взрослых. Этот материал относится к 1938 и 1946 годам.

Обработка этого материала позволила нам выяснить, что среднее количество эмбрионов на одну размножающуюся самку равно 5,4. Близкие цифры мы получаем, определяя средний выводок по количеству темных пятен в матке — 5,3. Наибольшее число эмбрионов в помете нами встречено 10/VIII-46 г. и равнялось 8 штукам. Наименьшее количество молодых в выводке как по эмбрионам, так и темным пятнам равно 2. По числу темных пятен самый большой выводок равняется 10 шт. и приходится на 30/VIII-38 г. Из таблицы 2 видно,

Таблица 2

Кол-во исследован. самок	Месяцы							Среднее по всему материалу	
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
Среднее кол-во эмбрионов на 1 беременную самку	19	—	5,0	5,5	5,7	5,8	5,0	—	5,4
Среднее кол-во темных пятен на одну размножавшуюся самку	24	—	6,0	5,0	5,9	7,2	2,0	5,7	5,3

что на май приходится сравнительно небольшое число экземпляров в выводке, и это, повидимому, связано с неблагоприятными условиями среды (температурным режимом, откочевкой в другие места в связи с разливом рек и отсутствием в достаточном количестве витаминозного корма). Затем, мы видим, идет постепенное нарастание количества молодых в помете, которое достигает максимума в августе — 5,8. После этого мы видим незначительное снижение, что объясняется, возможно, вступлением в размножение молодых самок приплода этого года.

Такую же закономерность можно видеть по темным пятнам, т. к. цифры „6,0“ в мае и „2,0“ в сентябре не могут являться достоверными, поскольку построены на основании вскрытия всего двух самок. Таким образом, наши данные позволяют вполне достоверно говорить о двух генерациях и предположительно — о трех.

В таблице 3 приведены данные об изменении величины выводка от весовых групп самок. Увеличение выводка в связи с увеличением веса самки, отмеченное для других мышевидных грызунов, подтверждается и для крысоголовой полевки.

Половое соотношение

За май, июнь, июль и сентябрь наблюдается преобладание численности самцов над численностью самок (см. таблицу 4). Средний процент самцов в популяции крысоголовых полевок составляет 64,0%.

Таблица 4

Половое соотношение у крысоголовых полевок, попавших в ловушки в 1938 году.

Месяцы	Самки	Самцы	% самцов
Май	4	35	90,0
Июнь	7	23	76,7
Июль	14	19	57,5
Август	14	13	48,1
Сентябрь	6	7	53,8
Октябрь	11	7	38,8
Ноябрь	4	3	42,9
	70	107	64,9

Высокий процент самцов в первую половину вегетационного периода и в сентябре, несомненно, связан с половой активностью зверьков, что прекрасно подтверждается и кривой, характеризующей изменения размеров семенников по месяцам, приведенные нами выше.

Т. М. КУЛАЕВА

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ФИЛИНА (*Bubo bubo ruthenus zhiltzov*
et buturlin)

В работе разбираются два вопроса: роль филина в жизни биоценоза, его отрицательное и положительное значение, и возможность по анализу содержимого желудков и погадок этого хищника выяснить видовой, половой и возрастной состав животных, съеденных филином. Последнее хорошо отображает состояние популяции зверьков в природе и может служить одним из показателей по выяснению их относительной численности.

Филин — один из наиболее крупных ночных хищников — широко распространен в Европе, Америке, Азии, в Африке, в горах Атласа и изредка встречается в Египте.

Чрезвычайно своеобразный внешний вид и образ жизни этого представителя совиных издавна вызывали интерес многих естествоиспытателей и привлекали внимание охотников. Для последних он часто являлся объектом спортивной охоты, вследствие чего в некоторых участках Европы он был совершенно выбит еще в конце 19-го столетия, а в иных сохранился единично и охраняется как «памятник природы» (F. Rax, 1925).

Годами сложившийся в народе взгляд на вред филина — обитателя глухих мест, «ухающего» по ночам и пугающего запоздалых путников — помогал еще более истреблению этой птицы. Вопрос о значимости филина, как хищника, до настоящего времени еще нельзя считать решенным. В охотничьей и зоологической литературе часто возникают большие споры о пользе и вреде тех или других птиц. Одни авторы, на основании незначительного количества данных, причисляют какое-либо животное к полезным; другие же, получив материал в совершенно иных экологических условиях, приходят к диаметрально противоположным выводам. В большинстве случаев эти и другие допускают ошибку.

На основании изучения питания филина нам хочется показать, что оценку пользы и вреда нельзя делать на основании материала из одной географической точки, материала, собранного в течение одного года и относящегося к одной экологической обстановке, а должен быть проделан цикл работ и наблюдений во всех возможных его комбинациях. Только после этого можно говорить о пользе или вреде того или иного животного.

С другой стороны, выявилась возможность показать, что на основании подробного анализа содержимого погадок и желудков возможно получить довольно верное представление о возрастном и половом составе популяции мышевидных грызунов, обитающих в местах охоты филина.

Прежде, чем перейти к разбору своего материала, остановлюсь на основных литературных данных.

На территории Советского Союза филин встречается повсеместно—как в открытой местности, так и в глухих лесах, отдавая предпочтение лесостепи. Нет его в полосе тундры, куда, по мнению некоторых авторов (Мензбир, 1895), он залетает при недостатке пищи.

По данным Бутурлина С. А. и Дементьева Г. П. (1936), у нас в Союзе имеется один вид *Bubo bubo* L. с тринадцатью подвидами, из которых в ТАССР и Поволжье обитает, видимо, один — это *Bubo bubo ruthenus* Zhitkov et Buturlin — русский филин.

О пользе и вреде филина мы находим в литературных источниках самые разноречивые данные. Так Жарков Н. В. и Теплов В. П. (1931) считают филина полезным; Эверсманн (1850), Мензбир (1895), Силантьев и Холодковский (1901) — вредной птицей (см. табл. № 1). Третьи считают филина индифферентным видом (Дементьев Г. А., 1940).

Литературные данные по питанию филина

Таблица 1

Фамилия автора	Год	Состав пищи
Эверсманн	1850	Зайцы, разные грызуны, молодые северные олени и дикие козы.
Мензбир М. А.	1895	Все птицы до тетерева, млекопитающие до зайцев.
Силантьев А. А. и Холодковский Н. А.	1901	Зайцы, кролики, глухари, тетерева, рябчики, куропатки, утки, гуси, дневные хищные птицы, вороны, вороны, ночные хищные птицы. Мыши и крысы являются его любимой пищей. Поедает даже ежей.
Жарков И. В. и Теплов В. П.	1931	Водяная крыса 95,8%, зайцы 1%, птицы 7%, тетерева 2% и мелкие мышевидные (72 данных).
Власов А. Ф.	1934	Заяц 60,8%, полевки 16%, хомяк 10%, бурундук 10% (31 данное).
Промтров А. Н.	1937	Грызуны (зайцы, белка) и др. мышевидные зверьки, различные птицы, в том числе куропатки и рябчики.
Попов В. А.	1935	Зайцы.
	1938	Мышевидные грызуны. 24 данных.
	1939	Птицы, зайцы
Кулаева Т. М.	1946	Мышевидные грызуны, тетерев-косач, заяц (3 данных).
	1947	Водяная крыса 82,5%, мышиные — 32,5%, лягушки 15%, заяц 6,4%, выхухоль 5,4% и др. (89 данных).

Мы не можем согласиться с вышеизложенными мнениями, считая, что в разных экологических условиях филин может быть либо полезной, либо вредной птицей. Имея в своем распоряжении желудки и погадки филина, собранные на территории Татарии за ряд лет, мы можем подметить большую приспособительную изменчивость в питании филина, что стоит в связи с численностью тех или иных кормов в природе. Сравнивая данные по питанию филина с данными численности мышевидных на территории ТАССР, заимствованными из еще

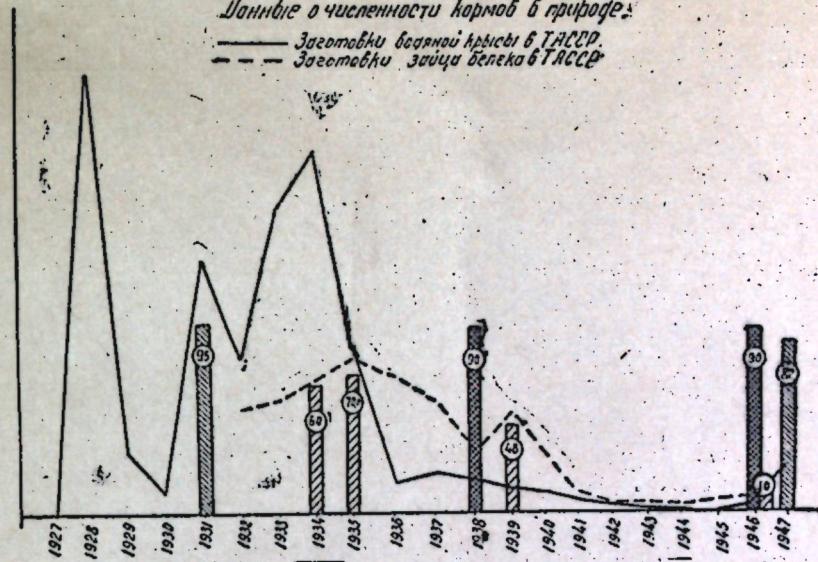
не опубликованной работы В. А. Попова, и с заготовками зайцев в республике, — что дает представление о их численности, — мы видим полное совпадение между этими величинами (см. график). Так,

Мелкие мышевидные грызуны Водяная крыса Зайцы

Данные о численности кормов в природе:

— Заготовки водяной крысы в ТАССР.

- - - Заготовки зайца белка в ТАССР



например, после бедного водяной крысы 1930 года мы видим неожиданный рост численности этого зверька. Погадки филина, собранные в 1931 г., на 95% содержат водяную крысу (Жарков И. В. и Теплов В. П., 1931). Начавшийся к 1935 году рост поголовья зайцев вносит изменения в питание филина: увеличивается % встречи зайцев в погадках филина. 1938 и 1946 гг. — годы большой численности мелких мышевидных, которые и составляют основной корм филина за данный период. В 1947 году вновь мы видим увеличение содержания водяной крысы в питании филина. Более детальные данные по видовому составу пищи филина в 1947 г. приведены нами в таблице № 2.

Питание филина

Таблица 2

	Наши данные (92 данн.)	По данным Теплова и Жар- кова 1931 г. (72 данных)		По данным Власова 1934 г. (31 данн.)		
		Число встреч	% к числу встреч	Число встреч	% к числу встреч	Число встреч
1	2	3	4	5	6	7
Vertebrata — позвоночные	92	100	72	100	31	100
Mammalia — млекопитающие	87	94,5	71	98,6	30	96,7
Insectivora — насекомоядные	5	5,4	—	—	—	—
Desmanus moschata L.— выхухоль	5	5,4	—	—	—	—
Rodentia — грызуны	85	92,3	71	98,6	30	96,7
Lepus sp. juvenes — заяц	—	—	2	2,7	—	—
Lepus sp	6	6,4	—	—	19	60,8

	Наши данные (92 данн.)		По данным Теплова и Жар- кова 1931 г. (72 данных)		По данным Власова 1934 г. (31 данн.)	
	Число встреч	% к числу встреч	Число встреч	% к числу встреч	Число встреч	% к числу встреч
1	2	3	4	5	6	7
<i>Sciurus vulgaris</i> L — обыкновенная белка	—	—	—	—	2	6,4
<i>Eutamias sibiricus</i> Lax — бурундук	—	—	—	—	3	9,6
<i>Apodemus agrarius</i> Pall — полевая мышь	—	—	2	2,7	—	—
<i>Apodemus sylvaticus</i> L — лесная мышь	3	3,2	—	—	—	—
<i>Apodemus</i> sp	3	3,2	—	—	—	—
<i>Cricetus cricetus</i> L — обыкновенный хомяк	2	2,1	1	1,3	3	9,6
<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb. — рыбовая полевка	1	1,1	2	2,7	—	—
<i>Arvicola terrestris</i> L. — водяная крыса	76	82,5	69	95,8	3	9,6
<i>Microtus oeconomus</i> ratticeps Ket.	—	—	1	1,3	1	3,2
<i>Microtus arvalis</i> Pall. — обыкновенная полевка	18	19,5	5	6,9	1	3,2
<i>Microtus</i> sp	2	2,1	3	4,1	1	3,2
Aves — птицы	10	10,8	5	6,9	1	3,2
<i>Lyrurus tetrix</i> L ♂ — тетерев	1	1,1	—	—	—	—
Anatinae — утиные	2	2,1	2	2,7	—	—
бл. неопределимые	—	—	1	1,3	—	—
<i>Anas</i> sp. — чирок	—	—	1	1,3	—	—
<i>Corvus corone</i> L — серая ворона	—	—	—	—	1	3,2
<i>Pica pica</i> L — сорока	—	—	1	1,3	—	—
Птицы крупные	7	7,5	—	—	—	—
мелкие	3	3,2	—	—	—	—
Reptilia — пресмыкающиеся	1	1,1	1	1,3	—	—
Lacertidae — (веретеница?)	1	1,1	—	—	—	—
Ophidida — (уж?)	—	—	1	1,3	—	—
Amphibia — земноводные	14	15,0	—	—	—	—
<i>Pelobates fuscus</i> (Laur.)	8	8,6	—	—	—	—
Pisces — рыбы	1	1,1	1	1,3	—	—
Cyprinidae — карловые	1	1,1	1	1,3	—	—
Insecta — насекомые	1	1,1	3	4,1	2	6,4
Coleoptera — жуки	—	—	3	4,1	2	6,4
<i>Hydrous plebeius</i> — водолюб	—	—	2	2,7	—	—
<i>Dytiscus</i> sp — плавунец	—	—	1	1,3	—	—

Обращает внимание большое содержание водяной крысы (82,5%), что говорит, видимо, о начавшемся росте поголовья этого зверька в природе и указывает на возможность усиления ее промысла, почти совершенно заглохшего за последнее десятилетие. Особенно необходимо подчеркнуть наличие в погадках филина остатков выхухоли (5,4%) и лягушек (15%), которые до сего времени не упоминались авторами, работающими по изучению питания филина в качестве пищи последнего.

Остатки выхухоли в погадках филина (см. фото 1) помогли установить новые места обитания этого ценного пушного зверька в пойме Волги в районе Сарапинского лесничества; что и было подтверждено работами экспедиции лаборатории экологии и систематики наземно- позвоночных животных Биологического института Казанского филиала АН СССР. Из 14 данных с остатками лягушек в восьми установлено наличие чесночниц, которая довольно хорошо диагностируется по os parietale.

В заключение хочется отметить значительное разнообразие в суточном рационе филина, что прекрасно иллюстрируется в ниже приведенной таблице 3, где мы приводим анализы обработки отдельных, наиболее интересных погадок и желудков.



Кости выхухоли и водяной крысы в погадке филина.

Фото В. А. Попова.

Таблица 3

Время сбора материала	Содержимое
18/VIII-47 г. Погадка.	1. Водяная крыса ♂ и ♀ (череп и др. кости скелета). 2. Серая полевка (черепа — 2, кости таза и др.). 3. Щука (челюсть с зубами). 4. Заяц (обломки костей).
18/VIII-47 г. Погадка.	1. Водяная крыса ♀. 2. Лягушка (5 штук чесночниц).
16/V-47 г. Погадка.	1. Водяная крыса (кости черепа и туловища). 2. Серая полевка (челюсти). 3. Лесная мышь (челюсть). 4. Выхухоль (кости черепа, бедро).
Февраль 1946. Желудок.	1. Серые полевки (шерсть, черепа — 39 шт.) самок 64,2%, самцов 35,8%. 2. Лесная мышь (челюсти).

Таким образом для Татарии мы имеем в наборе кормов филина 3 довольно четко разграниченные группы:

- 1) мелкие мышевидные грызуны;
- 2) водяная крыса;
- 3) заяц и птицы.

Подводя итоги всему сказанному, можно отметить, что видовой состав пищи филина меняется в зависимости от экологических условий и "урожая" тех или других кормов в природе. Что же касается пользы и вреда филина, то надо прежде всего указать на малую численность этого представителя совиных, который при урожае мышевидных принесет небольшую пользу уничтожением последних, при неурожае же грызунов сможет нанести довольно значительный ущерб в охотничьем хозяйстве уничтожением зайцев, водяной крысы и выхухоли.

Теперь считаю необходимым остановиться подробно на анализе содержимого желудка филина, доставленного Я. П. Коксиным.

В феврале 1946 г. в Столбищенской лесной даче был убит филин в момент его нападения на лису. Филин оказался самкой весом в 3 кг; желудок с содержимым весил 230 гр и был набит шерстью и костями мышевидных. Содержимое желудка является очень интересной пробой из популяции грызунов.

Работы И. Пидопличко (1937) показывают, что разбор погадок хищных птиц дает очень интересный материал по видовому составу фауны мелких грызунов. И. Пидопличко даже разработал методику изучения фауны мелких позвоночных по погадкам хищных птиц.

Мы считаем возможным расширить метод, предложенный И. Пидопличко, и по остаткам костей из желудков и погадок производить не только определение видового состава съеденных грызунов, но и определение их пола и возраста.

Методика обработки

При разборе содержимого желудков и погадок прежде всего были отобраны, рассортированы и подсчитаны все кости (см. табл. 4). Оказалось, что полнее всего сохранились нижние и верхние челюсти с зубами, которые дают возможность установить количество съеден-

Февраль 1946 г.

Таблица 4

Название костей	Всего костей	Правая	Левая	% к максимуму
Os scapula	42	—	—	52,5
Os humerus	64	—	—	80,0
Os ulna	39	—	—	48,7
Os radius	28	—	—	35,0
Os femur	77	38	39	96,2
Tibia, fibula (срослись)	77	38	39	96,2
Кости таза	71	37	34	88,6
Нижние челюсти с зубами	79	40	39	98,7
Верхняя часть черепа с коренными зубами.	40	—	—	100

ной пищи и ее вид. Почти так же хорошо сохранились os femur, os tibia, os fibula и тазовые кости. Наименее хорошо сохраняются os radius (35,0) и os ulna (48,7). Последнее говорит, что по этим мелким косточкам производить подсчет количества съеденных живот-

ных невозможно, а надо для этой цели использовать череп, бедро, берцовую кость и кости таза. Несмотря на то, что иногда череп бывает сильно раздроблен, определить вид животного по структуре, размерам и форме костей черепа и коренных зубов, при определенном навыке, не представляет большой трудности.

Из 40 черепов, обнаруженных в желудке филина, 39 принадлежали серой полевке (*Microtus arvalis* Pall), а 1 — лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.).

Определение пола мы производили по костям таза. Имея у себя заранее заготовленные скелеты грызунов различного вида и пола как-то: 1) белки, 2) суслика, 3) тушканчика, 4) лесной мыши, 5) желтогорлой мыши, 6) хомяка, 7) водяной крысы, 8) серой полевки и др. мы могли убедиться в правильности своего предположения. Действительно, кости таза самок и самцов имеют довольно большие различия, которые позволяют у размножавшихся животных почти безошибочно определять пол животного. У молодых зверьков определение пола несколько труднее, и здесь могут быть ошибки в пределах 20—30%.

Прежде чем переходить к характеристике диагностических показателей, которые мы использовали для определения пола, остановимся на описании тазовых костей.

Os innominatum у мелких грызунов так же, как и у других млекопитающих, образована тремя костями: подвздошной, седалищной и лобковой (*os ilium*, *os ischium* и *os pubis*) — см. рис. 1.

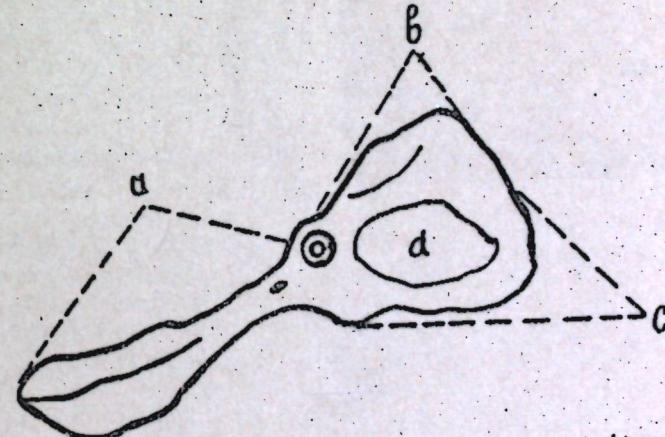


Рис. 1. *Os innominatum* *Apodemus flavicollis*: a — *os ilium*, b — *os ischium*, c — *os pubis*. d — *foramen obturatum*.

Os ischium и *os pubis*, срастаясь, образуют *foramen obturatum*, форма которого и служит одним из основных критериев для определения пола. У самок кости, окружающие *for. obturatum*, довольно сильно вытянуты, *os pubis* очень тонкая, и передний край ее сравнительно заострен (см. рис. 2); *os ischium* значительно короче *os pubis*; вся эта часть тазовой кости напоминает как бы треугольник. У самцов же этот "треугольник" менее вытянут и имеет округлую форму; кость в участке сочленения *os ischium* и *os pubis*, — которая у самок почти прямая, — значительно выгнута наружу. Замечено, что более сильно вытянута дистальная часть ос

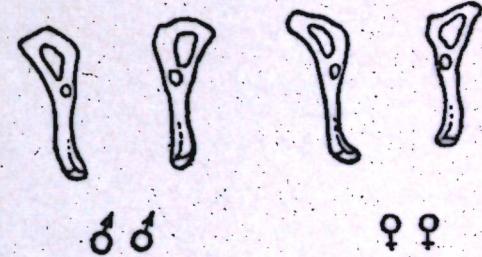


Рис. 2. *Os innominatum* *Microtus arvalis*.

innominatum взрослых самок. Foramen obturatum также, в связи с этим, более вытянут у самок и округлый у самцов. У более молодых особей эти половые различия в строении os *innominatum* выражены слабее.

Учитывая эти признаки, мы произвели измерение тазовых костей серых полевок и получили подтверждение. Длина os *pubis* имеет большие размеры у самок. Если мы примем за 100% длину os *pubis* самцов, то у самок она будет приблизительно около 110%. Os *ischium* у самок составляет 97,8% размера той же кости у самцов.

Используя эти данные, мы подсчитали, что среди серых полевок, съеденных филином, оказалось самок 64,2%, а самцов — 35,8%. Эти данные вполне согласуются с данными учетов, проведенных нами весной 1946 г. в пойме Волги (недалеко от места, где был убит филин), где из числа добытых зверьков оказалось самок 62%, самцов 38%.

Таким образом, на основании разбора даже одного желудка филина можно получить представление о половом составе животных, послуживших пищей хищнику.

Аналогичным путем мы произвели анализ погадок филина; собранных весной 1947 г. в сосновом бору Саралинского лесничества (Лайшевский район ТАССР) (см. рис. 3). Разбор погадок показал, что половое соотношение у водяной крысы, доминирующей в этом году в питании филина (82,5%), приближается к единице — самок 47,7%, а самцов 52,3%.

По материалам Д. И. Асписова (1946), половое соотношение у водяной крысы в низовых поймы Камы немного отличается от наших данных: здесь несколько больше самцов (см. табл. 5).

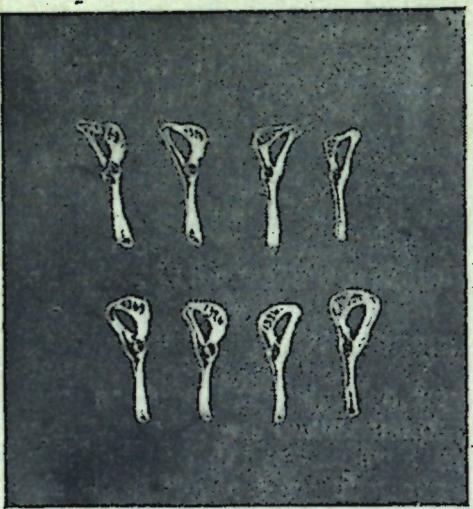


Рис. 3. Тазовые кости водяной крысы (вверху — самок, внизу — самцов).

Фото В. А. Попова.

Последнее, нам кажется, стоит в зависимости от характера добычи материала. При капканном промысле почти всегда попадаются самцы, более активные и имеющие большой суточный район деятельности.

Следующий вопрос, на котором мы остановились, — это возможность определения возрастного состава мышевидных грызунов по их остаткам из желудков и погадок хищника.

Метод определения возраста, успешно применяемый Астаниным Л. (1936) по отношению к желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* Mel) — когда он имел целые скелеты зверьков, — нами не может быть использован, ибо у нас в распоряжении имеется только хаотический

набор различных костей от разных зверьков. В силу этого мы были принуждены искать иные пути установления возрастов мышевидных.

Для этого мы произвели измерения длины ряда костей *Microtus arvalis* Pall и получили, как правило, трехвершинные кривые, что, видимо, показывает на неоднородность не только в возрастном, но и в половом отношении. Вероятно, здесь первый подъем кривой приходится на молодых самок, второй — на молодых самцов и некоторое количество мелких взрослых самок и уже третий подъем кривой дает вполне взрослых зверей. С другой стороны, не исключена возможность, что мы имеем в популяции три возрастных группировки: взрослых зверьков, молодых летнего помета и молодых, рожденных осенью. Пытаясь уточнить это положение, мы попробовали определить возрастной состав по размерам костей таза, отдав предварительно самцов от самок. Оказалось, что среди самцов у *Microtus arvalis* Pall мы имели 75,0% молодых с размером тазовых костей, приближающимся к 14,8 мм. Среди самок процент молодых равен 69,1, что очень близко к данным, полученным для самцов и говорит за некоторую достоверность этого метода определения молодых.

Мы попытались проверить свое положение, используя данные по отлову зверьков, проведенному весною 1946 г. в пойме Волги, где у нас точно учитывался возраст зверька. Обработка этого материала показала, что в популяции серых полевок молодых оказалось 78%, взрослых 22%, что полностью согласуется с данными, полученными при разборе желудка филина.

Такой же анализ был произведен нами для тазовых костей водяной крысы, отобранных из погадок филина, относящихся, видимо, к ранневесеннему периоду 1947 года. Среди этого материала, на основании промеров os *innominatum* и построения рабочих кривых, удалось выделить среди самок и самцов две возрастные группы. Первая группа — с более крупными размерами костей (см. таблицу 6) — принадлежит зверям, уже перезимовавшим две зимы и принимавшим участие в размножении; вторая — приплод прошлого года. Среди самцов мы видим взрослых 55%, а молодых — 45%; среди самок — взрослых — 40,9%, а молодых — 59,1.

Таким образом, еще раз подтверждается возможность определения возраста по тазовым костям из погадок и желудков наших хищников.

Таблица 5

Годы	1930	1931	1932	1938	1939
Пол	%	%	%	%	%
Самцы	56	66	63	61	68
Самки	44	34	37	39	32

Подводя итоги вышесказанному, мы можем сделать следующие выводы:

1. Видовой состав пищи филина значительно изменяется от наличия того или другого вида пищи в природе. В годы высокой численности мышевидных он питается ими, во время депрессии их численности переключается на питание водяной крысой, зайцами и птицей, используя также и лягушек.

	Общая длина os <i>innominatum</i>	
	самцы	самки
<i>Microtus arvalis</i> Pall		
взрослые	16,7 (16,4 — 17,1)	17,1 (16,6 — 17,7)
молодые	14,8 (13,8 — 15,3)	14,9 (13,0 — 16,5)
<i>Arvicola terrestris</i> L.		
взрослые	35,2 (34,1 — 36,2)	36,0 (35,0 — 38,4)
молодые	31,5 (30,4 — 33,0)	31,1 (26,5 — 33,4)

2. В Татарии филин скорее может быть причислен к вредным животным. Поедая выхухолей, зайцев, водяных крыс и птиц, он, несомненно, приносит вред, который не компенсируется уничтожением им мышевидных грызунов в годы высокой численности последних. Встречаясь сравнительно редко, филин, безусловно, не может лимитировать сколько-нибудь заметно численность этих вредителей и препятствовать нарастанию их количества.

3. Анализируя погадки и желудки филина, можно составить довольно верное представление о численности в природе животных, — объектов пищи филина. Больше того, на основании измерения тазовых костей, можно с большой долей вероятности говорить о возрастном и половом составе популяции мышевидных и водяной крысы и других животных, встречающихся в массовых количествах в питании филина.

В заключение считаю себя обязанной принести благодарность сотрудникам, принимавшим участие и оказавшим помощь в подготовке настоящей работы:

Попову В. А. — заведующему лабораторией экологии и систематики наземно- позвоночных животных Биологического института Казанского филиала АН СССР — за руководство в работе и

Зацепиной Р. А. — сотруднице Казанского гос. университета, которой была проделана кропотливая работа по изготовлению скелетов мелких млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астанин Л. — Возрастные изменения скелета млекопитающих в связи с вопросом определения возраста. Известия научн. ин-та им. Лесгафта, т. XIX, в. II, 1936.
2. Брем А. Э. — Жизнь животных. Том IV — Птицы. 1937.
3. Бутурлин С. А. и Дементьев Г. И. — Полный определитель птиц СССР. 1936.
4. Жарков И. В. и Теплов В. П. — Материалы по питанию хищных птиц ТР. Работы Волж.-Камск. охотничь-промышленной биолог. станции, в. 2, Казань, 1932.
5. Житков Б. С. — Биология лесных зверей и птиц. Издание автора, 1928.
6. Мензбир М. А. — Птицы России. Том. II, 1895.
7. Огнев С. И. и Воробьев К. А. — Fauna позвоночных Воронежской губернии. 1924.
8. Pax F. Wirbeltiersfauna von Schlesien. Berlin, 1925.
9. Пидопличка И. — Письмушки дослідження погадок за 1924—1935 р. р. Сибір. пр. зоолог. муз., № 19, 1937.
10. Промитов А. Н. — Птицы в природе. Москва, 1937.
11. Ралль Ю. М. проф. — Методика полевого изучения грызунов и борьба с ними. Ростиздат, 1947.
12. Фолитарек С. С. и Дементьев Г. П. — Птицы Алтайского государственного заповедника. Труды Алтайского гос. заповедника, в. I. Москва, 1938.
13. Холодковский Н. А. и Силаитьев А. А. — Птицы Европы. Практическая орнитология с атласом европейских птиц. 1901.
14. Эверсманн Э. — Естественная история Оренбургского края, ч. 2, 1850.

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Алексеев А. М. и Гусев Н. А.—Влияние фосфатов на водный режим листьев пшеницы в условиях недостаточного их водоснабжения	3
2. Алексеев А. М. и Гусев Н. А.—Влияние фосфатов и нитратов на водный режим листьев пшеницы в условиях недостаточного их водоснабжения	17
3. Баранов В. И.—К истории лесов Волжско-Камского края	37
4. Луккин А. В.—Возраст полового созревания и продолжительность жизни рыб, как один из факторов борьбы за существование	63
5. Луккин А. В.—О роли температурного фактора в процессе приспособления организма рыб к условиям внешней среды, наиболее благоприятным для воспроизведения	81
6. Луккин А. В. и Штейнфельд А. Л.—Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги	87
7. Шмидтов А. И.—Возрастной состав и темп роста судака низовьев р. Камы и Средней Волги	107
8. Шмидтов А. И.—Возрастной состав и темп роста щуки	141
9. Васянин К. И.—Влияние заморов и запуска рыболовства на воспроизводство запасов стерляди	159
10. Попов В. А. и Миронов Н. Ф.—Материалы по экологии желтогорлой мыши	167
11. Воронов Н. П.—Материалы по экологии крысоголовой полевки	191
12. Кулаева Т. М.—Материалы по экологии филина	197