

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра
Российской академии наук (ММБИ КНЦ РАН)**

На правах рукописи

КУЦЫН ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И РОСТ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L., 1758) И
ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L., 1758) АЗОВСКОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ
АНТРОПОГЕННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО
РЕЖИМА**

Специальность 25.00.28 – океанология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Балыкин П.А.

Мурманск 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. История изучения азовской популяции леща.	9
1.2. История изучения азовской популяции плотвы.	14
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	19
ГЛАВА 3. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ЛЕЩА И ПЛОТВЫ В АЗОВСКОМ МОРЕ..	24
3.1. Абиотические факторы среды.	30
3.2. Биотические факторы среды.	43
3.2.1. Ихтиофауна.....	44
3.2.2. Бентос.	57
ГЛАВА 4. ПРОБЛЕМА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА, ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РОСТ ЛЕЩА АЗОВСКОГО МОРЯ.....	63
4.1. Сравнительный анализ результатов определения возраста леща по различным возрастрестрирующим структурам.....	64
4.2. Структура азовской популяции леща.	75
4.3. Рост леща Азовского моря.	86
4.4. Состояние запаса и факторы, определяющие численность азовской популяции леща.	100
ГЛАВА 5. ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РОСТ ПЛОТВЫ, РОЛЬ ЭПИЗООТИЙ В ДИНАМИКЕ ЕЕ СТАДА.....	104
5.1. Структура азовской популяции плотвы.....	104
5.2. Рост плотвы Азовского моря.	113
5.3. Роль эпизоотий в динамике стада плотвы на примере диграммоза.	121
5.4. Приспособительная реакция плотвы на преобразования экосистемы бассейна Азовского моря.....	131

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	135
ВЫВОДЫ	139
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	141

ВВЕДЕНИЕ

Азовское море, не так давно считавшееся одним из самых рыбопродуктивных водоемов морского типа, дававшее до 8200 кг/км² рыбной продукции (Зенкевич, 1963), в значительной степени утратило статус богатейшего рыбопромыслового участка (Матишов и др., 2009).. Экосистема бассейна Азовского моря претерпела ряд широкомасштабных преобразований за последние сто лет, что привело к формированию новых эколого-трофических связей в сообществах живых организмов, в том числе и рыб. Наиболее значительные изменения сопряжены с антропогенной деятельностью, активным промыслом, зачастую носящим незаконный характер. Грандиозные планы по гидростроительству, реализованные во второй половине прошлого века наряду с климатическими преобразованиями, кардинальным образом изменили облик бассейна. Эти изменения коснулись как абиотических факторов, таких как гидрологический, температурный режим, соленость и пр., так и биотических, что выражается в качественных и количественных преобразованиях всего биоценоза. Отдельно стоит отметить проблему биологических инвазий, характерную для нарушенных местообитаний. Виды-вселенцы в значительной степени могут изменить всю матрицу взаимоотношений организмов внутри экосистемы.

В таких лабильных условиях рыбы вынуждены своевременно реагировать на экосистемные изменения перестройкой физиологических процессов, выраженных в преобразовании баланса энергетических затрат на рост и поддержание жизни; и формированием определенной популяционной и генетической структуры (Никольский, 1974). В конечном итоге, это позволяет компенсировать возросшие показатели смертности, поддерживать численность популяции на достаточном для самовоспроизводства уровне и в соответствии с трофическим статусом водоема.

Большой научный и практический интерес представляет адаптационный ответ видов с широким ареалом ввиду их экологической гибкости. Данные виды в процессе эволюции выработали ряд адаптивных приспособлений, позволяющих им осваивать самые разнообразные биотопы. Как правило, именно такие виды,

приспособленные к жизни в весьма лабильных условиях умеренных широт, имеют важнейшее промысловое значение.

В пределах Азовского бассейна, одними из самых распространенных и важных в промысловом отношении широкоареальными видами являются лещ *Abramis brama* L., 1758 и плотва *Rutilus rutilus* L., 1758. Популяции этих рыб являются весьма удачными модельными объектами в разработке проблем механизмов приспособления рыб к сукцессионным процессам в экосистеме, поскольку достаточно отчетливо и быстро раскрывают свой фенотипический потенциал, выраженный в изменении всевозможных биологических показателей.

Несмотря на широчайшие приспособительные возможности этих рыб, значительная часть запаса была утрачена как в ходе промысловой деятельности, в т.ч. нелегальной, так и в результате многосторонних преобразований экосистемы. Следует отметить, что сокращение численности леща и плотвы происходит на фоне общей деградации рыбных ресурсов (Матишов и др., 2009), прежде всего за счет автохтонных видов, чье место в экосистеме быстро занимает вселенцами.

Следует отметить, что лещ и плотва, несмотря на высокую степень схожести экологических особенностей (образ жизни, питание, распространение и т.д.), обладают существенными различиями в требованиях к местам размножения, что может существенно сказываться на динамике их стад и, в конечном итоге, определить степень эффективности приспособления к современным условиям экосистемы бассейна. Анализ этих и некоторых других особенностей биологии леща и плотвы поможет выделить и ранжировать факторы, являющиеся лимитирующими и играющие наиболее значительную роль в динамике популяций этих рыб.

Лещу и плотве Азовского моря, как рыбам с высоким промысловым статусом, посвящено большое количество работ (Дмитриев, 1931; Дойников, 1939; Аведикова, 1972; Дьякова, 1975; Агапов, 1998; Иванченко, 2005; Жердев, 2011 и др.). Однако большинство публикаций посвящено рыбохозяйственной стороне биологии этих видов (общая численность стада, промысловый запас, распространение, плотность популяции и т.д.). В то же время, вопросы динамики

биологических показателей (линейный и весовой рост, плодовитость, размерная, возрастная половая структура популяции и пр.) и роль преобразований этих показателей в приспособительном ответе, разработаны недостаточно хорошо и требуют анализа многолетних данных и длительных мониторинговых наблюдений. В то же время, методологическая база определения и оценки показателей структуры популяции и проблемы моделирования роста разработана хорошо и продолжает развиваться (Bertalanffy, 1957; Правдин, 1966; Рикер, 1979; Мельникова, 2009; и др.), что позволяет в полной мере или с небольшими ограничениями применить ее для разработки проблем динамики биологических показателей в адапционном ответе.

Теоретическая значимость результатов данной работы достаточно велика, поскольку они могут быть применены для решения фундаментальных вопросов адаптации и микроэволюции рыб с широким ареалом в условиях лабильных экосистем. Определенные сложности в исследовании вопросов, связанных с возрастом леща, были связаны с некоторым расхождением методологических подходов различных авторов в определении этого важнейшего показателя. В связи с этим были проведены оригинальные исследования по проблеме возрастной идентификации леща и предложены рекомендации по работе с различными возрастрестрирующими структурами.

С точки зрения рыбохозяйственной деятельности, изучение динамики биологических показателей леща и плотвы (сроки созревания, средний и предельный возраст, линейные размеры, масса, темпы роста и пр.) в связи с преобразованиями важнейших факторов среды позволит своевременно реагировать на их изменения мерами, направленными на рациональное использование данных рыб в качестве биоресурсов (расчет объемов квот, рыбохозяйственные прогнозы, обоснование промысловой длины и т.д.). Разработка проблем, описанных выше, может способствовать решению широкого ряда рыбоохранных задач и использоваться в целях оптимизации воспроизводства рыбных ресурсов. Результаты работы могут способствовать решению ряда природоохранных задач и использоваться в качестве обоснования

целесообразности ведения различного рода антропогенной деятельности в пределах изучаемого участка акватории бассейна Азовского моря.

В связи с этим была поставлена следующая цель: изучить структуру популяции и охарактеризовать рост леща и плотвы как результат приспособительной реакции на преобразования экосистемы бассейна Азовского моря. Для достижения этой цели необходимо решить следующие задачи:

- подвергнуть ревизии распространенные методы оценки возраста леща и разработать рекомендации по использованию различных возрастнорегистрирующих структур для популяции азовского моря;

- охарактеризовать структуру популяции леща и плотвы (половую, возрастную, размерную);

- провести анализ особенностей роста леща и плотвы в современных условиях с точки зрения приспособительного ответа к экосистемным преобразованиям;

- охарактеризовать значимость факторов, определяющих характер динамики популяций леща и плотвы, выделить основные направления адаптации к ним.

Основные положения, выносимые на защиту:

- популяционно-биологические показатели (линейные размеры, масса, возрастной состав) леща и плотвы в настоящее время свидетельствуют о крайне высокой промысловой нагрузке и сильной зависимости структуры их популяций от гидрологических условий;

- условия нагула леща и плотвы в настоящее время адекватны экологическим предпочтениям видов и не являются лимитирующим фактором в восстановлении их численности;

- жизненный цикл леща и плотвы Азовского моря стал более коротким, что, тем не менее, способствует росту воспроизводительной способности их популяций;

- лещ в большей степени, чем плотва, подвержен перелову, поскольку его пополнение зависит от гидрологических условий в период размножения.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе 3 в журналах из перечня ВАК. Значительная часть работ докладывалась на следующих конференциях: VII, VIII, IX научных конференциях студентов и аспирантов базовых кафедр Южного научного центра РАН» (г. Ростов-на-Дону, 2011, 2012, 2013 гг.), международной научной конференции «Актуальные проблемы обеспечения продовольственной безопасности юга России: инновационные технологии для сохранения биоресурсов, плодородия почв, мелиорации и водообеспечения» (г. Ростов-на-Дону, 2011 г.) и на международной научной конференции «Рациональное использование и сохранение водных биоресурсов» (Ростов-на-Дону, 2014 г.).

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, 5 глав и заключения, изложена на 155 листах машинописного текста, содержит 27 рисунков, 23 таблицы. Список литературы включает 147 источников, в том числе 11 иностранных авторов.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую искреннюю благодарность председателю Южного научного центра РАН, академику Геннадию Григорьевичу Матишову за предоставленную возможность проведения исследований и всестороннюю поддержку, благодарность и признательность своему научному руководителю, доктору биологических наук Балыкину Павлу Александровичу за ценные советы, подсказки и постоянно оказываемую поддержку при написании данной работы, доктору биологических наук, профессору Пономаревой Елене Николаевне за критические замечания и поддержку, д.б.н. Казарниковой А.В., к.б.н. Старцеву А.В., к.б.н. Филатову В.Н., д.б.н. Бердникову С.В., д.б.н. Лебедевой Н.В., к.б.н. Карамушко О.В., д.б.н. Карамушко Л.И., Расхожевой Е.В., с кем в дискуссиях рождались новые удачные идеи.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), будучи одними из важнейших промысловых объектов Азовского моря и впадающих в него рек, издавна привлекали внимание исследователей. Однако началом всестороннего и специализированного изучения этих рыб следует считать Азовско-Черноморскую научно-промысловую экспедицию (1922-1927 гг.) под руководством известного зоолога и гидробиолога Н.М. Книповича. Результаты этой экспедиции опубликованы в виде 10 выпусков «Трудов». Вполне справедливо будет взять исследования в рамках этой грандиозной экспедиции за точку отсчета в истории изучения биологических особенностей, промысла и воспроизводства леща и плотвы Азовского моря. Установленные в ходе этих исследований биологические особенности и промысловый статус леща и плотвы послужили важной предпосылкой для дальнейшего комплексного их изучения в целях расширения промысловой деятельности. В итоге эти два объекта оказались в фокусе научных интересов специалистов АзНИИРХа, а с 2003 г. – исследователей АФ ММБИ и ЮНЦ РАН. Остановимся подробнее на истории изучения каждого изучаемого объекта.

1.1. История изучения азовской популяции леща.

Лещ распространен очень широко (практически вся Палеарктика), а в местах обитания достигает высокой численности и, как следствие, имеет высокое промысловое значение. По этой причине, данный вид становился объектом изучения значительного числа исследователей, результатом чего явилось весьма внушительное количество посвященных ему трудов. Однако ввиду своего широчайшего ареала и скорости развития приспособительных реакций в различных условиях лещ продолжает оставаться актуальным объектом для всестороннего изучения.

В пределах своего ареала лещ проявляет весьма различные биологические свойства, представители южных популяций отличаются от северных. Являясь изначально пресноводным видом, лещ часто формирует полупроходные формы, которые в свою очередь могут проявлять вторичную туводность, при чем, за

весьма непродолжительное время, ограниченное несколькими десятками лет. Обладая определенными морфологическими, экологическими, физиологическими и прочими биологическими особенностями каждая внутривидовая группировка леща представляет научный интерес как в сравнении с другими группировками, так и в процессе приспособления к преобразованиям экосистем.

Популяция азовского леща являлась объектом исследований значительного числа авторов, задачей которых была, прежде всего, оценка запасов и промыслового статуса, анализ распространения промысловых скоплений и миграций, разработка проблем искусственного воспроизводства. Работ, посвященных биологическим особенностям, проблеме формирования структуры популяции и процессам роста в условиях экологических преобразований гораздо меньше. В первую очередь это связано с высокой промысловой значимостью популяции и необходимостью организации эффективной рыбодобывающей деятельности.

Самым первым комплексным и значительным трудом, посвященным биологии популяции азовского леща, стоит считать работу Н.А. Дмитриева «Лещ Азовского моря» (1931). Данная монография явилась результатом работы Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции под руководством Н.М. Книповича (1922-1927 гг.). В работе представлены данные о распространении леща в тот период, о его промысле (статистические данные по уловам, информация о вылове различными орудиями лова, сбыте и обработке, представлена оценка экономической эффективности промысла), о биологии и экологии (миграции, размножение, питание, структура популяции, темп линейного и весового роста, ихтиопатологическая характеристика). В итоге была дана оценка среднему годовому улову леща по данным 1924-1929 гг. (148000 ц); выдвинуто предположение о зависимости эффективности нереста леща от гидрологических и метеорологических условий. Установлено, что основу нерестовой части популяции составляли 5-6 летние рыбы. Сделаны некоторые выводы о темпе линейного роста леща: наиболее высокие значения этого показателя приходятся на однолетних и двухлетних рыб с

постепенным снижением в старших возрастных группах. Автор дает рекомендацию использовать для промыслового изъятия рыб достигших шестилетнего возраста, что свидетельствует о более длительных сроках созревания леща в конце 20-х гг. прошлого века. Характеризуя половую структуру, Дмитриев отмечает, что в младших возрастных группах преобладают самцы, в то время как в старших – самки. Соотношение полов в нерестовой части популяции близко к 1:1. Немаловажным выводом является установленная автором пищевая пластичность азовского полупроходного леща. Характер кормовой базы определяется доминирующими видами донных организмов на участках нагула.

В целом, данный труд является ценнейшим источником информации о биологии леща на заре растущего промысла, гидростроительства и прочей хозяйственной деятельности человека, влияющей на экосистему бассейна Азовского моря. Результаты Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции явились отправной точкой в дальнейших исследованиях леща Азовского моря.

Последующие исследовательские работы были посвящены, главным образом, состоянию запасов, промыслу леща, весьма значительное число исследований посвящено вопросам искусственного воспроизводства.

Мониторинг состояния общего и промыслового запаса леща являлся и продолжает оставаться важнейшей задачей исследователей в рамках программ по обеспечению продовольственной безопасности государства. Первой работой, посвященной разработке проблем, связанных с состоянием запасов, не считая фундаментальный труд Н.А. Дмитриева, следует считать публикацию С.К. Троицкого (1935) «Материалы к оценке состояния запасов азово-донского леща», в которой автор приводит данные о результатах промысловой деятельности и перспективах ее расширения с учетом биологических и продукционных особенностей азовского леща.

Еще одной заслуживающей внимания работой является публикация К.Г. Дойникова (1939) «Азовский лещ», дополняющей данные, изложенные в комплексной работе Н.А. Дмитриева, результатами исследований биологических

особенностей леща в 1930-х гг., характеризующимися расширением промысловой деятельности.

В связи с расширением промысла в 1930-х, стала актуальной задача изучения вопросов воспроизводства леща. В связи с этим, И.Я Сыроватским (1940) были установлены основные особенности экологических условий (гидрологический режим, температура) во время нереста леща на займищах. Дальнейшее развитие исследований в этой области было изложено в работах И.Н. Сыроватской (1949 а, 1949 б, 1950), где рассматривались частные вопросы экологии размножения азовского леща. После зарегулирования стока р. Дон в 1952 г., немаловажной задачей стала оценка эффективности естественного воспроизводства леща. Разработке данной проблемы посвящены работы Э.В. Макарова (1960), Дьяковой (1962, 1963, 1964), в которых отмечается снижение эффективности естественного нереста вследствие изменения гидрологического режима р. Дон, малых объемов ппуска воды в весенний период и недостаточной продолжительности залития поймы.

В связи с установленной вышеуказанными авторами низкой эффективности естественного воспроизводства леща, связанной с интенсивными гидростроительными работами, в фокусе исследователей стала проблема искусственного воспроизводства, компенсирующего недостающий объем пополнения запаса. Большое внимание этому вопросу в своих работах уделял Е.Г. Бойко (1951, 1960), биологическое обоснование искусственного воспроизводства азовского леща представлено в исследованиях Н.И. Сыроватской (1952), Г.П. Дьяковой (1960). В результате была разработана и внедрена биотехнология выдерживания производителей и выращивания молоди в условиях нерестово-выростных хозяйств, что закономерно привело к увеличению пополнения общего и промыслового запаса и позволило в значительной степени компенсировать убыль в результате промысловой и прочей хозяйственной деятельности. В дальнейшем, решению данного рыбохозяйственного вопроса были посвящены работы значительного числа исследователей (Романычева, 1960; Тевяшова,

Шехов, 1962; Заика, Круподер, 1964; Брызгунова и др., 1969; Жмурова и др. 1981; Жмурова, Шуватова, 1983; Воловик и др., 1983).

Широкое распространение получили и исследования кормовой базы и питания азовского леща, однако большая их часть посвящена трофологии рыб на ранних этапах онтогенеза и в условиях нерестово-выростных хозяйств (Кривобок, Дьякова, 1956; Желтенков, 1960; Заика, 1964; Брызгунова, 1979; Вдовенко, 1983; Дахно, 1986; Селиванова, Студеникина, 2002 и др.). Авторы в своих работах отмечают, что лещу свойственна пищевая пластичность, однако в целом, основу кормовой базы популяции составляют олигохеты и хирономиды, представители инфуны. Высокой эффективности использования данных кормовых организмов способствует выдвижной рот леща. На ранних этапах развития, в низовьях Дона и в НВХ, лещ питается зоопланктоном. Исследователи приходят к мнению, что в целом кормовая база леща достаточна для поддержания высокой численности и не является лимитирующим фактором, что связано с высоким продукционным потенциалом моря. Тем не менее, ввиду различий экологии питания на разных этапах развития, на определенных участках нагула может возникать локальная недостаточность пищи, особенно в многочисленных возрастных группах, что в итоге отражается на структуре популяции. Отмечается, что в условиях осолонения моря в результате гидростроительства и сокращения стока р. Дон ввиду естественных причин (маловодные годы), значительная часть кормовой базы может оказаться недоступной.

Возвращаясь к истории изучения популяционной биологии азовского леща, без знания которой невозможна организация рационального промысла, нельзя не отметить работы Т.Ф. Дементьевой (1955), И.Н. Тимофеева (1962, 1964), Е.Г. Петровой (1968), Дьяковой (1971), а также труды последних лет (Иванченко, 1983, 1996, 2005, 2006, 2011). Исследования, которым посвящены вышеперечисленные работы, в центре своего внимания ставили изменения биологических особенностей азовской популяции леща в связи с гидростроительством и увеличением объемов вылавливаемой рыбы как легальным промыслом, так и браконьерским. Т.Ф. Дементьевой (1955) был

высказан ряд предположений, в соответствии с которыми после зарегулирования стока р. Дон ожидается сокращение нерестовых площадей и нагульного ареала, вызванного осолонением моря. В связи с этим автор констатирует ухудшение условий питания и прогнозирует уменьшение темпа линейного и весового роста. В действительности, высказанные Т.Ф. Дементьевой предположения в значительной степени подтверждались первые десятилетия после строительства на р. Дон каскада водохранилищ. В 1960-х гг. И.Н. Тимофеев (1962, 1964) отмечал, что в связи с осолонением моря сроки созревания леща увеличились, как и средняя длина, при которой оно наступает, в связи с чем предлагал установить промысловую длину 28 см, а не 24 см. Однако последовавшее сокращение численности привело к уменьшению плотности рыб в популяции и увеличению обеспеченности пищей, вследствие чего темп роста рыб увеличился, а сроки созревания сократились, что отмечается в работах И.Н. Иванченко (1997, 2005).

В настоящее время внутривидовые преобразования биологии азовского леща продолжают в соответствии с изменениями экосистемы бассейна Азовского моря. Поэтому, несмотря на достаточно глубокую изученность биологии леща в середине прошлого века, проблема познания особенностей и механизмов приспособительного ответа популяции на изменения различных факторов среды (прежде всего вызванных деятельностью человека), остается актуальной.

1.2. История изучения азовской популяции плотвы.

Как и лещ, плотва является одним из самых многочисленных промысловых видов в пределах бассейна Азовского моря. Однако рост ее промыслового значения пришелся на период падения запасов более ценных в промысловом отношении видов. Одновременно с увеличением доли плотвы в промысловых уловах рос интерес исследователей к особенностям биологии данной формы плотвы. Однако подавляющее большинство работ посвящено биологическим основам искусственного воспроизводства плотвы в нерестово-выростных хозяйствах. Значительно меньше исследований затрагивают проблему изучения роста, популяционной биологии и экологии азовской плотвы.

Основательной работой, посвященной промысловому использованию и оценке запасов плотвы Азовского моря была работа И.Я. Сыроватского (1938), в которой характеризуется динамика численности промыслового стада в связи с такими факторами как температурные условия, наличие или отсутствие штормов, и прежде всего, объем речного стока. Делается вывод о наличии двух стад плотвы: донского и кубанского, вклад которого в объем вылова более высок. Автор отмечает флуктуирующий характер динамики численности плотвы, констатируя наличие чрезвычайно урожайных поколений 1931 и 1932 гг. и связанную с флуктуацией численности несостоятельность биостатистического метода в прогнозировании уловов. В качестве рекомендации для рационализации промысловой деятельности И.Я. Сыроватский предлагает перераспределение промысловых мощностей таким образом, чтобы объем выловленной весной рыбы не превышал 40% общегодового улова.

Распределение плотвы в Азовском море в конце 1930-х гг. достаточно подробно описано в работе А.Н. Смирнова (1947). Установлено, что плотва практически не встречается при солености выше 10-12‰, а акватория ее нагула ограничена Таганрогским заливом и кубанским побережьем Азовского моря.

В другой работе И.Я. Сыроватского (1949) приводятся данные о миграциях плотвы в трофический и генеративный периоды. В пределах как донского, так и кубанского стада формируются яровые и озимые формы, пики нерестовых миграций которых приходятся на весну и осень соответственно.

После интенсивного гидростроительства в бассейнах рек Дон и Кубань на фоне роста объемов промысла стала актуальной задача изучения вопросов искусственного воспроизводства плотвы. Впоследствии, спектр проблем, затрагивающих искусственное воспроизводство в пределах кубанских лиманов, оставался в фокусе исследователей, что привело к стремительному росту количества работ, посвященных биологическим основам рыбоводного процесса. Среди наиболее значимых исследований в этой области следует отметить работы С.К. Троицкого (1954, 1957, 1962, 1964), в которых представлена методика выращивания молоди плотвы в Бейсугском и Ахтарском лиманах,

охарактеризованы гидрологические, гидрохимические и температурные условия в этих водоемах. Установлено, что ключевыми факторами, влияющими на результат выращивания, является гидрологический и зависящий от него солевой режимы водоемов. Приведены данные о выживаемости молоди, выращенной в условиях нерестово-выростных хозяйств, делается вывод о расширении объемов искусственного воспроизводства плотвы, а также о необходимости дальнейшей разработки и усовершенствования технологии получения и выращивания молоди. Таким образом, изучение особенностей искусственного воспроизводства плотвы в условиях лиманов были продолжены рядом авторов (Суханова, Крылова, 1961; Мусатова, Куприй, 1961; Теплова, 1962, 1963; Абаев, 1961; Абаев, Богучарсков, 1962, 1963; Абаев, Крылова, 1963; Крылова, 1963; Фетисова, 1963, 1964 и др.).

Наиболее полными и актуальными исследованиями, характеризующими развитие и современное состояние искусственного воспроизводства плотвы, являются многочисленные работы Е.П. Цуниковой (1964, 1966, 1968, 1980 и др.) часть из которых была выполнена в соавторстве (Цуникова и др. 1997, 1998, 2006). Автор приводит характеристику различных абиотических факторов среды, влияющих на эффективность воспроизводства плотвы. Установлено, что наиболее благоприятными условиями является постепенное, равномерное теплонакопление во время нерестовой миграции и нереста. Перепады температур способствуют растягиванию периода размножения во времени, что отрицательно сказывается как на интенсивности хода, так и на жизнестойкости молоди. Ключевую роль в выживаемости икры и личинок плотвы играет и солевой режим. В годы с неблагоприятным гидрологическим режимом, выражающимся в низкой водности, соленость лиманов повышается, что приводит к низкой выживаемости молоди. Весьма неблагоприятной для развития плотвы оказывается и чрезмерная эвтрофикация водоемов, приводящая к кислородному дефициту. Е.П. Цуникова констатирует ухудшение воспроизводительных свойств популяции плотвы в настоящее время, о чем свидетельствуют приведенные рыбоводно-биологические показатели производителей. Так, средняя масса и плодовитость в середине 2000-х гг. уменьшилась в 1,2-2 раза по сравнению с 1990-и, что связано с преобладанием

в нерестовом стаде рыб младших возрастных групп. Автор также связывает снижение урожайности с недостаточной численностью производителей. Неблагоприятное состояние нерестилищ отмечено и в пределах Ейского лимана, что связано как с эвтрофикацией и зарастанием, так и с развитием чернопятнистого заболевания, переносчиком которого является моллюск *Limnea stagnalis*, численность которого значительно увеличилась.

Вопросы, связанные с рациональной организацией промысла после зарегулирования стоков рек рассматривались Т.М. Аведиковой (1965, 1972, 1974, 1975). Автор отмечает наличие повторно нерестующих поколений, что обусловлено селективностью специализированных орудий лова. Невода не улавливают впервые нерестующих двухгодовиков длиной 9-13 см и около 20% мелких трехгодовиков. Расчет допустимого улова промысловой плотвы производится таким образом, что промысел оставляет около 40-50% повторно нерестующих трехгодовиков и 10-20% нерестующих в следующий раз четырехгодовиков. В то же время, были введены запретные участки в предгирловых и пространствах моря и лиманов во время формирования нерестовых скоплений. Такая промысловая нагрузка весьма благоприятно выдерживалась плотвой на фоне общего ухудшения условий обитания в связи с осолонением. Однако, как отмечает автор, наблюдаемая тенденция к увеличению количества пропускаемых на НВХ производителей приводит к перенасыщению нерестилищ, что отрицательно сказывается на приплоде текущего года. Для дальнейшей модернизации промысла Т.М. Аведикова предложила отказаться от ставных неводов с ячейей 32 мм в связи с низкой производительностью, перейти на активный лов тралами и увеличить интенсивность осеннего промысла в связи с высокими пищевыми качествами рыбы в данный период.

Уже в начале 1970-х гг. и последующие 20 лет наблюдалось резкое снижение численности и запаса плотвы, и требовались новые исследования с целью организации промысла. В работах С.А. Агапова (1997, 1998) констатируется сокращение ареала и численности во всех возрастных группах за вышеуказанный период и лишь в середине 1990-х ситуация несколько

улучшилась. Автор предложил восстановить промысловую меру до 16 см и ограничить использование закидных неводов, а интенсивность промыслового изъятия установить в пределах 35% промыслового запаса.

В настоящее время, как отмечает Н.А. Жердев (2011), наблюдается омоложение нерестового стада, преобладание младших возрастных групп, что свидетельствует о чрезмерной промысловой нагрузке на популяцию. В связи с этим автор предлагает установить интенсивность промыслового изъятия на уровне 25% запаса.

Характеризуя степень изученности плотвы Азовского моря, следует отметить, что абсолютное большинство работ посвящено оценке промыслового запаса, организации промысловой деятельности, а также вопросам искусственного и естественного воспроизводства в пределах Кубанских лиманов. К сожалению, данные о биологическом состоянии плотвы, в частности об особенностях ее роста и созревания, весьма фрагментарны.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты ихтиологических наблюдений с 2003 по 2013 гг. Исследования носили всесезонный мониторинговый характер, что позволило собрать обширный материал, с высокой степенью достоверности характеризующий состояние популяции в различные годы и на различных этапах сезонного цикла (во время нерестовых миграций, ската в море, нагула, зимовки). Однако большая часть материала была собрана во время весенней нерестовой миграции и осенью, в ходе формирования зимовальных скоплений.

География района исследований охватывала нижний Дон (гирло Свиное), восточную и центральную часть Таганрогского залива (рис. 1). Выбор данного участка для ихтиологических исследований связан с его высоким значением, как в качестве отрезка миграционного пути, так и нагульной акватории для исследуемых рыб. Промеры и камеральная обработка материала осуществлялись на береговой научно-экспедиционной базе ЮНЦ РАН «Кагальник», находящейся в одноименном поселке Азовского района Ростовской области. В центральную часть Таганрогского залива в сентябре 2011 года была организована экспедиция на НИС «Денеб», где был осуществлен лов плотвы, формирующей нагульные скопления. Объем собранного в ходе экспедиции материала составил 440 экз. плотвы. Для оценки влияния эпизоотий на динамику стада плотвы был организован учет зараженной рыбы во время диграммоса в августе 2012 г. Учет проводился в восточной и центральной частях Таганрогского залива. На всех участках контрольных обловов производился анализ всего видового состава рыб, что позволило оценить состояние ихтиоценоза в целом, как фактора, влияющего на динамику стада и биологические особенности леща и плотвы.

Сбор ихтиологического материала в Свином гирле производился посредством порядков жаберных сетей с ячейей 14-50 мм, малькового вентеря и 2-метрового бимтрала. Облов Таганрогского залива осуществлялся рамными и безрамными ставными сетями с размерами ячеи от 25 до 100 мм. Проверка сетей и выборка улова в гирле Свиное проводилась дважды в сутки: в 7 и 19 часов.

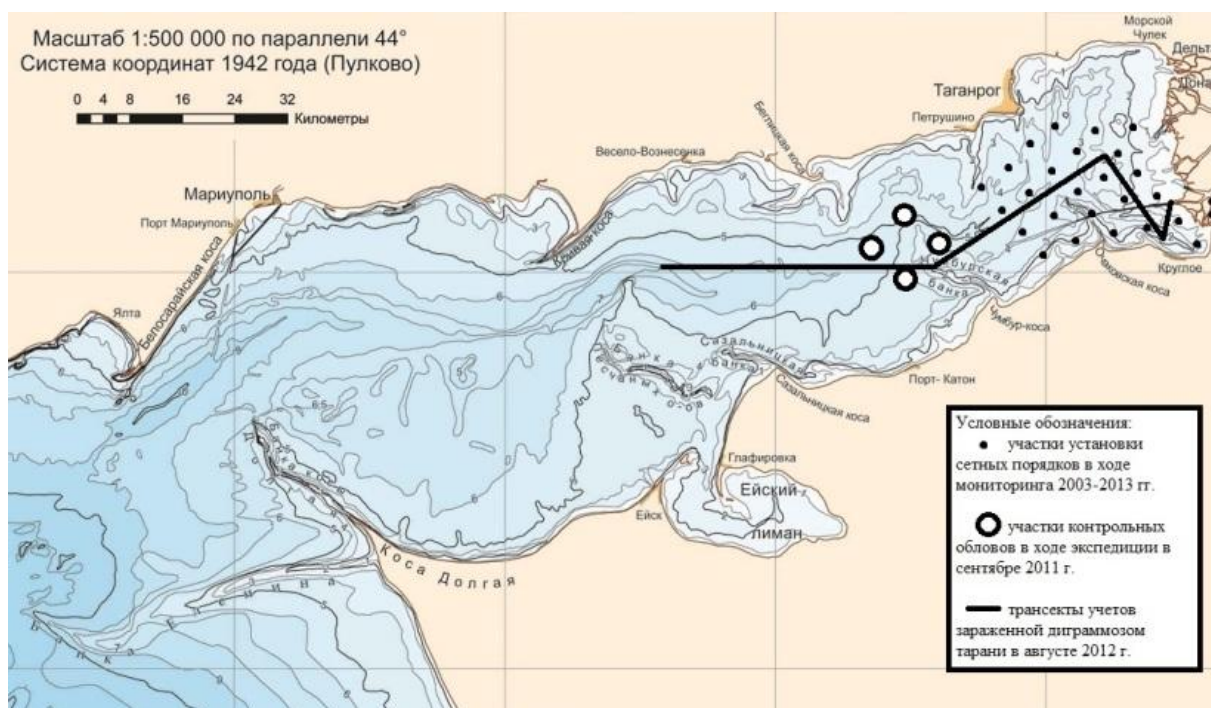


Рис. 1. Карта-схема района исследований

Вентерный улов изымался раз в три дня. В заливе проверка сетных порядков осуществлялась один раз в сутки. Для выезда в Таганрогский залив были использованы катера с подвесным мотором «Master-540» и «Master-450». Выход в дельту Дона (Свиное гирло) осуществлялся с помощью весельных лодок. Облов осуществлялся и в зимний период путем постановки сетей под ледовый покров.

Вылов биологических ресурсов обеспечивался разрешениями, выделенными в научно-исследовательских, учебных и культурно-просветительских целях.

Обловленный в ходе экспедиций материал подвергали полному биологическому анализу (Правдин, 1966): измерялась масса рыбы, определялась половая принадлежность особи, стадия зрелости гонад (Мейен, 1940), проводились измерения длины рыбы: SL (промысловая длина) – расстояние от конца рыла до конца чешуйного покрова, AC (длина по Смиту) – расстояние от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника, AD (абсолютная длина) – расстояние от конца рыла до конца самых длинных лучей хвостового плавника. В расчетах применялась промысловая длина (SL), традиционно используемая при измерении карповых рыб.

В качестве материала для изготовления возрастных препаратов были использованы три структуры: чешуя (S), традиционно используемая при определении возраста большинства видов рыб, наиболее подходящая для определение некрупных рыб младших возрастных групп, особенно плотвы; первые лепидотрихии грудного плавника (в дальнейшем Р), применяющиеся при определении возраста азовского леща в Азовском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства (АзНИИРХ); а также второй луч спинного плавника (в дальнейшем D), предпочтение которому было отдано в связи с результатами проведенных исследований по оптимизации методологии определения возраста азовского леща (Куцын, Иванченко, 2014). Чешуя и плавниковые лучи собирались с каждой особи, складывались в отдельные чешуйные книжки и нумеровались в соответствии с данными по длине и массе рыбы. Сбор целых грудных плавников и фиксация в определенном положении во время просушки осуществлялись согласно рекомендациям Е.Г. Бойко (1946). В дальнейшем, из плавниковых лучей изготавливались спилов с помощью дисковой фрезы, приводимой в движение электромотором. Толщина спилов в ходе изготовления не превышала 1-1,5 мм. Перед просмотром чешуи осуществлялась ее очистка нашатырным спиртом. Спилов просматривались в растительном масле, выполняющего роль просветляющей жидкости. Просмотр и чтение препаратов проводились с помощью бинокулярной лупы МБС-10 в проходящем свете. Увеличение при просмотре чешуйных препаратов составляло $14 \times 1,5 \times 0,6$; при просмотре спилов лепидотрихий - $14 \times 1,5 \times 2$. Для получения снимков препаратов использовалась цифровая камера для оптических микроскопов МУscope 320М ССD.

Сбор материала для паразитологических исследований плотвы проводили летом 2012 г. в дельте р. Дон (гирло Свиное, прот. Каменик, прот. Сумжа, приустьевая часть р. Дон), а также в восточной части Таганрогского залива (Павло-Очаковская коса, Чумбур-коса и кутовая часть) во время ихтиологических съемок на стационарных точках и в ходе экспедиционных исследований на НИС «Профессор Панов» в восточной и центральной частях Таганрогского залива, где применялся трансектный метод учета (рис. 1). Вылов рыб для биологического

анализа осуществляли сачками в поверхностном слое воды. Использование сетей оказалось неэффективным, поскольку рыбы были малоподвижны и не облавливались сетными орудиями лова. Всего в ходе трансектных наблюдений было отмечено 3600 экз. плотвы. Из них на биологический анализ и паразитологическое исследование было отобрано 105 экз. рыб.

Сбор, фиксацию и дальнейшую обработку паразитов проводили по общепринятым в паразитологии методам (Быховская-Павловская, 1985; Мусселиус и др., 1983). Видовую принадлежность паразитов определяли с помощью «Определителя паразитов пресноводных рыб» под редакцией О.Н.Бауера (1987).

В работе использованы традиционные показатели зараженности: экстенсивность инвазии – доля зараженных рыб в выборке, в %; интенсивность инвазии – число особей паразита в отдельной инвазированной рыбе; средняя интенсивность инвазии – сумма всех особей одного вида, деленная на число зараженных особей хозяина, индекс обилия – среднее число паразитов на одну особь в изученной выборке хозяина.

Объем собранного ихтиологического материала за весь период исследований (2003-2013 гг.) составил порядка 5500 экз. леща и 10200 экз. плотвы (табл. 1). Количество проанализированных рыб в ходе экспедиции в 2011 г. составил 440 экз. плотвы. Большая часть материала была собрана в весенний и осенний периоды, во время формирования миграционных скоплений.

Таблица 1.

Количество исследованных особей леща и плотвы в период 2003-2013 гг.

Вид биоанализа	Лещ											
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	Итого
Промеры (SL, масса)	79	136	288	204	891	1319	349	904	604	680	89	5543
Половая принадлежность	79	120	215	199	756	1150	320	904	280	356	89	4468
Возраст	51	59	80	100	220	300	100	200	120	140	80	1450
	Плотва											
Промеры (SL, масса)	80	744	234	157	1063	1039	2028	72	725	1869	2282	10293
Половая принадлежность	80	735	234	157	955	850	1806	72	720	1850	2250	9709
Возраст	40	120	80	60	100	160	240	60	160	320	460	1800

Весь собранный материал впоследствии подвергался вариационно-статистической обработке при помощи программного пакета MS Excel. Для моделирования роста использовалось уравнение Берталанфи, коэффициенты которого рассчитывались в соответствии с рекомендациями Е.Б. Мельниковой (2009).

ГЛАВА 3. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ЛЕЩА И ПЛОТВЫ В АЗОВСКОМ МОРЕ

Известно, что в ходе своего эволюционного развития и онтогенеза, основной задачей, стоящей перед живым организмом, является разрешение вещественно-энергетических противоречий между ним и средой обитания. Решение данной задачи способствует становлению эффективного приспособительного ответа, обеспечивающего единство организма и среды. Комплекс адаптивных изменений, затрагивающий морфологические, анатомические, физиологические, этологические, популяционно-биологические и другие особенности, динамичен и меняется в соответствии с преобразованиями среды обитания.

Популяции леща и плотвы являются компонентами крайне лабильной и в то же время продуктивной экосистемы Азовского моря, испытывающего, кроме того, мощнейшую антропогенную нагрузку. В условиях сильных сукцессионных процессов и активной промысловой деятельности азовский лещ и Плотва получили ряд популяционно-биологических особенностей, позволяющих частично компенсировать возросший уровень смертности.

Распространение азовской популяции леща в морской части ареала весьма неравномерно и зависит от солености воды и продуктивности кормовых площадей (рис. 2). Различные размерные и возрастные группы его популяции обитают в районах моря в соответствии с особенностями питания и отношения к солености воды в местах обитания. Нагул молодых особей леща протекает преимущественно в предустьевых участках дельты Дона и в опресненных зонах Таганрогского залива. Ареал сеголетков и годовиков ограничивается изогалиной 7-8‰, в связи с чем рыбы этих возрастных групп слабо распространялись в открытой части моря даже в период естественного стока Дона и Кубани. В то же время, значительное количество леща старших возрастных групп встречается при солености 8-9‰. Акваторию водоема с соленостью воды выше 11‰ осваивают только отдельные половозрелые особи. Максимальная соленость, при которой встречался лещ в Азовском море, 12,9 ‰. Основная масса леща находилась в морской части ареала с соленостью воды 4-6‰ (Дементьева, 1955; Дьякова, 1975).

Наибольшую площадь распространения леща 25-28 тыс. км² была отмечена в середине 30-х годов, когда средняя соленость моря не превышала 9‰. Половозрелая часть обитала в прибрежных участках по всему морю. Не смотря на самую высокую за период наблюдений численность и плотность рыб, достигавшую 9,9 тыс. шт./ км², лещ имел максимальные приросты длины и массы, чему способствовала высокая кормность водоема. Обширная площадь ареала была обусловлена не только благоприятной соленостью на основной части акватории моря, но и наличием многочисленных поколений леща, обитавшего в условиях высокой обеспеченности пищей на участках собственно моря. Однако последующее падение промыслового запаса популяции, происходившее в период естественного сокращения стока рек и повышения солености моря, привело к сокращению нагульных площадей до 10 тыс. км². Промысловая часть популяции держалась в прибрежье, с соленостью воды, редко превышавшей 11‰. В это время лещ потерял более половины нагульных площадей, преимущественно за счет западных районов Азовского моря (Иванченко, 2004).

После зарегулирования Дона в Азовском бассейне отмечалось снижение биомассы бентоса и угнетение роста рыб, вызванное участившимися заморами и уменьшением площади ареала. В первое пятилетие после зарегулирования Дона соленость моря возросла до 12,2‰. Лещ за пределы Таганрогского залива практически перестал выходить. Однако, сокращение площади ареала, сопровождающееся снижением общего запаса популяции, определило уменьшение плотности рыб в пределах ареала.

В середине 70-х годов, после некоторого увеличения речного стока и снижения солености моря до 11,3‰, наступил период исключительно низкой водности рек Азовского бассейна, когда уровень осолонения достиг максимальных значений. Это привело к изменению характера распределения полупроходных рыб в море. Площадь вод с соленостью 7-8‰, доступной для нагула леща младших возрастных групп, сократилась и ограничилась восточной частью Таганрогского залива. В свою очередь, лещ не выходил за пределы западных районов залива, где проходила изогалина солености 11‰. В результате

популяция сконцентрировалась на самой малой за период наблюдений площади, составлявшей всего 3,8 тыс. км², и существовала при плотности рыб 8970 шт./км² (Иванченко, 2004).

Однако дальнейшее антропогенное влияние на речной сток было ослаблено природными факторами. В 1977-1988 гг. резко отрицательная аномальность в увлажнении бассейна Азовского моря сменилась на почти такую же положительную. Снижение солености моря, вызванное паводком 1971 г., привело к расширению ареала леща до 4,2 тыс. км², включившего большую часть акватории Таганрогского залива. Во время учетных траловых съемок лещ не встречался только в северо-западных участках залива, где в течение длительного периода отмечался неблагоприятный солевой и кислородный режимы. По мере снижения общего запаса популяции, плотность рыб в море изменялась в пределах 7,8-2,3 тыс. шт./км². Впервые за предшествующие 15 лет соленость Азовского моря оказалась на оптимальном для популяций полупроходных рыб уровне. Дальнейшее опреснение моря после многоводного 1994 г. вновь привело к увеличению ареала. Однако, если ранее половозрелая часть популяции, в связи с высокой резистентностью к солености, нагуливалась на более обширной акватории моря, чем неполовозрелая, то в современных условиях ее распространение ограничивалось пределами Таганрогского залива, на большей части которого в этот период соленость не превышала 7-9‰. Граница изогалины 11‰ проходила далеко за пределами залива, что было вызвано высокой ветровой активностью, приводившей к интенсивному выносу пресных вод из Таганрогского залива в открытую часть моря. В связи с этим, впервые за период наблюдений, отмечалось широкое распространение годовиков леща урожайного поколения 1994 г. в прибрежье северного и западного районов моря. Но уже через год, после снижения численности рыб этого поколения, ареал популяции вновь приобрел прежние масштабы и ограничился пределами акватории Таганрогского залива площадью 4,6 тыс. км². При этом соленость вод в море не являлась сдерживающим фактором для распространения леща (Иванченко, 2004).

В годы наибольшего опреснения Азовского моря (1992-1998) около 80% акватории моря занимали воды с соленостью не выше 10-11‰ (табл. 2). Но в современных условиях половозрелый лещ стал лишь частично осваивать мелководья кубанского побережья, а молодь после многоводного 1994 г. – кратковременно (только в 1995 г.) участки украинского побережья собственно Азовского моря. При общей картине распространения популяция леща в бассейне Азовского моря, сходной с периодом естественного режима водоема, площадь ареала сохранилась на прежнем низком уровне – порядка 4-5 тыс. км². Скопления леща отмечались как в Таганрогском заливе, так и у кубанского побережья собственно моря. Однако низкая численность промысловой части популяции определила разреженность и агрегированность скоплений рыб. Таким образом, морская часть ареала, при средней плотности леща 1,13 тыс. шт./км², носила пятнистый разорванный характер (табл. 2)

Таблица 2

Ареал леща в периоды изменения режима солености Азовского моря (Иванченко, 2004)

Годы	Соленость моря, ‰	Соленость Таганрогского залива, ‰	Ареал, тыс. км ²	Плотность рыб, тыс. шт./км ²	Промысловый запас, млн шт.
1930-1951	10,1	6,2	17,7	9,92	175,6
1952-1955	12,2	7,8	5,1	7,65	39,0
1956-1968	11,3	7,5	6,3	5,81	36,6
1969-1976	12,5	9,5	3,8	8,97	34,1
1977-1992	11,7	7,5	4,2	5,79	24,3
1993-1998	10,6	6,7	4,7	1,13	5,3

Период 2000-2013 гг. характеризуется распреснением Азовского моря до значений, свойственных естественным условиям (Матишов и др. 2006). Солевой режим сложился таким образом, что лещу для нагула открылись участки

прибрежной части собственно моря. Однако современное опреснение привело лишь к незначительному расширению ареала, его площадь так и не достигла величины периода естественного режима водоема, что может быть связано с низкой численностью и плотностью.

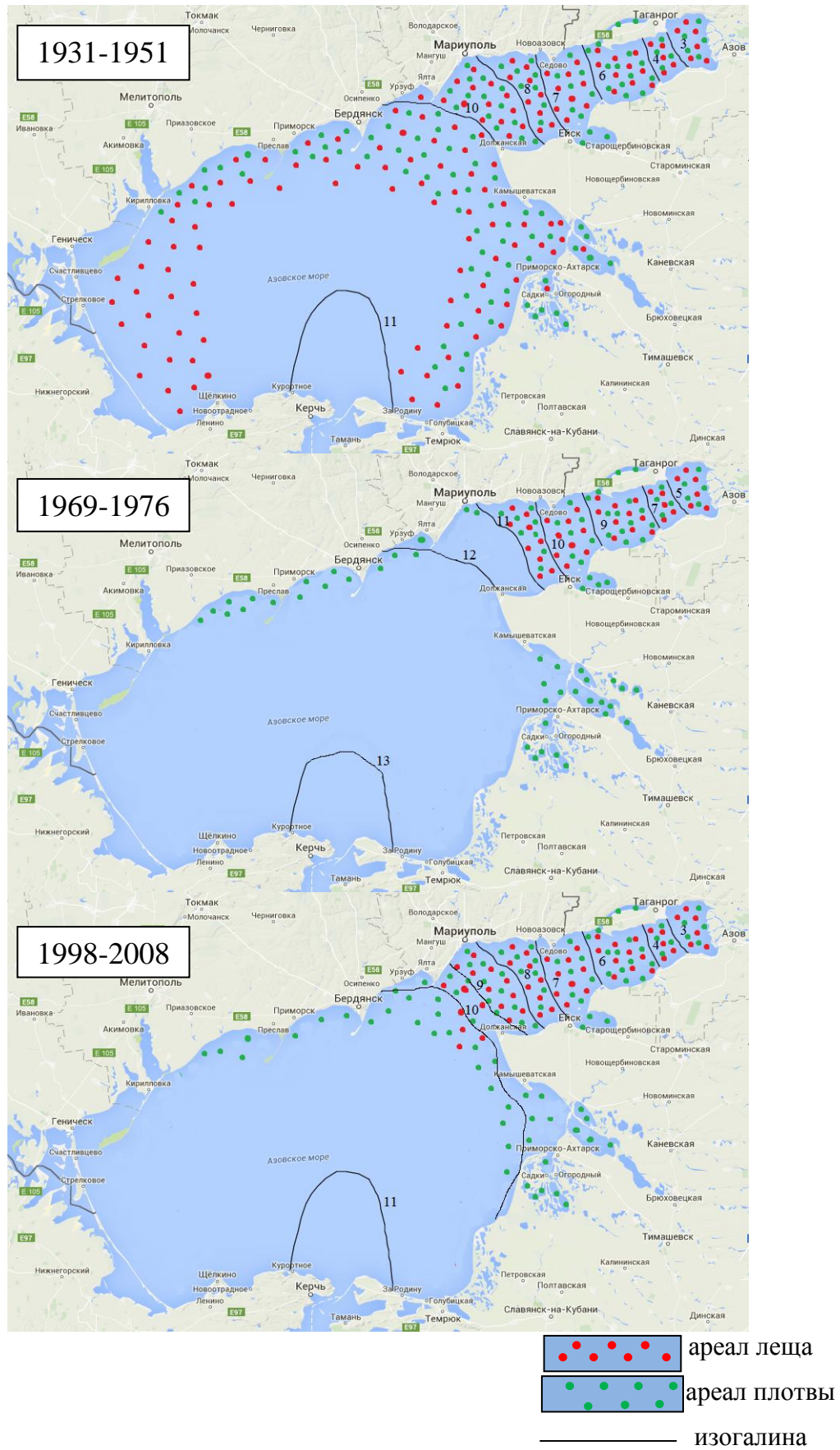


Рис. 2. Ареалы леща и плотвы в условиях изменения солености Азовского моря (по Иванченко, 2004, 2011; Агапову, 2003)

Плотва, как и лещ, является рыбой пресноводного происхождения, а площадь ее ареала в значительной степени определяется соленостью вод Азовского моря. Границы распространения плотвы в целом совпадают с границами распространения азовской популяции леща, поскольку максимальная устойчивость к солености для обеих рыб составляет 11‰. Разница лишь в том, что плотва в большем количестве осваивает участки собственно моря, что связано с многочисленными лиманами, расположенными вдоль береговой линии моря. В связи с этим, при продолжительном осолонении Азовского моря возникала изоляция отдельных стад, чей нерест приурочен к определенному водоему. При распреснении ареал вновь становился сплошным и плотва, например, кубанского стада зачастую нагуливалась на более кормных участках Таганрогского залива.

Для оценки условий обитания леща и плотвы в Азовском море и их роли в приспособительном ответе целесообразно рассмотреть две группы факторов: абиотические и биотические.

3.1. Абиотические факторы среды.

Азовское море – замечательный во многих отношениях придаточный водоем Черного моря, представляющий собой, по существу, обширный, весьма мелководный и слабосоленый лиман Дона, получающий в силу ряда условий обильное биогенное питание (Зенкевич, 1963).

Азовское море простирается на север до $45^{\circ}47'$ с.ш. и ограничено $34^{\circ}19'$ и $39^{\circ}18'30''$ в.д. Оно представляет собой весьма мелководный водоем, сильно опресняемый в восточной части реками Доном и Кубанью и осолоняемый в западной части за счет испарения. С Черным морем Азовское море сообщается узким Керченским проливом. На северо-западе узким (120 м) Геническим проливом Азовское море соединяется с Сивашем, или Гнилым морем. Поверхность Азовского моря равна 37600 км^2 (без Сиваша). Из этой поверхности $5640,6 \text{ км}^2$ приходится на Таганрогский залив. Поверхность Сиваша равна 2630 км^2 .

Рельеф дна. Наибольшая глубина Азовского моря составляет лишь 13,5 м. Средняя глубина Таганрогского залива 4,7 м, Азовского моря без Таганрогского залива – 7,2 м, вместе с ним – 6,8 м. Объем всего моря – 320 км³. Сиваш очень мелководен и наибольшая глубина в нем не превышает 3,6 м. Область глубин меньше 5 м занимает узкую береговую зону. Область глубин 5-10 м окаймляет весь водоем за исключением его южной части и составляет 42,7% всей площади моря. Область глубин в 10 м и больше составляет 50,2% всей площади. Таким образом, на глубины меньше 5 м приходится только 7%.

По мере продвижения вглубь Таганрогского залива глубины уменьшаются до 9 и 8 м в центральной части западной половины залива. Большая часть этой половины залива имеет глубины 5-7 м, и изобата в 4 м подходит близко к берегу. Наоборот, в восточной части большие пространства заняты мелководными отмелями с глубинами 2-3 м и менее. Самый восточный участок залива представляет собой подводную дельту Дона с желобами – продолжением рукавов дельты, разделенными мелководьями. Глубины 0-5 м составляют в Таганрогском заливе 53,56% всей его площади.

Мелководность Азовского моря в целом и Таганрогского залива в частности обеспечивает хорошую прогреваемость толщи, и, следовательно, высокие скорости важнейших для биопродуктивности химических и биохимических процессов (летом эти скорости в толще Азовского моря превышают, например, таковые в черноморских водах, находящихся на уровне и ниже пикноклина и составляющих подавляющую часть объема Черного моря, в 3-6 раз). Благодаря малым глубинам моря, ветровое перемешивание водных масс захватывает не только всю водную толщу, но и верхний 2-4-сантиметровый слой донных отложений, вместе с содержащимися в нем огромными количествами органического вещества и соединениями биогенных элементов. Многократная в течение вегетационного периода мобилизация этой массы веществ в соответствующей мере повышает как суммарные результаты продукционных процессов, так и самоочищающую способность Азовского моря (Воловик и др., 2009).

Геоморфологические особенности Азовского моря не претерпели существенных изменений за последнее столетие, сохраняя на определенном уровне продукционный потенциал бассейна.

Грунты. Гораздо более изменчивым фактором является характер осадконакопления, от которого в конечном итоге зависят особенности формирования донных сообществ, определяющих в свою очередь кормовую базу рыб-бентофагов, в том числе леща и плотвы. Непосредственное влияние характера грунта на биологические особенности этих видов заключается в способе добычи кормовых организмов. Несмотря на пищевую пластичность обоих видов, лещ предпочитает погруженный в мягкий грунт бентос, в то время как плотва подбирает корм с твердого грунта.

Распределение донных осадков в период до зарегулирования стока р. Дон (1952 г.) носило концентрический характер. Внутренняя, наиболее глубоководная, часть моря характеризовалась распространением тонкодисперсных глинистых илов.

Вторым типом осадков, имеющим значительное распространение по площади акватории Азовского моря, являлись алевритовые илы, опоясывающие по внешнему контуру площадь распространения глинистых илов (глубины, не превышающие 4 м). Основным поставщиком этого материала является сток рек и абрадируемые берега, сложенные легко разрушающимися осадочными породами.

Пески Азовского моря вытягивались вдоль береговой линии, образуя внешнее кольцо донных осадков. Кроме этого, они встречались в удалении от берега, где слагали подводные возвышенности морского дна – песчаные и ракушечные банки, - и непосредственно на берегах, представляющих собой аккумулятивные формы рельефа – косы, образующиеся вследствие перемещения наносов раковинного материала с глубинных участков моря (Матишов и др., 2008).

Результатом зарегулирования стока р. Дон явилось уменьшение концентрации биогенных элементов в грунте и расширение площадей, занятых алевритами, что привело к трансформации донных сообществ и изменению

трофического статуса Азовского моря. Однако с 1957 по 1970 гг. гидрологический режим р. Дон по мере наполнения Цимлянского водохранилища стабилизировался, увеличилась концентрация биогенных элементов, содержание органических веществ в грунте заметно выросло (Прокопенко, 1964). Увеличение концентрации органических веществ в грунте сопровождалось заменой песчаных и алевритовых донных осадков на глинистые илы и алевриты. Характер донных осадков в данном случае связан также с изменением климатических условий, влияющих на характер осадконакопления (Матишов и др., 2003). Особенно это проявляется при рассмотрении переноса терригенного материала воздушным путем. По своему значению эоловый фактор переноса вещества незначительно уступает твердому стоку рек, а в некоторые годы даже превышает его.

Современное распределение донных осадков Азовского моря имеет концентрический характер, подобный таковому в период естественного стока р. Дон (рис. 3). Однако структура донных сообществ претерпела ряд изменений, о чем будет сказано в подразделе «Биотические факторы среды».

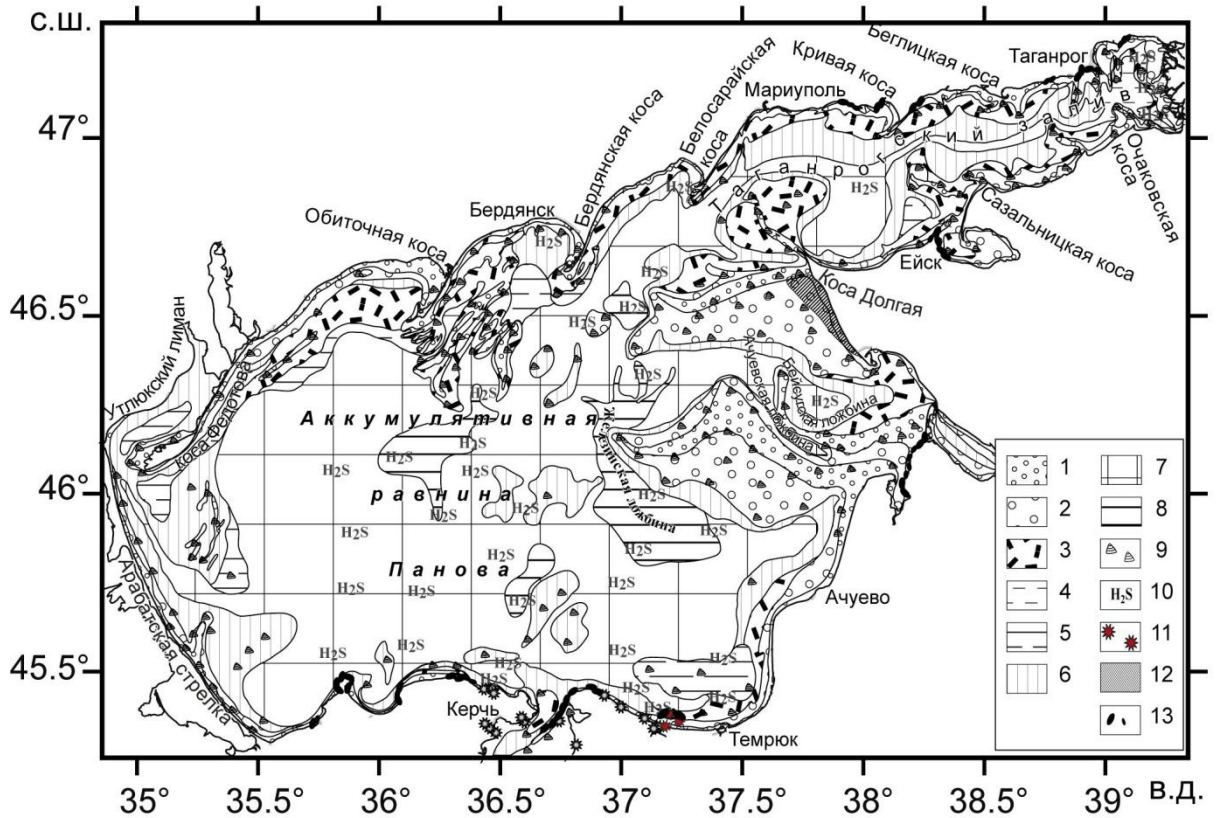


Рис. 3. Карта донных отложений Азовского моря. 1 - песок средне-мелкозернистый с ракушкой; 2 – песок алевритово-илистый; 3 – смешанный тип осадка; 4 – алеврит; 5 – илистый алеврит; 6 – илы с примесью песчано-алеvритовой фракции; 7 – глинистый ил; 8 - глинистый ил; 9 – ракушка и ракушечный детрит; 10 – сероводородное заражение; 11 – грязевые вулканы; 12 – бенч; 13 – галька, гравий (Польшин, 2010).

Газовый режим. Большое количество органического вещества, а также климатические факторы определяют газовый режим вод Азовского моря. Поверхностные слои обычно имеют достаточное количество кислорода, благодаря мелководности и хорошей вентиляции водоема. Колебания в количестве кислорода здесь невелики (от 92 до 114% насыщения). Придонные же слои, вследствие накопления значительных масс продуктов распада органических веществ и высокой температуры, могут быстро терять кислород и очень быстро переходить в отношении его в дефицитное состояние. Наступают эти явления обычно в мае и продолжаются до августа. Если устанавливаются условия, затрудняющие вертикальную циркуляцию (отсутствие ветра и сильный прогрев

поверхностного опресненного слоя), эти явления могут развертываться с катастрофической быстротой. Так, в июле 1938 г. по всему морю в придонных слоях наблюдалось 40-80% насыщения кислородом, а в июле развернулись явления очень сильного замора в придонном слое, и кислород в нем исчез на значительном участке моря. В августе развитие кислородного дефицита носило менее выраженный характер, а наступивший в сентябре штормовой период нарушил установившуюся стратификацию, что привело к повышению количества кислорода в придонных слоях. Столь же сильный замор наблюдался и в 1946 г. (Зенкевич, 1963).

Установлено, что последние 20 лет отмечается расширение зон с дефицитом кислорода в придонных слоях Азовского моря. Связано это с резко выраженной ветровой депрессией, потеплением вод, сменой характера климатообразующих процессов, вызвавшей, в частности, повышение водности рек, распреснение моря, снижение интенсивности турбулентного перемешивания вод Азовского моря, рост первичного продуцирования органического вещества (Матишов, Гаргопа, 2003).

Зоны дна, наиболее часто подвергающиеся заморным явлениям, бедны бентосом. Заморы могут вызывать и массовую гибель рыб, в особенности видов, неспособных избегать зон с дефицитом кислорода. Лещ и плотва в меньшей степени подвержены заморам, поскольку ареал обитания азовских популяций этих видов в настоящее время ограничивается, главным образом, Таганрогским заливом и приустьевым участком Кубани, где небольшие глубины и соленость препятствуют стратификации вод. Кроме того, лещ и плотва не являются типично придонными видами и способны покидать нижние слои воды или участки моря с дефицитом кислорода.

Речной сток. В период естественного гидрологического режима р. Дон и Кубань, большой приток пресных вод, составлявший, в среднем, около 42 км^3 , т.е. $1/8$ часть объема моря, и достигавший в многоводные годы $60-70 \text{ км}^3$ (или около $1/5$ его части), создавал обширные районы с соленостью в среднем составлявшей $10,6\text{‰}$, которая является благоприятной для нагула таких ценных промысловых

видов, как лещ и плотва. Внутригодовое распределение стока хорошо гармонировало с важнейшими периодами жизненных циклов проходных и полупроходных рыб, а также с сезонными циклами продуцирования первичного вещества и последующих уровней продукции. Мощные весенние паводки (около 60% объема годового речного стока, в том числе около 70% годового стока р. Дон), приходившиеся на время нереста рыб обеспечивали необходимые привлекающие скорости течения, широкие разливы на пойменных территориях и благоприятный режим на нерестилищах, а также на залитых участках поймы, которые, помимо значения в качестве нерестовых площадей, являлись и местом нагула ранней молодежи леща, плотвы и прочих проходных и полупроходных рыб (Воловик и др., 2009). В то же время, обильный весенний сток поступающий преимущественно в Таганрогский залив и северо-восточную часть моря, способствовал формированию здесь высокой первичной продукции.

Ежегодно с водами рр. Дон и Кубань в Азовское море поступало, по данным разных источников, 63-78 тыс. т соединений азота, около 14-19 тыс. т фосфора, свыше 170 тыс. т кремния (Спичак, 1964; Дацко, 1959).

Эти объемы соответствовали примерно 1/10 количества биогенных элементов, находящихся в море. И «речные», и «морские» биогены в целом являются исключительно благоприятной материальной базой для производства чрезвычайно высокой продукции органического вещества.

Незарегулированные реки Азовского бассейна располагали множеством участков русел, а также заливаемой половодьем поймы с соответствующим субстратом для эффективного нереста промысловых рыб, обеспечивающих промвозврат в улове, например, в пределах Азово-Донского района, как свидетельствуют данные А. Гривина (1868), до 200 тыс. т рыбы в год.

Ограниченная связь с Черным морем через узкий Керченский пролив и, вследствие этого, относительно слабый водообмен с последним (в обе стороны около 1/3 объема Азовского моря в год, в том числе при годовом стоке азовских вод, равном около 1/5 объема моря) обеспечивала возможность питательным веществам, поступающим в море с поверхностным, твердым и рассредоточенным

стоком, и находящимся в самом водоеме, многократно (в среднем 8 раз) включаться в трофодинамические процессы, тем самым являясь одним из ключевых факторов поддержания высокой рыбопродуктивности Азовского моря.

В 1930-х гг. XX в. интенсивное гидростроительство в бассейне Маньча привело к первым серьезным нарушениям гидрологического режима в пределах бассейна Азовского моря, что негативным образом отразилось на наиболее продуктивных нерестовых площадях. Это привело к снижению рыбопродуктивности азовского леща и плотвы.

Наиболее серьезные последствия для экосистемы моря оказало сооружение Цимлянского гидроузла и зарегулирование стока Дона, что принято считать началом интенсивного хозяйственного воздействия на водные экосистемы и рыбные ресурсы бассейна (Воловик и др. 2009).

Заполнению Цимлянского водохранилища в 1952-1953 гг. предшествовал цикл маловодных лет 1949-1951 гг., в течение которых суммарный донской сток был на 30 км^3 меньше многолетнего значения. Сток Дона в 1954 г. также был весьма маловодным. В итоге за период 1949-1954 гг. суммарный донской сток в море был на 60 км^3 меньше, чем был при сохранении средневодных условий (Косолапов и др., 2001). Вызванные этим фактором и внутригодовым перераспределением стока (последнее – как следствие изменения гидрографа для удовлетворения нужд в первую очередь судоходства) резкие изменения солености (увеличилась до 12,3‰ в среднем), прозрачности морских вод на акватории моря, в том числе Таганрогском заливе и северо-восточной части моря (увеличение местами до 3-9 м), перераспределение ареалов гидробионтов, включая рыб (увеличение – у представителей морского комплекса, уменьшение – у пресноводных по происхождению видов) и других параметров режима и продуктивности, наблюдавшиеся в море в 1954-1955 гг., хорошо известны. Только с 1956 г., т. е. спустя 3 года после заполнения Цимлянского водохранилища, море вновь стало приобретать свойственный ему ранее химико-биологический облик и трофический статус, однако водный режим р. Дон с 1952 г. стал полностью определяться режимом эксплуатации Цимлянского водохранилища.

В период 1940-2004 гг. выделяют несколько циклов или групп маловодных и многоводных лет, различающихся по продолжительности и степени отклонения водности рек от средней величины за весь период. На этом отрезке времени при среднегодовом объеме годового суммарного стока рек в море $34,6 \text{ км}^3$ можно выделить три периода длительностью от 5-6 до 8-9 лет с относительно повышенной водностью рек (1956-1964, 1977-1982, 1993-2004) и три продолжительностью 10-12 лет (1943-1955, 1965-1976, 1983-1992) с пониженной. В течение этого периода средний многолетний сток Дона в створе ст. Раздорской составлял $25,1 \text{ км}^3$, из числа лет 41,9% можно отнести к маловодным (обеспеченность стока более 66,6%), 30,2% - к многоводным (обеспеченность стока – менее 33,3%) и 27,9% - к средневодным (табл. 3, 4).

Таблица 3.

Среднемесячный сток Дона до и после зарегулирования его режима
($\text{км}^3/\text{месяц}$) (Косолапов и др., 2003)

Периоды	Месяцы												Год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
1891-1951	0,8	1,0	2,6	6,9	9,4	2,3	1,0	0,8	0,6	0,7	0,7	0,7	27,5
1954-1960	1,4	2,2	2,9	3,5	2,8	1,9	1,7	1,7	1,7	1,7	1,7	1,2	24,4
1990-2003	1,5	1,4	2,0	5,1	5,6	2,1	1,4	1,1	1,1	1,0	1,3	1,4	25,1

Таблица 4.

Сток Нижнего Дона по сезонам (Косолапов и др., 2003)

Периоды	Зима		Весна		Лето		Осень	
	км^3	%	км^3	%	км^3	%	км^3	%
1891-1951	2,5	9	19,0	69	4,1	15	2,0	7
1954-1960	4,8	20	9,2	38	5,3	22	5,1	20
1990-2003	4,3	17	12,8	52	4,6	18	3,4	13

Наименьших значений сток р. Дон достиг в 1972-1976 гг. (в том числе в 1972 – 9,5 км³). Основными причинами снижения стока Дона (по створу ст. Раздорской) были орошение – 31,9%, дополнительное испарение с водохранилищ – 27,6%, водоснабжение – 12,7%, пруды товарных хозяйств – 13% (Шикломанов, 1979). В результате хозяйственной деятельности с 1952 до 1989 г. сток Дона сократился на 22%. С конца 1970-х по середину первого десятилетия нового тысячелетия в бассейне р. Дон отмечается некоторая стабилизация стока (около 22 км³/год при колебаниях от 13,8 в 1984 г. до 38,3 км³ в 1979 г.) (Сорокина и др., 2006).

Соленость. Солевой режим Азовского моря является одним из важнейших факторов, определяющих ареал и структуру биоценозов бассейна. Лещ и плотва, являясь представителями пресноводного фаунистического комплекса, распространены, главным образом, в пределах акватории с соленостью воды менее 12‰. Поэтому изменение солевого режима существенным образом влияет на площадь доступных нагульных участков, на плотность популяций этих видов, на качественный и количественный состав кормовой базы.

Характерной чертой Азовского моря является повышенная зависимость его гидрологического режима, в особенности солености, от стока рек, объем которого определяется количеством атмосферных осадков, выпавших в их бассейнах за холодное время года, а также режимом эксплуатации гидроузлов и водохранилищ. Определенную роль играют и климатообразующие факторы, ветровая активность и водообмен с Черным морем (Матишов и др., 2006).

Соленость Азовского моря характеризуется существенной временной и пространственной изменчивостью. Внутригодовые изменения средней солености собственно моря достигают 0,7-1,0‰, а Таганрогского залива – 2,0-3,0‰. Амплитуда многолетних колебаний солености Азовского моря по имеющемуся ряду наблюдений (1928-1939, 1947-2002) составляет 4,7‰, а Таганрогского залива – 7,5‰. В колебаниях солености Азовского моря отмечаются периоды, когда она изменяется незначительно, а также периоды с резко выраженными ее колебаниями.

Так, после относительно небольших колебаний солености Азовского моря в период 1922-1931 гг. (в пределах 10,0-10,5‰), к 1932 г. она резко снизилась до 9,1‰, а с 1933 г. начала расти и к 1939 г. достигла 11,8‰. С 1947 г. соленость в течение восьми лет в целом увеличивалась с 10,4‰ до 12,4‰. С 1955 по 1966 гг. соленость снова уменьшилась до 10,8‰, после чего наступил длительный период ее увеличения до 13,8‰ (1976 г.). С 1976 г. соленость снова резко уменьшилась до 10,9‰ (1982), затем последовал непродолжительный рост до 11,9-12,0‰ (1985-1986), а затем она к 1993-1994 гг. вновь снизилась до 10,6-10,7‰. В 1995-1996 гг. средняя соленость Азовского моря составляла 10,9-11,0‰, в 1997 г. – 10,6‰, а в 1998 г. уже лишь 10,0‰, что является абсолютным минимумом для зарегулированных условий. В период с 1993 по 2006 гг. среднегодовая соленость Азовского моря колебалась в интервале 10-11‰. Однако уже в 2008-2009 гг. соленость упала до 9,5‰ (Гаргопа, 2000; 2003; Матишов и др., 2006).

В режиме изменения солености принято выделять два больших периода: до ввода в строй Цимлянского гидроузла (до 1952 г.) и после него.

Приток речных вод в Азовское море в первый период составлял в среднем около 41 км³/год и обуславливал пониженную соленость Азовского моря. В среднем она составляла 10,6‰, при колебаниях от 11,9 (1951) до 9,1‰ (1932), а в Таганрогском заливе изменялась от 8,1 (1938, 1939), до 3,7‰ (1927, 1932).

К 1975 г. антропогенное снижение притока речных вод в Азовское море составило 10 км³/год (или 23% нормы), а к 1985 г. – уже около 12-14 км³/год (или 33% нормы) (Шикломанов, 1979). В 1952-2002 гг. суммарный сток рек Дон и Кубань сократился до 33,4 км³/год, а средняя соленость Азовского моря увеличилась до 11,7‰ и изменялась от 13,8 (1976) до 10,4-10,7‰ в 1993, 1994, 1997, 2001, 2002 гг. и 10,0-10,1‰ в 1998, 2000 гг. В Таганрогском заливе произошли аналогичные изменения солености. Средняя соленость увеличилась до 7,5‰, максимальная – до 11,2‰ (1975), минимальная – до 4,8‰ (1957).

В зарегулированных условиях в многолетних колебаниях солености Азовского моря по направленности ее изменения выделяются период осолонения (с 1952 по 1976 гг. включительно) и период распреснения (с 1977 по настоящее

время), а также несколько характерных периодов меньшей продолжительности (Гидрометеорология..., 1991; Гаргопа, 2000; 2003; Матишов и др., 2006; Кукса, Гаргопа, 2004):

I период (1952-1955 гг.) – при средней величине речного стока $33 \text{ км}^3/\text{год}$ его колебания составили $28-41 \text{ км}^3/\text{год}$, соленость моря возросла до $12,2\text{‰}$ при ее изменении от $11,8$ до $12,4\text{‰}$.

II период (1956-1966 гг.) – речной сток увеличился в среднем до $37 \text{ км}^3/\text{год}$, его колебания составили $29-53 \text{ км}^3/\text{год}$, а соленость уменьшилась от $11,9$ в начале периода до $10,8\text{‰}$ в его конце, составив в среднем $11,3\text{‰}$.

III период (1967-1976 гг.) характеризуется увеличением солености с $11,1$ до $13,8\text{‰}$ при средней ее величине, равной $12,3\text{‰}$. Объем речного стока составил $28 \text{ км}^3/\text{год}$ при колебаниях от 21 до $42 \text{ км}^3/\text{год}$. Данный период оказывается исключительно маловодным, что определило существенное повышение солености. Связано это не только со значительным безвозвратным водопотреблением (порядка $8-10 \text{ км}^3/\text{год}$), но и с резким ухудшением климатических условий формирования речного стока. Кроме того усиление южного переноса воздушных масс привело к увеличению притока черноморских вод. Таким образом, благоприятные условия для нагула леща и плотвы сохранились лишь в восточной части Таганрогского залива, что привело к повышению плотности популяций и росту уровня пищевой конкуренции.

IV период (1977-1982) отличается резким снижением солености с $13,8$ до $10,9\text{‰}$. При этом колебания речного стока составляли от 33 до $49 \text{ км}^3/\text{год}$. В этот период сложились более благоприятные для формирования речного стока климатические условия. Следует отметить, что процесс опреснения, начавшийся в 1977 г. сначала коснулся Таганрогского залива, соленость которого понизилась в среднем за год на $2,4\text{‰}$, в то время как соленость собственно моря уменьшилась лишь на $0,3\text{‰}$. Рыбам пресноводного комплекса, в том числе лещу и плотве, стали доступны для нагула участки собственно моря.

V период (1983-1992 гг.) характеризуется колебаниями солености в пределах $11,2 - 12,0\text{‰}$ при среднем уровне $11,5\text{‰}$. Годовое поступление в

Азовское море донских и кубанских вод в среднем составило $31 \text{ км}^3/\text{год}$ при межгодовых колебаниях от 23 (1984) до $35 \text{ км}^3/\text{год}$ (1988). В Таганрогском заливе изогалина 9‰ находилась в центре западной его части, а выход в море ограничивался изогалиной 10‰.

VI период – с 1993 г. по настоящее время. Данный период характеризуется весьма незначительными различиями в распределении солёности по акватории собственно Азовского моря, в среднем колебания составляют 1,2‰, минимум (10,2‰) отмечен у кубанского побережья в районе устья Протоки, а максимумы (12,4‰) выявлены в центральной части и вблизи Керченского пролива. При этом, как и в 1983-1992 гг., примерно более трети акватории собственно моря в направлении от пролива к северному берегу с расширением к западу и востоку занимает подобная зона, но ограниченная уже изогалиной 11‰. На остальной части, примыкающей к Таганрогскому заливу, восточному и северному берегам, Арабатской стрелке и западной половине северного берега Керченского полуострова солёность воды находилась в интервале 10-11‰. Горло же Таганрогского залива ограничивалось изогалиной 9,5-10,0‰.

Оценка линейных трендов в многолетних колебаниях солёности Азовского моря показывает следующее. Для периодов с 1952 и 1960 гг. до 1976 г. включительно установлены вызванные исключительным маловодьем в 1969-1976 гг. резко выраженные положительные тренды и тенденции в изменениях среднегодовой солёности Азовского моря, собственно моря и особенно Таганрогского залива (1,0; 2,4; 0,8; и 2,0; 3,2; 3,6‰ соответственно), причем во второй период для Азовского моря и собственно моря они более, чем вдвое выше. Для Таганрогского залива это превышение незначительно.

К середине 1980-х гг. прошлого столетия тренды в многолетних изменениях среднегодовой солёности Азовского моря, собственно моря и Таганрогского залива также положительны: как для периода с 1952 по 1985 гг., так и для периода с 1960 по 1985 гг. При этом во втором случае тренд и для Азовского моря, и для собственно моря в 1,5-2 раза выше, чем в первом случае, а для Таганрогского залива, наоборот, более чем вдвое меньше.

Распреснение Азовского моря, наступившее со второй половины 1980-х гг. вызвало смену положительного направления трендов в многолетних колебаниях солености на отрицательное (-1,1‰). В то же время при анализе всего ряда наблюдений для Таганрогского залива значительный тренд в изменениях солености не установлен (-0,4...-0,5‰). И только для периода 1960 г. прослеживается достаточно четко выраженный отрицательный тренд (-1,5‰).

Таким образом, если использовать в качестве главного критерия не направленность в многолетних изменениях солености, а ее величину в зарегулированных условиях, то можно выделить три характерных периода с неблагоприятным для пресноводных по происхождению гидробионтов, в том числе леща и плотвы, режимом солености (1952-1955, 1967-1976, 1977-1981), два с экологически допустимым (1956-1966, 1982-1992) и современный период распреснения Азовского моря до значений, свойственных периоду естественного гидрологического режима (Матишов и др., 2006). Следует отметить, что последние 2 года (2013-2014) характеризуются некоторым увеличением солености (до 11 и 11,5‰ соответственно). Сохранение тренда увеличения солености в перспективе может привести к существенному ухудшению условий обитания леща и плотвы.

3.2. Биотические факторы среды.

За последнее столетие биота бассейна Азовского моря претерпела ряд существенных изменений. Главным образом, эти изменения были связаны с хозяйственной деятельностью человека и лишь частично с особенностями динамики гидрометеорологических условий. Наиболее значительными формами воздействия человека на среду обитания гидробионтов Азовского моря следует считать изъятие значительного объема речного стока на сельскохозяйственные и бытовые нужды, дноуглубительные работы и изменение годового распределение речного стока для обеспечения судоходства, плановая акклиматизация и случайные биологические инвазии, интенсивная промысловая деятельность.

Описанные выше преобразования абиотической составляющей экосистемы Азовского моря обуславливают особенности вещественно-энергетических

взаимодействий компонентов биоценоза в современный период. В значительной степени, характер этих взаимодействий оказывает влияние на биологические особенности леща и плотвы.

В целях оценки биотических условий обитания леща и плотвы были проведены специальные исследования состава и эколого-трофической структуры ихтиоценоза приустьевой части Дона и восточной части Таганрогского залива.

3.2.1. Ихтиофауна.

За весь период исследований в пределах изучаемой акватории азовского бассейна был зарегистрировано 42 вида рыб из 13 семейств (табл. 5). Из них 4 вида встречались только в Таганрогском заливе, а 12 видов исключительно в Дону. Остальные 26 видов были хорошо представлены в обоих водоемах, что говорит о значительном смешении морской и пресноводной фаун в пределах исследуемого участка акватории бассейна. Наиболее богатым как в отношении видового разнообразия, так и по биомассе, является семейство карповых, на долю которого приходится 17 видов, что соответствует 41% всего видового богатства. Довольно широко представлено семейство бычковых рыб, преимущественно рода *Neogobius*, для которого исследуемый район является центром происхождения. Бычковые представлены 6-ю видами, что соответствует 14% от всего биологического разнообразия. На долю кефалевых, сельдевых, окуневых и осетровых приходится от 2 до 4 видов, в то время как семейства анчоусовые, щуковые, икталуровые, вьюновые, сомовые и атериновые имеют только по одному представителю в ихтиоценозах исследованного участка (рис. 4).

Список семейств и видов рыб, представленных в уловах в восточной части Таганрогского залива и дельте Дона в период весенне-летних наблюдений 2011 года

№	Вид, семейство	Статус	Место регистрации	
			Таг. залив	дельта Дона
1	2	3	4	5
I Сем. Acipenseridae Bonaparte, 1831 – осетровые				
1	Русский осетр <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> (Brandt et Ratzeburg, 1833)	П	+	+
2	Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	К, Р	+	+
II Сем. Engraulidae Ridewood, 1905 – анчоусовые				
3	Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	М	+	-
III Сем. Clupeidae Cuvier, 1816 – сельдевые				
4	Азовский пузанок <i>Alosa caspia tanaica</i> (Grimm, 1901)	П	+	+
5	Черноморско-азовская проходная сельдь <i>Alosa immaculata</i> (Bennett, 1835)	П	+	+
6	Черноморско-каспийская тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	М	+	+
IV Сем. Esocidae Cuvier, 1816 – щуковые				
7	Щука <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)	Р	+	+
V Сем. Cyprinidae Fleming, 1822 – карповые				
8	Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	+
9	Уклея <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	+
10	Жерех <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	+
11	Густера <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	Р	+	+

12	Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch, 1782)	А, Р	+	+
13	Черноморско-азовская шемая <i>Alburnus mento</i> (Heckel, 1836)	К, П	+	+
14	Белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	А, Р	+	+
15	Сазан <i>Cyprinus carpio carpio</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	+
16	Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	А, Р	+	+
17	Чехонь <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	-
18	Амурский чебачок <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	А, Р	-	+
19	Обыкновенный горчак <i>Rhodeus sericeus amarus</i> (Bloch, 1782)	Р	-	+
20	Вырезуб <i>Rutilus frisii frisii</i> (Nordmann, 1840)	К, П	+	+
21	Плотва (Тарань) <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	+
22	Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	+	+
23	Рыбец <i>Vimba vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	+
24	Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	+
VI Сем. Cobitidae Swainson, 1839 – вьюновые				
25	Южнорусская щиповка <i>Cobitis rossomeridionalis</i> (Vasiljeva et Vasiljev, 1998)	Р	-	+
VII Сем. Ictaluridae Gill, 1861 - икталуровые				
26	Канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	А, Р	-	+
VIII Сем. Siluridae Cuvier, 1816 – сомовые				
27	Обыкновенный сом <i>Silurus glanis</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	+
XIX Сем. Syngnathidae Bonaparte, 1831 – игловые				

28	Черноморская пухлощекая игла-рыба <i>Syngnathus abaster</i> (Risso, 1826)	М	+	+
X Сем. Atherinidae Risso, 1827 – атериновые				
29	Атерина <i>Atherina boyeri</i> (Risso, 1826)	М	+	+
XI Сем. Mugilidae Bonaparte, 1831 – кефалевые				
30	Пиленгас <i>Liza haematocheilus</i> (Temminck et Schlegel, 1845)	А, М	+	+
31	Сингиль <i>Liza aurata</i> (Risso, 1810)	М	+	-
32	Остронос <i>Liza saliens</i> (Risso, 1810)	М	-	+
XII Сем. Percidae Cuvier, 1816 – окуневые				
33	Обыкновенный ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	+
34	Речной окунь <i>Perca fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	Р	+	+
35	Перкарина <i>Percarina demidoffii maeotica</i> (Kuznetzov, 1888)	М	+	-
36	Судак <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	П	+	+
XIII Сем. Gobiidae Fleming, 1822 – бычковые				
37	Звездчатая пуголовка <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	М	-	+
38	Бычок-песочник <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	М	+	+
39	Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	М	+	+
40	Бычок-сирман <i>Neogobius syrman</i> (Nordmann, 1840)	М	+	+
41	Бычок-гонец <i>Neogobius gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	М	-	+
42	Бычок-цуцик <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814)	М	-	+

Примечание. К – виды, занесенные в Красную книгу Российской Федерации; А – акклиматизанты и вселенцы; П – проходные и полупроходные виды; Р – речные, пресноводные виды; М – морские и эвригалинные виды.

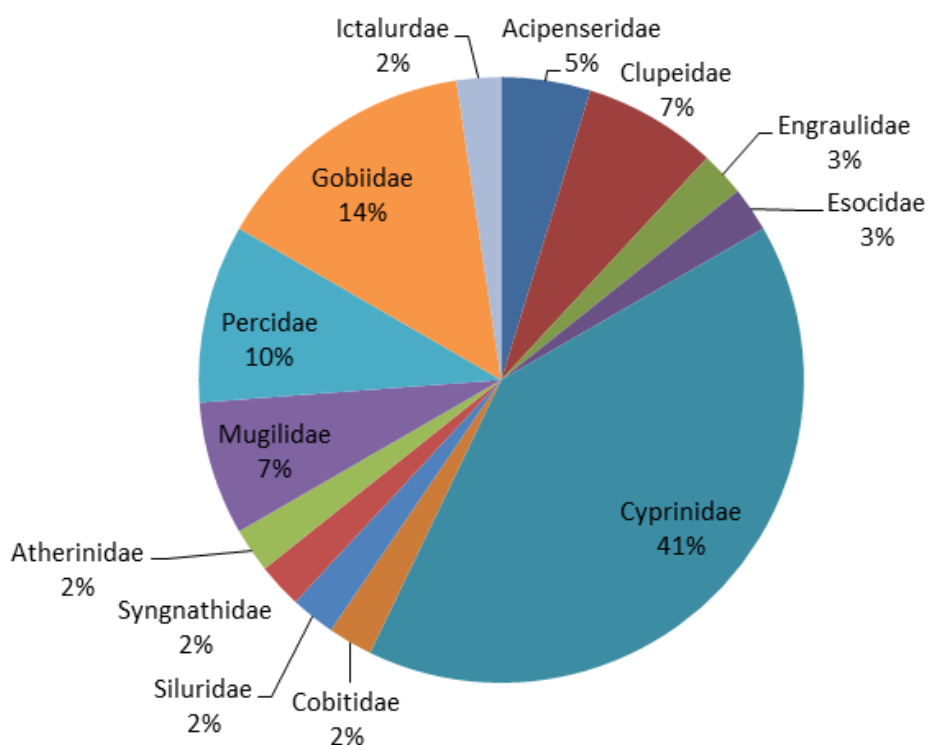


Рис. 4. Участие семейств в формировании ихтиофауны восточной части Таганрогского залива и дельты Дона

Азовское море характеризуется относительно небольшим видовым богатством ихтиофауны и в то же время весьма высокой численностью и биомассой отдельных компонентов, ее слагающих. Об этом свидетельствует, например, рассчитанный индекс биоразнообразия (по Шеннону), который колебался от 0,522 в летний и зимний период до 0,907 осенью и весной, во время миграций полупроходных и проходных видов рыб. Весьма низкие значения этого показателя указывают на ярко выраженное доминирование отдельных видов рыб, для которых сложившиеся в экосистеме абиотические и ботические условия оказались наиболее благоприятны. Как правило, эти виды характеризуются широкой экологической валентностью и адаптационными возможностями. В то же время, в условиях быстро развивающихся экологических сукцессий и бесконтрольного нелегального промысла, определенное преимущество получили

рыбы с коротким жизненным циклом и r-стратегией выживания. С одной стороны, эти виды характеризуются широкими продукционными возможностями; с другой, используя стратегию «борьбы и бегства» им свойственны вспышки численности в постоянно меняющихся экологических условиях; и, наконец, с третьей, обладая высокой скоростью воспроизводства, эти виды значительно расширяют возможности для генетических модификаций в пределах популяции. Иными словами, преобладание видов, использующих r-стратегию выживания характерно для нарушенных местообитаний. К таким видам в пределах изучаемого участка бассейна Азовского моря можно отнести тюльку и хамсу для Таганрогского залива и горчака, уклейку, амурского чебачка для дельты Дона. Установлено, что эти виды являются ярко выраженными доминантами в своих ихтиоценозах. Этот факт констатировался рядом других авторов (Лужняк, Корнеев, 2006; Чихачев, Егоров, 2009).

В результате длительного многофакторного антропогенного воздействия на акваторию изучаемого бассейна, в особенности гидростроительства и браконьерства, численность многих среднецикловых и, в большей степени, рыб с длинным жизненным циклом, резко снизилась и продолжает сокращаться. Отдельные, некогда доминировавшие в уловах виды рыб, в настоящее время представлены единично, либо отсутствуют вовсе. Прежде всего, к таким видам стоит отнести осетровых: стерлядь, белугу, севрюгу и русского осетра. Численность многих видов частичковых рыб, в особенности проходных и полупроходных, также оказалась подорвана. Такие некогда многочисленные и даже основные промысловые виды как судак, лещ, чехонь, рыбец все реже и реже регистрируются в контрольных орудиях лова. Известно, что увеличение численности этих рыб сопряжено с эффективностью естественного воспроизводства, в свою очередь зависящего от объемов речного стока в нерестовый период, в связи с чем динамика численности данных видов рыб принимает флуктуирующий характер. Тех объемов искусственного воспроизводства, которыми располагают рыбоводные предприятия в настоящее

время, явно недостаточно для поддержания популяций этих рыб и стабилизации их численности.

На фоне такой радикальной перестройки структуры ихтиоценоза, некоторые экологические ниши оказались опустошенными, а трофические цепи лишились определенных звеньев. Такие условия определяют высокую предрасположенность экосистемы к биологическим инвазиям и повышают вероятность успешного результата акклиматизационных работ. Аборигенные компоненты ихтиофауны при этом могут испытывать мощный пресс межвидовой конкуренции со стороны видов-вселенцев.

В исследуемых ихтиоценозах виды-вселенцы занимают доминирующее положение по численности и биомассе. Широко известен пример успешной акклиматизации дальневосточной кефали пиленгаса (Пряхин, 2004). Являясь облигатным детритофагом с широчайшими адаптационными возможностями, пиленгас занял доселе пустующую эколого-трофическую нишу в экосистеме Азовского моря, значительно увеличив его продуктивность. На фоне общего снижения запасов ценных в промысловом отношении видов рыб, вспышка численности пиленгаса после успешной натурализации обеспечила рыбодобывающую отрасль тысячами тонн рыбной продукции. Было установлено, что в данный момент прогрессивный рост численности азовской популяции этого вида несколько снизился. Об этом свидетельствуют и статистические данные по вылову пиленгаса рыбодобывающими предприятиями России в 2007-2010 гг. Вторым видом по численности и биомассе в водоемах изучаемого бассейна является серебряный карась. Ввиду своей трофической пластичности, широкой экологической валентности и особенностям генетической структуры популяций (Абраменко, 2001), этот вид способен успешно конкурировать со многими аборигенными видами, порой полностью вытесняя их. Так, уже на протяжении восьми лет, нами не был зарегистрирован ни один экземпляр золотого карася – прямого конкурента серебряного, что, очевидно, связано с широким расселением последнего и последующим вытеснением аборигенного вида. Подобная картина имеет место при акклиматизации. Однако отечественные авторы обычно

отвергают эту гипотезу, аргументируя свое мнение тем, что серебряный карась является в водоемах, где произошла вспышка его численности, автохтонным видом (Абраменко, 2001). Тем не менее, версия об акклиматизации амурского серебряного карася в европейских водоемах с последующей вспышкой численности и вытеснении аборигенных форм небезосновательна и подкреплена рядом фактов и примеров (Подушка, 2004). Еще одним видом-вселенцем, ставшим доминирующим компонентом ихтиофауны дельты Дона, стал амурский чебачок, занесенный в экосистему случайно, вместе с молодью ценных видов рыб амурского бассейна. В настоящее время доля амурского чебачка в контрольных уловах малькового вентера может достигать 35-40% от численности всех остальных видов рыб. Этот чужеродный компонент находится в состоянии биологического прогресса, что может представлять угрозу для молоди ценных аборигенных видов рыб, поскольку является для них пищевым конкурентом. Также широко распространено мнение об активном поедании амурским чебачком икры других видов рыб. В ихтиоценозах изучаемых водоемов довольно широко распространены рыбы-мелиораторы прудовых хозяйств, представители амурской ихтиофауны: белый амур и белый толстолобик. Белый амур является облигатным фитофагом, специализирующимся на поедании высшей растительности, ввиду чего вид широко используется в прудовом хозяйстве для борьбы с зарастанием и увеличением рыбопродуктивности. В область трофических предпочтений белого толстолобика входит фитопланктон, что делает вид перспективным объектом акклиматизации для южных водоемов, для которых в наибольшей степени характерно «цветение воды». Оба вида неспособны размножаться в Дону, поскольку крайне требовательны к гидрофизическим и гидрохимическим условиям во время нереста. Численность популяций этих видов в пределах изучаемого участка акватории поддерживается исключительно за счет искусственного воспроизводства. В вентерных уловах нами был отмечен еще один представитель чужеродной ихтиофауны – канальный сомик. Естественный ареал этого вида охватывает водоемы Северной Америки от бассейна Великих озер (кроме оз. Верхнее) и бассейна р. Миссисипи на севере до Флориды и

Мексиканского залива на юге. Самовоспроизводящиеся популяции в пределах бассейна р. Дон обитают в теплом сбросном канале Новочеркасской ГРЭС и межплотинном участке Пролетарского водохранилища, включая нижнее течение р. Егорлык, иногда молодь этого вида после нереста отмечалась авторами на всем протяжении р. Дон, вплоть до Таганрогского залива (Лужняк, Старцев, 2009). Выловленный нами экземпляр был представителем генерации этого же года. В.А. Лужняк (2006) отмечает, что непосредственно в Дону и Таганрогском заливе особи старше сеголетков (0+) практически не встречаются. Это связано с тем, что в зимний период происходит гибель этих теплолюбивых рыб.

Вообще, для экосистем нижнего Дона и Азовского моря как для нарушенных местообитаний, появление видов-вселенцев и последующее доминирование над автохтонными видами является вполне закономерным явлением. По нашим данным, примерно 75% от биомассы всех видов рыб бассейна приходится на акклиматизантов, что говорит о ведущей роли этих рыб в формировании нового вещественно-энергетического баланса экосистемы. Бассейны южных морей в этом смысле представляются яркими модельными объектами, характеризующими результаты сильного и продолжительного антропогенного воздействия на экосистему.

В результате ихтиологических наблюдений в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива имевшийся ранее список видов рыб был дополнен шестью видами (бычок-цуцик, бычок-гонец, язь, канальный сомик, сингиль и остронос) (Куцын, 2012).

В эколого-трофической структуре изучаемых ихтиоценозов можно выделить пять компонентов: хищники, бентофаги, планктофаги, детритофаги, фитофаги (рис. 5). Следует иметь виду, что такое деление весьма условно, поскольку спектры питания рыб на различных фазах онтогенеза могут иметь существенные различия. Помимо этого, большинству видов свойственна пищевая пластичность. Тем не менее, особенности распределения трофических ролей между видами, слагающими ихтиоценоз, характеризует экосистему с точки зрения разнообразия и заполненности эколого-трофических ниш.

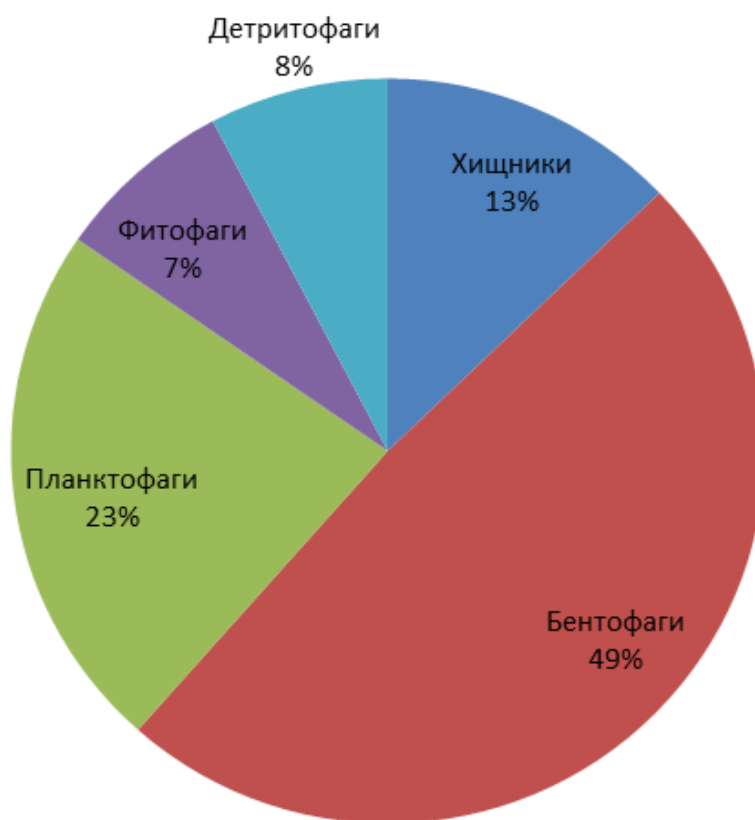


Рис. 5. Эколого-трофическая структура ихтиофауны дельты Дона и восточной части Таганрогского залива (по результатам ихтиологических наблюдений весной и летом 2011 года)

Наиболее широко в исследуемых водоемах представлены виды-бентофаги (49%). Бентос является широко распространенным, довольно доступным и весьма питательным кормом для рыб, ввиду чего емкость данной эколого-трофической ниши оказывается самой высокой. Многие рыбы специализируются на питании именно бентосом, а для подавляющего большинства видов он является дополнительным кормом. Исключительная ценность бентоса как компонента кормовой базы рыб в пределах бассейна Азовского моря обусловлена как его высокой биомассой: около 500 г/м^2 (Зенкевич, 1963), так и огромными продукционными возможностями. Внутри группы рыб-бентофагов в исследуемых водоемах можно выделить специализированных на питании моллюсками стенофагов, таких как русский осетр, севрюга, стерлядь; бентофагов, которым

свойственна пищевая пластичность (лещ, плотва, рыбец, сазан и др.) и факультативных бентофагов (речной окунь, обыкновенный ерш, перкарина, бычковые и др.), для которых бентос составляет хоть и неотъемлемую, но все же часть кормовой базы. Следует отметить, что в связи с катастрофическим падением численности осетровых рыб, трофическая ниша малакофагов оказалась в значительной степени свободна.

Довольно широко в изучаемых водоемах представлены рыбы, питающиеся зоопланктоном (23% всех видов). К данной трофической группе относятся сельдевые, европейский анчоус, азово-черноморская шема и родственная ей обыкновенная уклейка, атерина, чехонь. Довольно сильное влияние на динамику популяций этих рыб оказала инвазия гребневика *Mnemiopsis leidyi*, существенно подорвавшего кормовую базу планктофагов в Азовском море и Таганрогском заливе в частности. Однако в скором времени рыбы восстановили свою численность благодаря ранним срокам созревания и, следовательно, высоким показателям популяционной плодовитости. Следует отметить, что тюлька и хамса в настоящее время составляют основу рыбного промысла в Азовском море. В последние годы отмечается значительное сокращение численности чехони, что, по всей видимости, вызвано снижением эффективности естественного воспроизводства. В ходе наших наблюдений весной и летом 2011 года чехонь в контрольных орудиях лова фиксировалась лишь однажды.

В дельте Дона в мелкочейных орудиях лова наиболее часто отмечается уклейка. Со стороны других рыб она практически не испытывает пищевой конкуренции и широко расселяется в водоемах озерного типа и реках. Уклейка отличается ранними сроками созревания и порционным нерестом, ввиду чего весьма устойчива к всевозможным преобразованиям экосистемы.

Из хищных рыб для дельты Дона обычна щука и окунь, гораздо реже встречается сом и жерех. Главный хищник Таганрогского залива – судак. Численность его в последние годы стремительно сокращается, в результате чего экосистема Азовского моря лишается целого звена пищевой цепи.

Трофическая группа фитофагов представлена одним аборигенным видом – красноперкой, которая в местах своего обитания достигает значительной численности, и двумя представителями дальневосточного фаунистического комплекса: белым толстолобиком и белым амуром. Ввиду разнородности кормовых объектов для каждого из этих трех видов, а также практически неограниченной кормовой базы, они сосуществуют в условиях отсутствия пищевой конкуренции. Многие карповые виды рыб, питающиеся бентосом, также используют растительные корма в качестве дополнительного источника пищи.

Некогда пустующая ниша детритофагов в настоящее время поддерживает существование крайне продуктивной, отличающейся высокими темпами роста и ранними сроками созревания, азовской популяции пиленгаса. Крайне интересной оказалась поимка в пределах изучаемых водоемов двух других представителей семейства кефалевых: черноморского сингиля и остроноса. Причем сингиль был отмечен в восточной части Таганрогского залива, в то время как половозрелая особь остроноса была поймана в Свином гирле дельты Дона. Для исследуемого участка акватории эти виды отмечаются впервые. Поимка остроноса и сингиля в водах исследуемого участка носит единичный, даже случайный характер, однако может свидетельствовать об изменении характера гидрологических процессов в Азовском море, прежде всего солевого режима.

Говоря о причинах количественных изменений в структуре ихтиоценозов, следует обращать внимание на смертность и эффективность воспроизводства. Естественная смертность рыб бассейна Азовского моря колеблется в оптимальных пределах, чего не скажешь о смертности промысловой (коэффициент промысловой смертности, например леща, достигает 0,575, что соответствует 43-44% запаса (Балыкин, 2014)). В то время как легальный промысел зачастую не осваивает выделенных квот, об объемах браконьерского промысла мы можем только догадываться. Размерно-возрастная структура популяций основных промысловых рыб бассейна говорит о крайне высокой промысловой нагрузке (Старцев и др., 2010).

Низкая эффективность естественного воспроизводства характерна главным образом для полупроходных фитофильных видов, требовательных к продолжительному весеннему затоплению пойменных участков р. Дон (лещ, плотва, судак), а также для проходных рыб, испытывающих затруднения при подъеме вверх по течению реки ввиду физических препятствий антропогенной природы, таких как дамбы и плотины. Численность рыб с растянутым и порционным нерестом в таких условиях более стабильна. Вопрос об эффективности естественного воспроизводства проходных и полупроходных видов рыб в значительной степени остается неосвещенным и требует проведения комплексных исследований непосредственно на нерестилищах во время размножения рыб и раннего онтогенеза молоди.

Результаты ихтиологических наблюдений, проведенных в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива можно свести к следующим выводам:

- в настоящий период ихтиофауна водоемов представлена 30 видами из 10 семейств для Таганрогского залива и 38 видами из 12 семейств для дельты Дона; общее число видов составляет 42, семейств – 13;

- среди нативных видов 11 относятся к проходным и полупроходным, 13 морского происхождения и 12 пресноводного, 3 вида внесены в Красную книгу РФ, акклиматизантов насчитывается 6 видов;

- наиболее богатым видами является семейство карповых, на чью долю приходится 41% всех видов рыб;

- доминирующими видами в ихтиоценозах остаются акклиматизанты дальневосточного бассейна: пиленгас в Таганрогском заливе и Азовском море, серебряный карась в заливе и речных системах;

- впервые для исследуемых водоемов были отмечены сингиль и остронос – черноморские кефали;

- численность аборигенных полупроходных и проходных видов продолжает сокращаться ввиду чрезмерной промысловой нагрузки в условиях неэффективного естественного воспроизводства и недостаточных объемов искусственного;

- в эколого-трофической структуре преобладают виды-бентофаги (49%);
- кормовые ресурсы водоемов бассейна Азовского моря в значительной степени остаются неосвоенными в связи с качественными и количественными преобразованиями ихтиофауны. Однако на некоторых распресненых участках младшие возрастные группы леща и плотвы могут испытывать определенную пищевую конкуренцию со стороны видов-вселенцев, прежде всего серебряного карася. Проблема пищевых взаимоотношений аборигенных видов и вселенцев нуждается в разработке.

3.2.2. Бентос.

Как уже отмечалось выше, донные организмы являются основным источником пищи для взрослых особей леща и плотвы. Как правило, в пределах нагульного ареала данными видами потребляются любые доступные кормовые организмы, достигающие наибольшей численности и биомассы. Однако спектр питания леща и плотвы на одном и том же участке несколько различается, что способствует снижению уровня межвидовой конкуренции. Следует также отметить, что для плотвы наиболее доступными являются представители эпифауны, в то время как лещ, благодаря выдвигному рту, способен поедать организмы, зарывшиеся в илистый грунт на глубину до нескольких сантиметров.

В современных условиях, как в заливе, так и в собственно море, лещ питается преимущественно полихетами (сем. *Nereidae*) и хирономидами, доля которых в рационе меняется от 78% до 99%. Однако в отдельные годы в некоторых районах Таганрогского залива (восточных и северных) пищевой комок на 76-92% может состоять из двустворчатых моллюсков (*Cerastoderma*, *Dreissena*). Как отмечает Е.В. Селиванова с соавторами (2002), индекс наполнения пищеварительного тракта у леща в море меняется от 12 до 184‰, в заливе от 56 до 92, а рыбы с пустыми кишечниками практически не встречаются, что в целом свидетельствует о благоприятных условиях нагула и подтверждается популяционно-биологическими и физиологическими показателями.

В пределах своего нагульного ареала плотва отдает предпочтение донным ракообразным (*Ostracoda*, *Rhitropanopeus*) и моллюскам (*Hydrobia*, *Abra*,

Cerastoderma, *Dreissena*), на долю которых приходится до 80-90% массы пищевого комка. В западных районах нередко встречаются полихеты (сем. Nereidae), Индекс наполнения пищеварительного тракта составляет в среднем 95-173⁰/₀₀₀.

В целом, состав рациона леща и плотвы отражает структуру донных сообществ, которые подвержены значительным преобразованиям в связи с характером осадконакопления и кислородного режима. Колебания солености от 9 до 14‰ за 90-летний период не являются решающим фактором для устойчивого распределения донных сообществ в Азовском море, основу которых составляют эвригалинные виды, адаптированные к условиям неустойчивой солености (Матишов и др., 2008).

В настоящее время нагульный ареал азовского леща и плотвы (донского стада) практически полностью ограничен Таганрогским заливом, в связи с чем целесообразно подробнее рассмотреть особенности распределения донных биоценозов именно в этой части акватории моря.

В пределах Таганрогского залива в современный период выделяют 6 сообществ макрозообентоса, доминирующими компонентами в которых являются представители *Oligochaeta*, *Chironomidae*, *Dreissena*, *Hypanis*, *Neanthes*, *Cerastoderma* (рис. 6) (Шохин и др., 2006).

Сообщество отмечено в свеверо-восточной, мелководной части залива. Характерно для алевритовых и алеврито-песчаных донных отложений с высоким содержанием измельченного ракушечного материала. Наиболее оптимальная соленость – до 1‰ в придонном слое. В составе доминируют группы пресноводного комплекса: *Tubificidae* и личинки *Chironomidae*. Последние выступают в качестве субдоминантов. Неотъемлемым элементом являются виды понто-каспийского солоноватоводного комплекса, из которых наибольшей численности и биомассы достигают ракообразные (*Corophiidae* и *Pseudocumidae*) и полихеты (*Hypaniola kowalivskii*). Заметную роль играет вселенец голландский краб *Rhitropanopeus harrisi tridentata*.

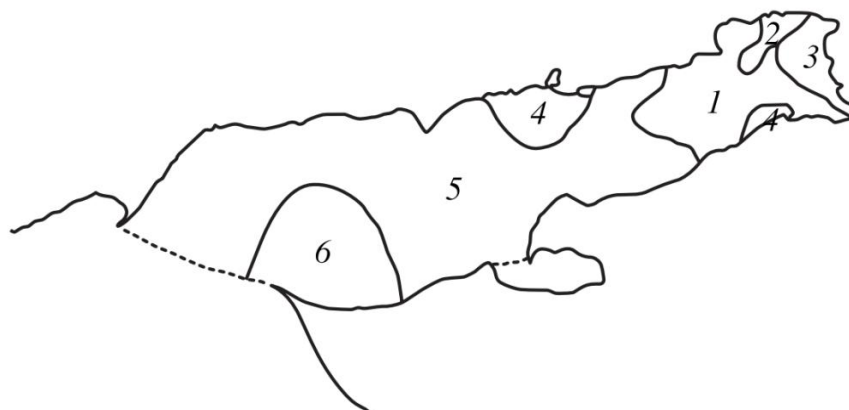


Рис. 6. Распределение донных сообществ в Таганрогском заливе: 1 – *Oligochaeta*, 2 – *Chironomidae*, 3 – *Dreissena*, 4 – *Hypanis*, 5 – *Neanthes*, 6 – *Cerastoderma* (Шохин и др., 2006)

1. Сообщество с доминированием *Oligochaeta* (в основном *Tubificidae*).
2. Сообщество с доминированием *Chironomidae*.

По составу и ареалу весьма сходно с сообществом *Oligochaeta*, причем доля последних здесь достигает 35%. Фактически, сообщество *Chironomidae* можно назвать одним из вариантов сообщества *Oligochaeta*, однако при всей схожести, структура хирономидного сообщества отличается от последнего. Во-первых, оно приурочено к самому опресненному району в северо-восточной части залива, у истока р. Мертвый Донец и не выходит за пределы 0,5‰. Кроме преобладания *Chironomidae* над *Oligochaeta* по биомассе, для сообщества характерны и другие группы насекомых (личинки *Odonata*, личинки и имаго *Hemiptera*), приуроченные к зарослям макрофитов. Из азово-черноморских элементов здесь выявлен *Hediste diversicolor*. Голландский краб в сообществе не зарегистрирован. Гораздо беднее представлен понто-каспийский солоноватоводный комплекс (отсутствуют *Gammaridae*, ряд видов *Hypanis*, *Pterocuma*).

3. Сообщество с доминированием *Dreissena*.

Сообщество характерно для авандельты Дона, приурочено к районам с придонным течением. Доминант *Dreissena polymorpha*, доля и биомасса которой в сообществе достигает 96% образует друзы. В сообществе отмечается также другой вид дрейссен: *D. bugensis* Andrusov, 1897. Сообщество приурочено к твердому песчано-алевритовому дну с высоким содержанием ракушечного материала и солености, не превышающей 1‰ в придонном слое. В прибрежной зоне или в районе антропогенных построек (створы, насыпи) друзовые биоценозы располагаются сплошным ковром. На остальной территории распространения сообщества небольшие друзы располагаются мозаично.

4. Сообщество с доминированием видов рода *Hypanis*.

Реликтовое сообщество, включающее, в основном, понто-каспийские солоноватоводные виды. Характерно для песчаных, песчано-алевритовых донных отложений и солености до 4-5‰. В качестве доминантов могут выступать два вида: *Hypanis colorata* и *Hypanis vitrea glabra*. Ранее в составе сообщества отмечался лишь первый вид (Мордухай-Болтовской, 1939). Однако после вселения из Северо-Западного Каспия (посредством балластных вод судов) и закрепления в экосистеме Таганрогского залива, вид *H. vitrea glabra* является доминирующим в сообществе (Набоженко, 2004), вытеснив, по крайней мере, из северных районов залива аборигенный вид. Тем не менее, *Hypanis colorata* формирует высокую биомассу в юго-восточной части залива (Павло-Очаковская коса). Также следует отметить, что в различные годы и сезоны, в различных частях ареала сообщества может доминировать тот или другой вид, или два вида вместе.

Моллюски рода *Hypanis* составляют основную биомассу в восточной части Таганрогского залива, которая в отдельные годы может значительно снижаться из-за неблагоприятной зимовки (Шохин и др., 2006).

5. Сообщество с доминированием *Neanthes succinea*.

Сообщество *Neanthes*, ранее выделявшийся как биоценоз *Nereis* (Мордухай-Болтовской, 1939), занимает почти всю западную и центральную часть Таганрогского залива, обладая самым обширным ареалом. Сообщество

приурочено к вязким пелитам с запахом сероводорода различной степени. Распространение сообщества почти совпадает с хорогалинной зоной (5-8‰), отличающейся бедностью и однообразием фаунистических комплексов, с превалированием эвригалинных видов: *Hypaniola kowalevskii*, *Corophium volutator*, *Pterocuma pectinata*, *Pterocuma sowinskyi*, *Hypanis colorata*, *H. vitrea glabra*, *Stenocuma tenuicauda*, *Schizorhynchus scabriusculus*. Оптимальной соленостью для этих видов является 5‰, хотя встречаются они и при солености 8-9‰. В условиях лабильной солености Таганрогского залива солоноватоводные виды имеют адаптивную потенцию к обитанию не только в буферной зоне хорогалиникума, но и в пределах самой хорогалинной зоны (5-8‰) и даже при более высокой солености.

6. Сообщество с доминированием *Cerastoderma*.

Это сообщество по составу близко к предыдущему, однако доминантом здесь выступает двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum*. Ранее выделялось под названием *Cardium*. В западной части Таганрогского залива проходит северная граница распространения *Cerastoderma glaucum* и, соответственно, северная граница распространения сообществ с доминированием этого вида. Сообщество характерно для пелитовых, реже алевритовых отложений с высоким содержанием ракушечного материала, солености от 8‰ и выше. В составе сообщества четко выделяется субдоминант *Neanthes succinea*. Биомасса и плотность поселения остальных видов невелика. В отличие от сообщества *Neanthes* здесь повышается роль азово-черноморских фаунистических элементов, таких как *Hydrobia acuta* и *Balanus improvises* (Шохин и др., 2006).

Бентос в Таганрогском заливе образует три пятна – сгущения биомассы (рис. 7). Одно из них расположено в западной части залива и образовано видами азово-черноморского фаунистического комплекса. Наибольшую долю биомассы здесь дают моллюски *Cerastoderma glaucum* и *Mya arenaria* (Набоженко, 2004), а также полихета *Neanthes succinea*. Второе пятно, расположенное на выходе Миусского лимана, образовано видами понто-каспийского происхождения и вселенцем голландским крабом. Третье пятно

локализуется в восточной части залива, его основу составляют олигохеты, хирономиды, дреиссена и полихета *Hypaniola kowalivskii*. Средняя биомасса бентоса по заливу составляет 31,6 г/м² (от 1,7 до 124 г/м²) (Шохин и др., 2006).

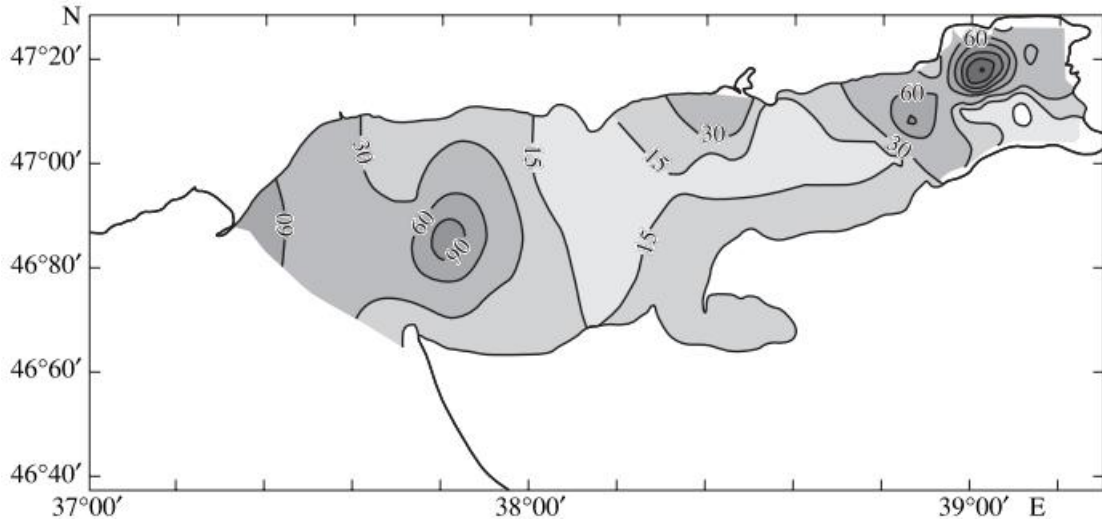


Рис. 7. Распределение биомассы макрозообентоса (г/м²) в Таганрогском заливе (Шохин и др., 2006)

Количественный и качественный состав кормового бентоса колебался в известных пределах в связи с преобразованиями гидрологического, биогенного, солевого режима моря, а также характера грунтов. Тем не менее, общий продукционный потенциал кормовых организмов сохранился на достаточно высоком уровне. Учитывая пищевую пластичность леща и плотвы, а также снижение численности и плотности их популяций, можно сделать вывод о благоприятных кормовых условиях. Об этом свидетельствуют и некоторые биологические показатели, речь о которых пойдет ниже.

ГЛАВА 4. ПРОБЛЕМА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА, ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РОСТ ЛЕЩА АЗОВСКОГО МОРЯ

Структура популяции и особенности роста особей, ее слагающих, являются видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей организма и среды. Они специфичны как для вида, так и для отдельных его стад и обладают известной стабильностью (Никольский, 1974). Однако вид существует в непрерывно меняющихся условиях, что приводит к преобразованию его свойств, биологических особенностей особей и популяций. В конечном итоге формируется приспособительный ответ, позволяющий виду максимально эффективно использовать ресурсы преобразованной матрицы экосистемных связей. Проследив вектор изменения этих свойств во времени можно не только определить текущее состояние популяции, но и с определенной долей вероятности спрогнозировать характер их преобразований в условиях воздействия различных факторов среды или их комплекса.

Одной из ключевых проблем при исследовании биологических особенностей популяции является определение возраста, без которого невозможен анализ размерно-возрастного состава и характеристика особенностей роста, что играет ключевую роль для развития научно-методологической основы рациональной рыбохозяйственной деятельности. Без знания размерно-возрастной структуры популяции невозможна оценка ее воспроизводительных свойств и смертности. Как справедливо отмечал А.В. Буслов (2009), неправильные представления о возрасте рыб могут приводить к неадекватным оценкам годового пополнения и численности младших когорт, занижению вклада старших возрастных групп, искажению коэффициентов смертности, величины промысловой меры, что, в конечном счете, приводит к ошибочным представлениям о величине запаса, а, следовательно, и нерациональной его эксплуатации. Безусловно, особое внимание стоит уделять промысловым видам рыб, популяции которых испытывают воздействие как экосистемных преобразований, так и мощной антропогенной нагрузки, прежде всего рыбодобывающей деятельности.

4.1. Сравнительный анализ результатов определения возраста леща по различным возрастнорегистрирующим структурам.

Использование регистрирующих структур для ретроспективного анализа жизни рыб, несомненно, должно базироваться на знании морфологии и физиологии развития каждой отдельной структуры. Пожалуй, до настоящего времени ни для одной из регистрирующих структур, применяемых в ихтиологических исследованиях, не составлено полного описания процессов, в ходе которых формируется ее строение. Тем не менее, на основании имеющихся в литературе данных схематично, с известной долей гипотетичности, можно попытаться описать механизм образования элементов этих структур (Дгебуадзе, 2001).

Чешуя. Чешуя костных рыб располагается в дермальном кармане и состоит из двух слоев: наружного костного слоя и фибриллярной пластинки, расположенной несколько глубже (Lea, 1913; Winge, 1915; Kyle, 1927; Петров, Петрушевский, 1929; Neave, 1936). Поверхность костного слоя – гиалодентина несет гребни, часто называемые склеритами, располагающимися более или менее параллельно краю чешуи. Фибриллярная пластинка построена из ряда слоев, которые, в свою очередь, состоят из пучков фибрилл. Полагают, что значительная часть фибриллярной пластинки кальцинирована; минеральные компоненты присутствуют в форме кристаллов, расположенных вдоль фибрилл (Wallin, 1957). Тесное взаимодействие обоих слоев прослеживается у края чешуи, где и фибриллярная пластинка, и костный слой берут начало из одной и той же костной зоны.

Рост чешуи осуществляется подрастанием одной фибриллярной пластинки под другую, ранее образовавшуюся. Имеются данные о том, что матрикс костного слоя формируется раньше фибриллярной пластинки (Waterman, 1970).

Образование элементов структуры чешуи некоторые авторы связывают только с изменениями фибриллярной пластинки (Петров, Петрушевский, 1929; Лапин, 1965, 1971). Большинство же исследователей рассматривают все видимые изменения в структуре чешуи как совокупный результат взаимодействия, роста и

развития обоих слоев и чешуйного кармана, их продуцирующего (Neave, 1936; Wallin, 1957; Yamado, 1964; Waterman, 1970).

Как бы там ни было, все видимые при рассмотрении тотального препарата чешуи элементы связаны со скульптурой поверхностного склеритного слоя этой структуры.

У большинства костистых рыб склериты располагаются концентрически по поверхности чешуи, всевозможные изменения в таком расположении приводят к образованию годовых и других отметок. Ряд исследователей, проводивших специальные гистологические и гистохимические работы по росту чешуи, придерживаются гипотезы, согласно которой причиной формирования склеритов является то, что кальцинированный край чешуи в процессе роста упирается в плотный дермис дна чешуйного кармана; образовавшееся при этом скопление клеток активируется и продуцирует складку, образующую склерит. Расстояние между склеритами определяется шириной костной зоны по краю чешуи. Ширина этой зоны, в свою очередь, тесно связана с шириной зоны кальцинации. Таким образом, из данной гипотезы следует, что расстояние между склеритами обусловлено процессами кальцинации, которые, как и многие другие функции обмена веществ животных, часто имеют четкую сезонную цикличность (Дгебуадзе, 2001).

Если придерживаться гипотезы Нива-Уоллина (Neave, 1936; Wallin, 1957) о механизме роста чешуи и причинах образования склеритов, то развитие поверхностной скульптуры этой структуры в течение года можно представить следующим образом.

Рост чешуи (а также ее кальцинация) обладает некоторой инерционностью по отношению к росту тела. В результате этого чешуя постоянно как бы обгоняет в росте чешуйный карман, упирается в его стенки и подворачивается во внешнюю более податливую сторону. Это ведет к образованию на поверхности чешуи гребней – склеритов. Кроме того, в результате летнего интенсивного роста, площадь перекрывания чешуй увеличивается. После сильного замедления или остановки роста рыбы (осень-зима) матрикс склеритов прекращает расти, но

кальцинация еще продолжается, тем более что осенью у многих рыб интенсифицируются процессы жиронакопления, которые скоррелированы с процессами кальциевого метаболизма. Зимой существенного прироста чешуи нет (меняется лишь площадь перекрывания чешуи), интенсивность кальцинации также падает.

Весной тело рыбы и соответственно чешуйный карман начинают интенсивно расти, в то время как рост чешуи несколько запаздывает. В результате образуется промежуток между краем чешуи и стенкой чешуйного кармана, который быстро заполняется бессклеритным участком чешуи. Затем чешуя упирается своим краем в стенки чешуйного кармана и формируется первый склерит, обозначающий начало прироста нового года. Он, как правило, замкнутый, так как отражает форму (часто несколько иную, чем та, которую имели склериты предыдущего года роста) чешуйного кармана. Зоны узких и широких склеритов образуются в периоды, когда скорости роста чешуйного кармана и чешуи, а также скорость кальцинации костного слоя чешуи приходят в несоответствие. Это, как показывают наблюдения, может происходить в любое время года, что затрудняет использование данной характеристики в качестве годовой метки, особенно в исследованиях сезонного роста.

Обобщая вышеизложенное, следует сказать, что образование меток на чешуе происходит в то время, когда в организме рыбы осуществляются значительные, обычно сезонные перестройки в обмене веществ: резкие изменения скорости роста, жиронакопления, кальцинации (Дгебуадзе, 2001).

Кости. На очищенных костных структурах легко обнаруживается чередование колец, обладающих разной прозрачностью. В падающем свете эти кольца видны как матово-белые – менее прозрачные (опаковые) и темные – более прозрачные (гиалиновые). Обычно в течение каждого года на костях образуются одно опаковое и одно гиалиновое кольцо. Как правило, гиалиновые кольца несколько уже, чем опаковые, и обычно их принимают за годовые метки и подсчитывают при определении возраста.

Кость состоит из двух компонентов: белкового органического матрикса и минеральной части в форме гидроксиапатита (McLean, Urist, 1968). Органическая часть содержит коллаген, своеобразный фибриллярный белок, который составляет 90% органического матрикса, и основную субстанцию, построенную протеин-полисахаридами и гликопротеинами. Соотношение органической и неорганической частей определяет образование колец на костях (Irie, 1960).

Многочисленными экспериментами и наблюдениями в природе показано, что образование гиалинового кольца на отолитах и костях происходит в тот момент, когда белковый рост рыбы замедляется или прекращается совсем (Irie, 1960). Какие конкретно процессы метаболизма ведут к образованию гиалинового кольца сказать трудно. Вполне вероятно, что гиалиновое кольцо образуется в результате того, что количество откладываемых в костях солей кальция в течение года не меняется, а синтез белкового матрикса в осенне-зимний период ограничен в связи с тем, что почти прекращается питание. Кальций же продолжает поступать в организм рыбы путем прямого захвата из воды (Irie et al., 1967).

Точное знание возраста возможно только у рыбы, растущей под постоянным контролем. Разумеется, осуществить такой контроль над рыбами из диких природных условий совершенно нереально. В ходе определения возраста и его реконструкции по кальцифицированным структурам, на которых образуются зоны усиленного или замедленного роста, возникают проблемы идентификации годовых меток и их отличия от прочих элементов, характеризующих неблагоприятные условия во время нагула или этап, когда рыба не питается по эндогенным, физиологическим причинам, например во время нереста. При правильной интерпретации зон летнего и зимнего периода, определение возраста сводится к простому подсчету годовых меток. Другая проблема сводится к оценке полноты отражения на структуре всех меток, соответствующих году, ведь важнейший методический аспект в определении возраста рыб – это проверка способа оценки возраста на валидность или верификация.

Установлено, что у рыб южных популяций как на чешуе, так и на спилах костных структур, может присутствовать значительное количество

дополнительных колец (Дгебуадзе, 2001). В таком случае сравнительный анализ нескольких структур позволит точнее идентифицировать именно годовые метки. Следует отметить, что формирование кольца текущего года на чешуе леща происходит в течение летнего периода и у всех особей завершается лишь к августу (Дгебуадзе, 1975). Материал (чешуя), взятый в осенний период исключает недоучет метки текущего года, поскольку она вполне сформирована и хорошо идентифицируется на фоне последующей зоны прироста.

При параллельном рассмотрении препаратов трех структур, взятых у разноразмерных особей азовского леща, в большинстве случаев наблюдалось совпадение числа годовых колец (табл. 6). Несовпадение оценок возраста по чешуе и спилам лучей грудного и спинного плавников наблюдалось лишь 30% и 29% случаев соответственно. В то же время, соответствие оценок между костными структурами (лепидотрихиями) плавников составляло 85%.

Несмотря на то, что оценки возраста по разным структурам в целом совпадали, в некоторых случаях все же наблюдалось некоторое расхождение, в особенности между чешуйными препаратами и спилами плавниковых лучей. Прежде всего, это сопряжено со сложностями визуальной идентификации годовых меток на чешуе, о чем будет сказано ниже. Высокая степень соответствия оценок возраста между спилами лучей грудного и спинного плавников не вызывает сомнений и связана с одинаковым механизмом формирования годовых колец.

Таблица 6.

Соответствие результатов подсчета годовых колец на препаратах чешуи (S), лучей грудного (P) и спинного (D) плавников

Структура	S	P	D
S	-	70%	71%
P	70%	-	85%
D	71%	85%	-

Анализ статистических данных (табл. 7) также свидетельствует о значительном сходстве результатов определения возраста по исследуемым структурам. В соответствии с критерием Стьюдента при уровне значимости $P=0,05$, различия средних значений статистически недостоверны. Иными словами, средние значения возраста, рассчитанные по результатам подсчета годовых колец на чешуйных препаратах и спилах при попарном их сравнении, отличаются несущественно.

Таблица 7.

Статистическая характеристика данных о возрасте, полученных в ходе его определения по чешуе и спилам плавниковых лучей

Показатель	S	P	D
Средний возраст, годы	4,548	4,677	4,709
Дисперсия	1,268	1,566	1,619
Стандартное отклонение	1,126	1,252	1,272
Доверительный интервал с $P=0,95$ (\pm)	0,280	0,312	0,317
Стандартная ошибка	0,143	0,159	0,162
Медиана	5	5	5
Мода	5	5	5
Количество наблюдений	62		

Определенный интерес при сравнении оценок определения возраста представляет возрастная структура, восстановленная по результатам чтения препаратов исследуемых возрастрегистрирующих структур (рис. 8). На графике видно, что оценка возраста по спилам грудного и спинного плавников практически совпадает во всех возрастных группах. Однако результаты подсчета годовых меток на препаратах чешуи в возрастных когортах шестилетних и семилетних рыб несколько смещены в сторону пятилетних по отношению к спилам. В некоторой степени это касается и младших возрастных групп. И если в

первом случае это может быть связано с достаточно узкими зонами приростов на периферии чешуи и в связи с этим сближенным расположением годовых колец, что существенно затрудняет их идентификацию, то во втором, вероятно, годовые кольца могли быть спутаны с добавочными метками ввиду обилия последних. На спилах дополнительные образования также встречались, но в незначительном количестве.

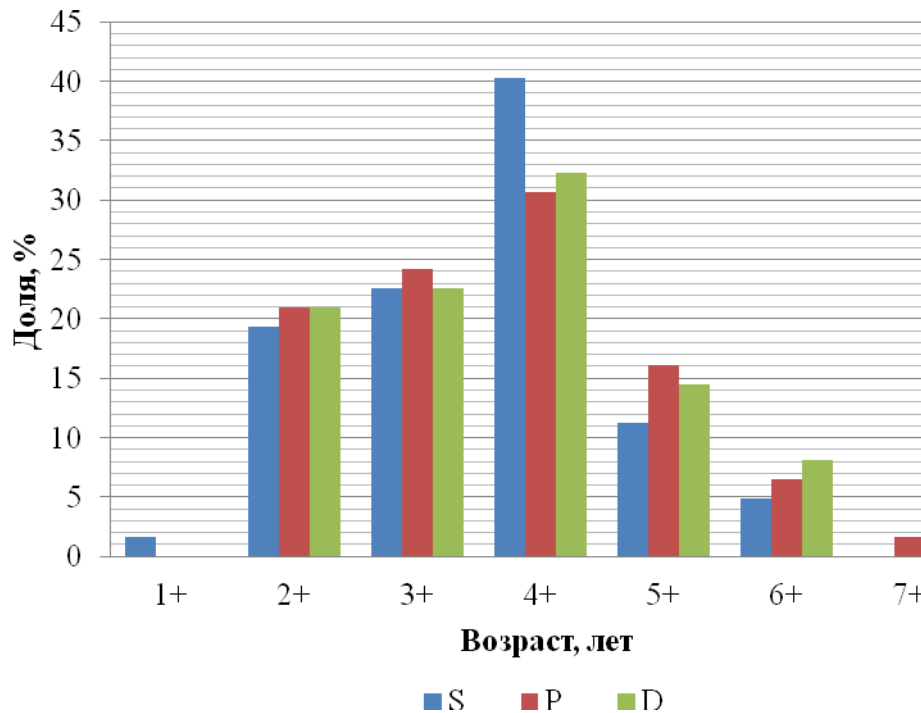


Рис. 8. Возрастная структура азовской популяции леща. Результат оценки возраста по чешуе (S), спилам лучей грудного (P) и спинного (D) плавников.

В целом, оценка возраста по чешуе показала вполне удовлетворительные результаты, особенно в случае с младшими возрастными группами. Очевидно, что ошибка трактовки возраста по чешуе старых рыб будет расти по объективным причинам: в связи с сокращающейся зоной прироста, усложняющейся скульптурой склеритов, визуальная идентификация крайних годовых колец представляется весьма затруднительной.

Одним из опосредованных методов подтверждения надежности определения возраста, в основе которого лежит частота встречаемости линейных

размеров (размерная структура), является построение вариационного ряда (рис. 9). Модальные группы на размерных кривых или гистограммах (пики) могут трактоваться как возрастные когорты. Следует иметь в виду, что этот метод лучше всего применять для идентификации возрастных групп рыб, имеющих относительно высокий темп роста. В случае леща, подобные модальные группы на гистограмме наблюдаются у молодых рыб, до пятилетнего возраста. У более старых рыб темпы роста падают, в то же время растет смертность, в результате чего модальные группы, соответствующие возрастной когорте, выделить сложнее.

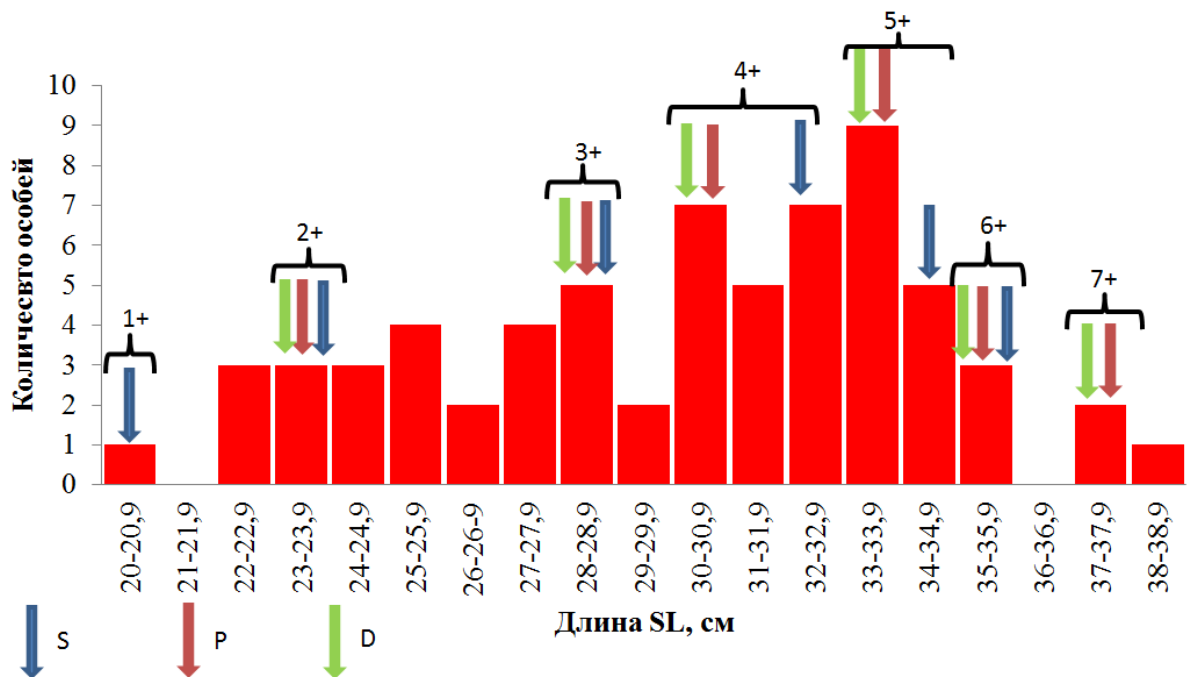


Рис. 9. Соответствие средних размеров рыб в возрастных группах, восстановленных в ходе анализа чешуи (S), спилов грудного (P) и спинного (D) плавников, пикам на размерной гистограмме

На приведенной гистограмме видно, что в целом, средние размеры возрастных когорт, полученных в результате анализа всех трех структур, соответствуют модальным группам. Наиболее отчетливо это соответствие наблюдается в младших возрастных группах.

В ходе верификации определения возраста по трем исследуемым возрастнорегистрирующим структурам было установлено, что все они соответствуют критериям валидности. Однако следует отметить, что чешуя ввиду

ее структурных особенностей, является более «сложным» материалом, в особенности, когда дело касается старших возрастных групп. Тем не менее, чешуя, являясь традиционным материалом для определения возраста, показывает хорошие результаты при работе с рыбами до шести лет. Учитывая абсолютное преобладание в азовской популяции леща рыб младших и средних возрастов, применение чешуи для определения возраста в случаях массовых выборок, вполне оправдано. В то же время, для определения возраста более старых рыб, прекрасные результаты показали спилы плавниковых лучей. При чем, спилы второго луча спинного плавника не уступали, а в некоторых случаях превосходили по выраженности годовых меток спилы лепидотрихий грудного (рис. 10).

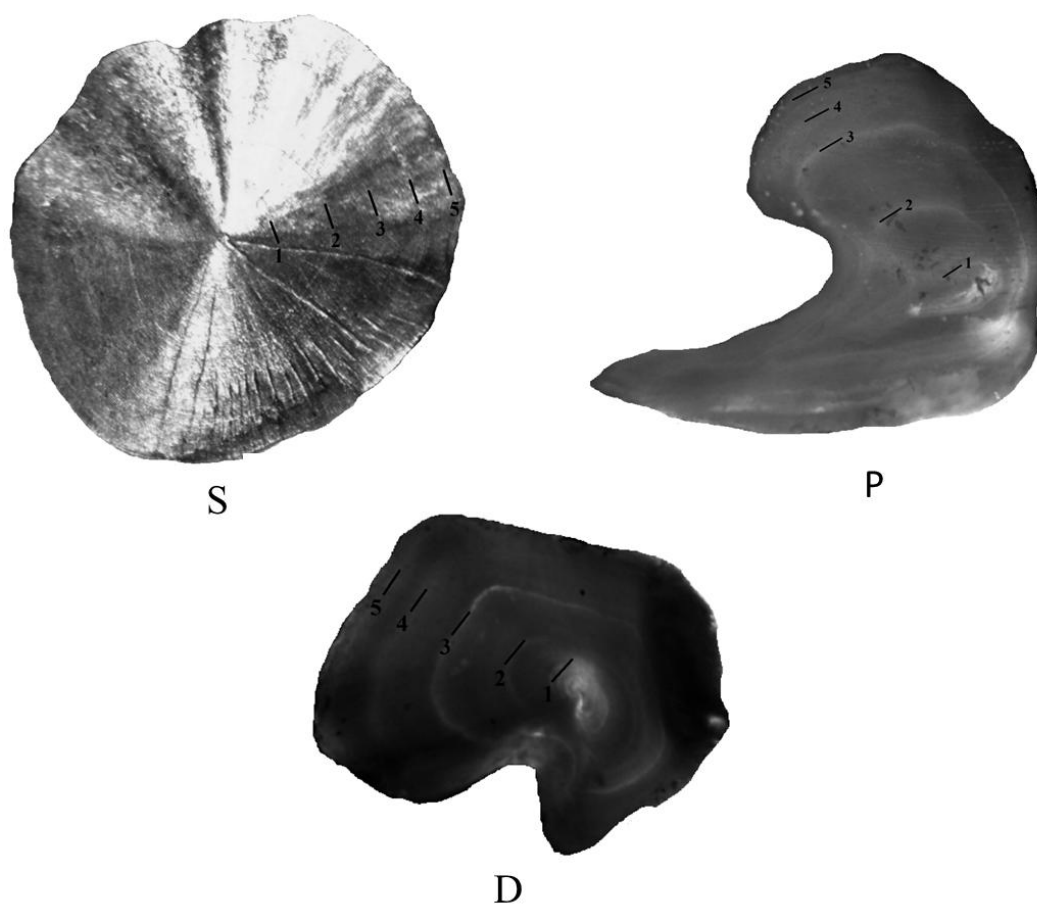


Рис. 10. Годовые метки на различных структурах 5+ особи леща

Поскольку все структуры являются валидными для целей определения возраста, целесообразно рассмотреть техническую сторону сбора и обработки

возрастрегистрирующего материала, а также оценить простоту визуальной идентификации годовых колец.

Наименее трудоемкой в сборе и при обработке является, безусловно, чешуя. Способ определения возраста по чешуе достаточно популярен среди отечественных ученых в силу своей простоты и доступности. Однако чтение возраста по чешуе имеет свои нюансы. В самом общем случае, скульптура чешуи представляет собой чередующиеся зоны тесно и широко расположенных склеритов. Считается, что годовое кольцо находится на наружной границе зоны тесно расположенных склеритов. Иногда, в качестве годового кольца выступает чистая зона, лишенная склеритов (возможно, с абсорбцией склеритов), она встречается между зоной сближенных склеритов и зоной широко расположенных склеритов. На рисунке 10 на чешуе хорошо видны свободные от склеритов узкие зоны, сформированные на втором и четвертом году жизни. Идентификация остальных годовых колец требует определенных усилий, особенно в ситуации, когда имеются добавочные метки. Не смотря на ряд преимуществ, связанных с доступностью чешуи и простотой изготовления из нее препаратов, использование этой структуры не рекомендуется в случае, когда исследуемая особь поймана в летний период, поскольку новое годовое кольцо может быть не сформировано. Элемент чешуи может оцениваться как годовое кольцо только в том случае, когда по краю чешуи начинает формироваться прирост следующего года. Оценка чешуи «кольцо по краю» является ошибочной потому, что, как уже отмечалось, в процессе роста чешуи склериты на ее поверхности образуются не сразу и из-за этого бессклеритный край нарастающей чешуи можно принять за образующееся годовое кольцо (Дгебуадзе, 2001).

Описанные выше недостатки при просмотре препаратов и подсчете годовых колец отсутствуют у костных структур: спилов плавниковых лучей. Годовые метки, соответствующие наружному краю гиалинового (более светлого) кольца, видны на них достаточно четко, а рост структур и формирование гиалиновых и опаковых зон в полной мере соответствует росту тела рыбы и, в отличие от чешуи, не обладает инерционностью. Иными словами, формирование годовой

метки происходит к началу периода интенсивного роста. Следует отметить, что гиалиновые зоны, образовавшиеся в различные годы, могут иметь разную оптическую плотность, о чем говорилось выше. Это связано с разным соотношением органической и неорганической компоненты костного образования. Так на спилах луча как грудного плавника, так и спинного (рис. 10), кольца, интерпретируемые как четвертый и пятый год жизни, более тусклые по сравнению с остальными. Повышенное содержание белкового матрикса в гиалиновых зонах четвертого и пятого года может быть связано с перестройками метаболизма рыбы после созревания. Не смотря на все преимущества при просмотре, чтении и обнаружении годовых колец, спилы плавниковых лучей достаточно трудоемки в изготовлении. В особенности это касается рыб младших возрастных групп, поскольку их плавниковые лучи легко крошатся и разрушаются при распиливании. В итоге срез необходимой толщины получить очень трудно, а получившиеся спилы зачастую оказываются деформированными и непригодными для чтения возраста. Оригинальный выход из этой ситуации был найден Е.Г. Бойко (1951). Он предлагал грудные плавники некрупных рыб заливать целлюлоидом, предварительно растворенным в ацетоне. В результате появляется возможность изготовления достаточно тонких спилов приемлемого качества. Очевидно, что данный способ открыл широкие возможности при работе с тонкими плавниковыми лучами, но требовал немало времени и усилий от исследователя.

Интересно, что лучи спинного плавника не получили широкого распространения в исследованиях возраста азовского леща. При изготовлении спилов, как и в случае с грудным плавником, применялся не изолированный луч, а целый плавник или несколько первых лучей. При распиле, лучи спинного плавника оказались крепче таковых грудного, а полученные препараты не уступали по качеству (Куцын, Иванченко, 2014).

Подводя итоги проведенного исследования в качестве заключения можно дать следующие рекомендации при работах по определению возраста леща:

- чешуя, спилы грудного и спинного плавников в значительной степени отражают действительный возраст исследуемых рыб;

- чешуя является традиционным, самым доступным и простым в подготовке материалом для определения возраста, наиболее надежные результаты оценки возраста по чешуе получаются у рыб, пойманных в осенний период, а также у особей младших возрастных групп; использование чешуи рекомендуется в случаях, когда объем выборки достаточно велик или время проведения биологического анализа рыб ограничено;

- спилы лучей грудного плавника достаточно широко используются исследователями, поэтому результаты оценки возраста по этой структуре в наибольшей степени будут соответствовать литературным данным; несмотря на трудоемкость изготовления, полученные препараты легко читаются, а результаты достаточно надежны; этот способ рекомендуется использовать при работе с рыбами средних и старших возрастных групп (длиной не менее 28-30 см);

- использование спилов луча спинного плавника не отличается широкой распространенностью, однако с технической стороны препараты изготавливаются проще, в отдельных случаях годовые кольца на спиле спинного плавника видны лучше, чем на спиле луча грудного, поэтому использование этой структуры дает не менее надежные результаты.

4.2. Структура азовской популяции леща.

В ходе экосистемных преобразований Азовского моря, структура популяции леща претерпевала ряд закономерных изменений, носящих приспособительный характер и определивших степень разнокачественности особей в популяции.

Половая структура. Как справедливо отмечал Г.В. Никольский (1974), Половая структура популяции вида - такое же его приспособительное свойство, как и все другие признаки и свойства вида. На изменение условий жизни – обеспеченности пищей в широком понимании – популяция закономерно отвечает изменением половой структуры, что вызывает соответствующие изменения в темпе воспроизводства стада и качестве производимого потомства (Макеева,

Никольский, 1965). В ходе ихтиологических наблюдений с 2003 по 2013 гг. было установлено, что соотношение полов в популяции азовского леща близко к 1:1, что является вполне характерным для данного вида (таблица 8).

Таблица 8.

Соотношение полов в азовской популяции леща в 2003-2013 гг.

Год	Самки, %	Самцы, %
2003	54	46
2004	55	45
2005	49	61
2006	51	49
2007	55	45
2008	46	54
2009	56	44
2010	49	51
2011	57	43
2012	59	41
2013	53	46
Среднемноголетнее значение	53	47

Однако следует отметить, что из 11 лет наблюдений в 8 наблюдается незначительное преобладание самок.

Возрастная структура.

Возрастной состав стада формируется путем взаимодействия трех процессов: пополнения (урожайности), роста и убыли. От соотношения этих трех взаимосвязанных процессов и зависят изменения возрастной структуры как популяции в целом, так и ее половозрелой части. Большое влияние на возрастную структуру стада оказывает разница в численности (урожайности) отдельных поколений. На урожайность поколений полупроходных и проходных рыб

Азовского моря после зарегулирования стоков Дона и Кубани, ключевым фактором влияния становится объем речного стока весной и продолжительность заливания поймы.

Всего за весь период наблюдений было отмечено 16 возрастных групп леща, из которых наиболее часто встречались рыбы до семилетнего возраста. Рыбы, достигшие 12-летнего возраста и старше встречались единично. Основу нерестовой части популяции за весь период наблюдений составляли рыбы трех возрастных групп (3, 4 и 5 лет). Средний возраст за весь период наблюдений составил 4,5 года, что на 4 лет ниже возраста рыб в период естественного режима стока р. Дон (Дмитриев, 1931). Наиболее широкий возрастной ряд наблюдался лишь в 2006 г. (табл. 9). Относительно многочисленное поколение леща в возрасте 4 года было отмечено в 2008 г., на его долю приходилось до 45% улова, что связано с достаточно многоводным 2004 г. Общий запас рыб данного возраста составил 0,62 млн шт., в то время как численность рыб данного возраста в 2007 и 2009 гг. составила 0,19 и 0,20 млн шт. соответственно. Объем речного стока весной в 2004 году составил порядка 10 км^3 , что практически в 2 раза больше предшествующих маловодных лет. Существенную роль в уловах (40%, или 0,55 млн шт.) рыбы данного поколения сыграли и в 2009 г. уже в качестве пятилетних особей. Однако в 2010 г. их доля снизилась до 7%, или 0,13 млн шт. В настоящее время (2013 г.) наблюдается «старение» популяции (средний возраст 5,8 лет), что связано не столько с уменьшением промысловой нагрузки, сколько с низкой величиной пополнения в виду предшествующего ряда маловодных лет (в период с 2008 по 2011 гг. средний весенний объем стока р. Дон не превышал 5 км^3).

Возрастная структура промысловой части популяции азовского леща в период с 2003 по 2013 гг.

Годы	Возрастные группы, доля, %												Средний возраст
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
2003	8	10	18	26	26	3	3	3	-	1	1	1	4,2
2004	10	28	39	19	2	1	1	-	-	-	-	-	3,3
2005	-	3	13	16	38	9	18	2	1	-	-	-	5,0
2006	-	6	16	26	18	7	11	3	7	3	2	1	3,2
2007	-	32	39	14	5	6	2	1	1	-	-	-	3,3
2008	-	1	17	45	22	8	4	2	1	-	-	-	4,6
2009	2	3	6	14	40	21	9	4	1	-	-	-	5,0
2010	-	2	12	31	36	7	7	4	1	-	-	-	4,8
2011	1	9	17	21	32	15	3	1	1	-	-	-	4,3
2012	-	8	5	19	39	20	5	3	1	-	-	-	4,9
2013	5	3	5	5	12	35	26	7	1	1	-	-	5,8

В целом, наблюдается достаточно сильная зависимость между объемами речного стока весной и численностью пополнения (табл. 10), которое в значительной степени определяет возрастную структуру. В соответствии с чередованием маловодных, средневодных и многоводных периодов численность популяции леща приняла флуктуирующий характер, что выражается в появлении многочисленных поколений в многоводные годы.

Следует отметить, что такой немаловажный фактор, определяющий пополнение популяции, как численность производителей, играет несколько меньшую роль. Зачастую рыбы многочисленного поколения не имеют возможности эффективно отнереститься в виду непродолжительного и недостаточного заливания поймы. В таком случае у производителей наблюдается резорбция половых продуктов. В то же время, рыбы малочисленного поколения,

попав в оптимальные нерестовые условия, способны дать начало новому многочисленному поколению.

Таблица 10.

Средний весенний сток р. Дон, численность сеголеток и производителей по периодам (Воловик и др., 2009)

Периоды	Весенний сток р. Дон, км ³	Численность, млн шт.	
		Сеголеток	Производителей
Период естественного режима (1932-1951)	17,5	123,4	392,1
Средневодный период зарегулированного режима (1952-1971)	8,9	37,4	112,4
Маловодный период зарегулированного режима (1972-1976)	3,4	10,8	38,1
Средневодный период зарегулированного режима (1977-1991)	8,1	26,7	61,1

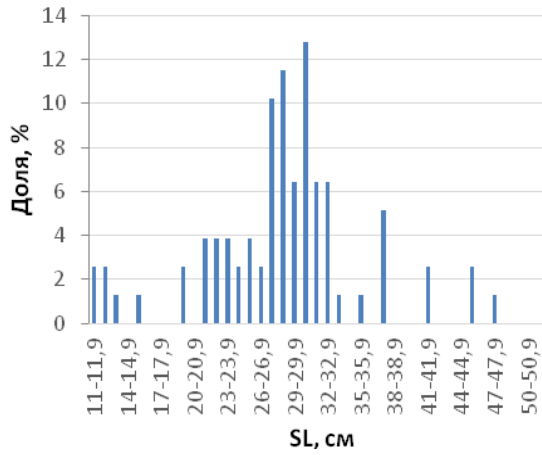
В целом, для современного периода, наблюдается преобладание рыб младших возрастных групп (впервые нерестующих), что свидетельствует о высокой селективной промысловой нагрузке на популяцию. Незначительная доля рыб средних и старших возрастов в значительной степени ограничивает воспроизводительную способность популяции и не позволяет ей в полной степени освоить кормовые ресурсы водоема, прежде всего собственно моря, поскольку только рыбы старших возрастов обладают большой устойчивостью к солености.

Размерный и весовой состав нерестовой части азовской популяции леща.

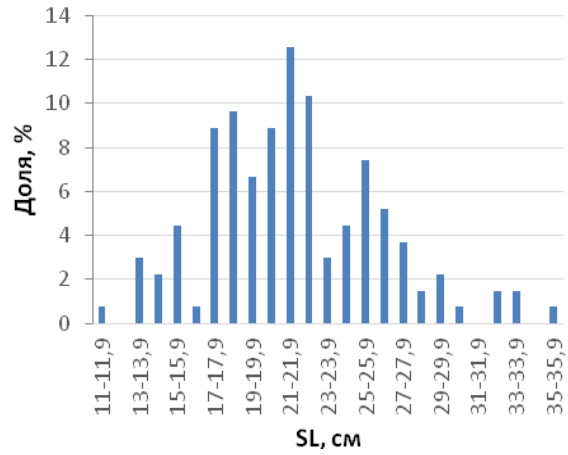
Наряду с возрастной структурой популяции, размерный состав является с одной стороны результатом воздействия факторов среды, с другой – определяет характер приспособительного ответа на это воздействие, обеспечивая тем самым противоречивое единство организма и среды.

За весь период исследований линейные размеры азовского леща в сетных уловах варьировали в пределах 6-52 см. В зависимости от характера пополнения менялись и размерные характеристики рыб, составляющих основу промыслового стада. Так, основу вылова в ряде лет (2003, 2005, 2006, 2010, 2011 гг.) составляли особи длиной 30-31 см при установленной промысловой длине 28 см (рис. 11). Однако появление в 2004 г. относительно многочисленного поколения привело к тому, что в 2007 г. в контрольных уловах преобладали трехгодовики длиной 24-25 см. Доля этих рыб достигала 39%. В 2008 и 2009 гг. рыбы данного поколения достигали длины 30-31 см и 32,5-33 см соответственно, определив значительную долю (до 45%) в контрольных уловах.

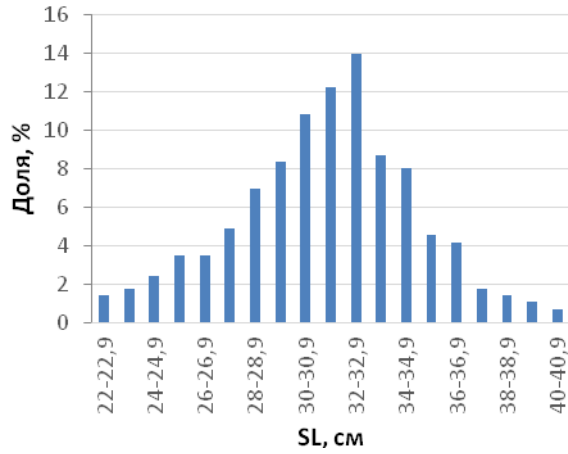
2003



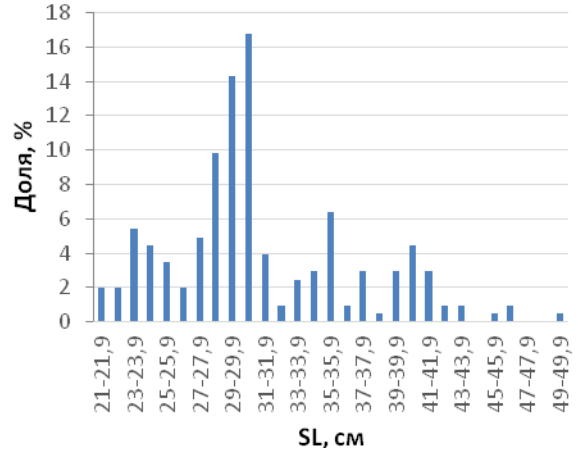
2004



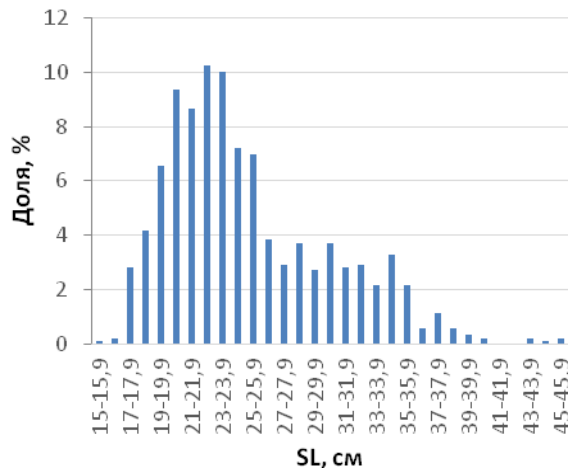
2005



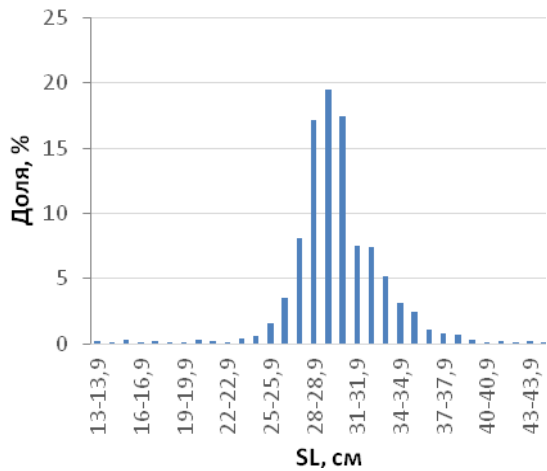
2006



2007



2008



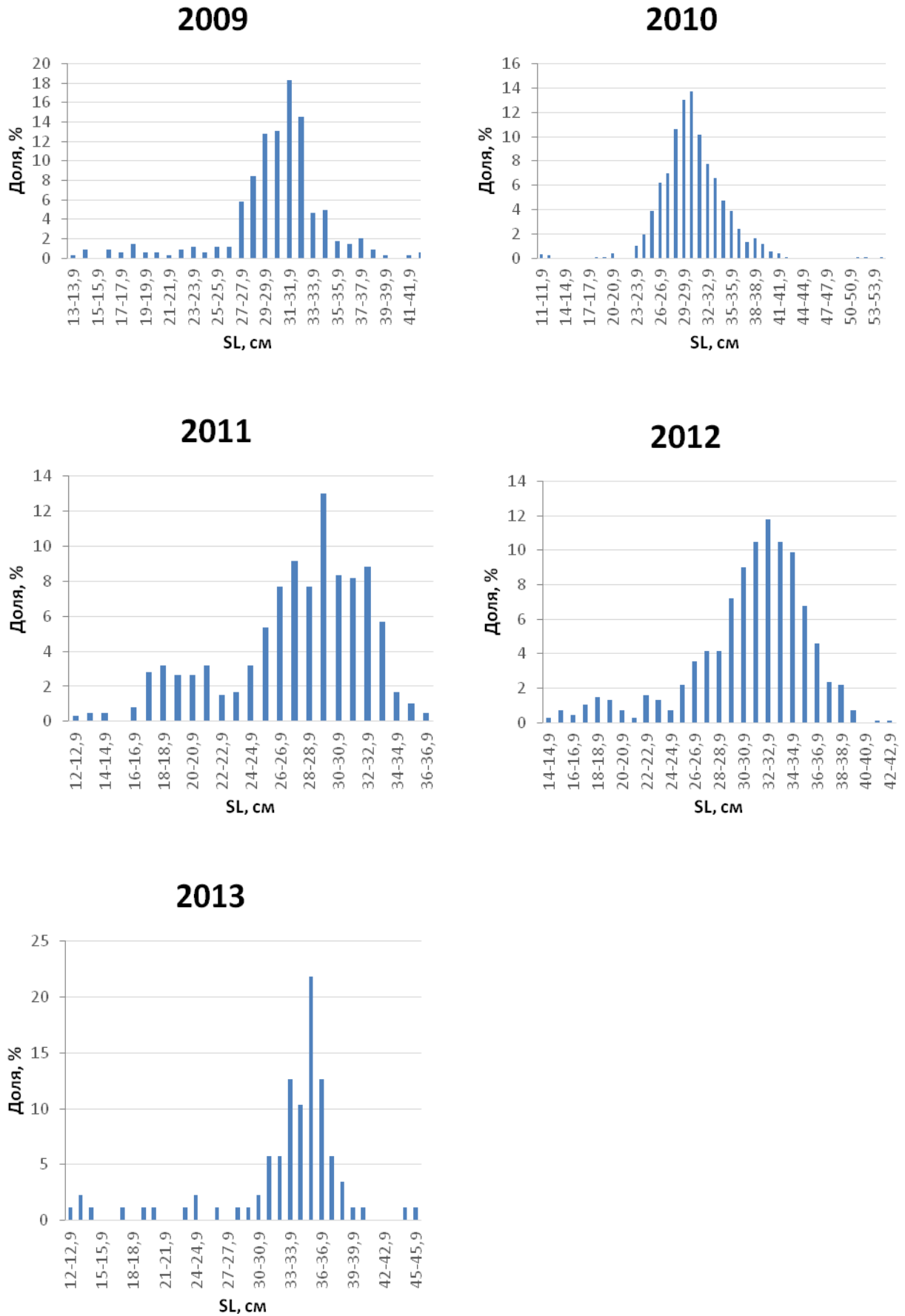


Рис. 11. Размерный состав азовского леща в сетных уловах

Следует отметить, что после изъятия относительно урожайного поколения 2004 года рождения, наблюдается смещение вправо моды размерных кривых (2011 – 2013 гг.) и увеличение средней длины (табл. 11), что свидетельствует о низкой эффективности воспроизводства и общем снижении запаса.

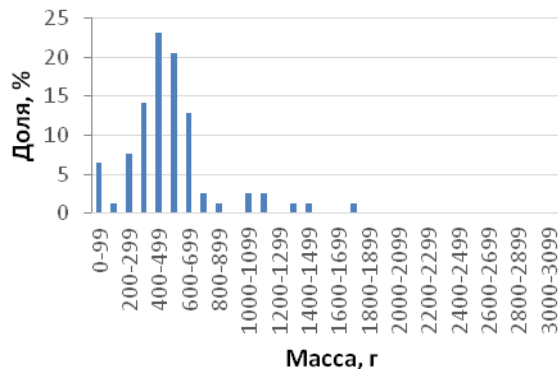
Таблица 11.

Средняя длина и масса азовского леща в контрольных уловах в период
2003-2013 гг.

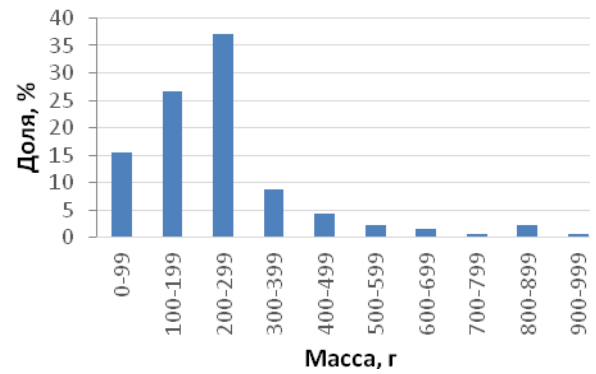
Год	Средняя длина, см	Средняя масса, г
2003	27,7	554
2004	21,2	239
2005	31	652
2006	30,1	571
2007	24,6	339
2008	29,6	592
2009	30,8	644
2010	30,3	620
2011	28,2	517
2012	30,6	694
2013	32,8	855
Среднемноголетнее значение	28,8	571

В виду значительной корреляции массы от длины рыбы, весовой состав азовской популяции леща (рис. 12) сходен с размерным.

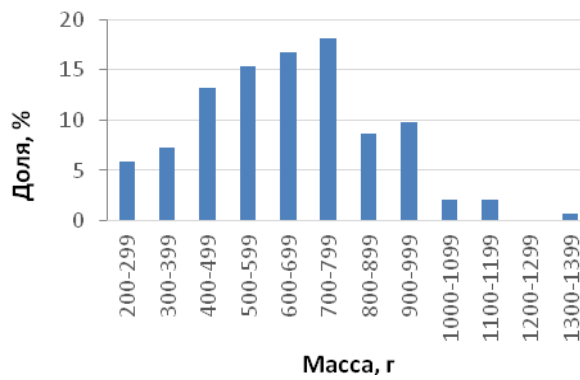
2003



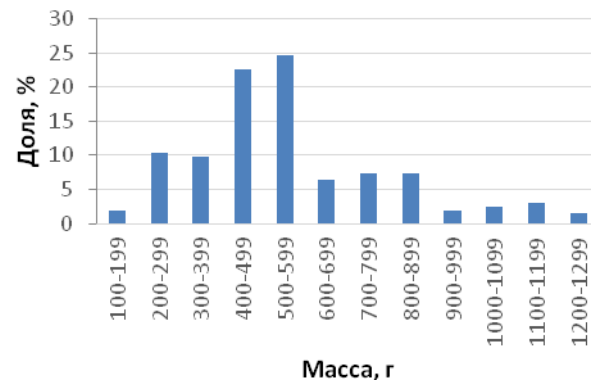
2004



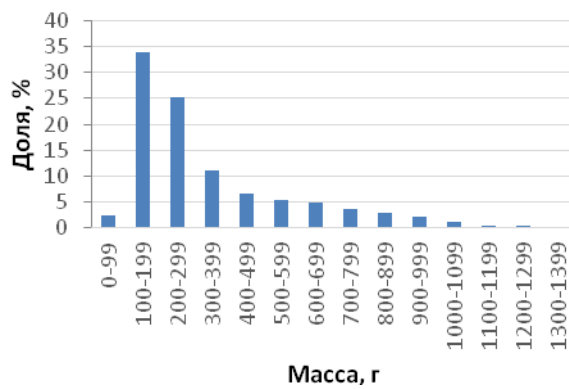
2005



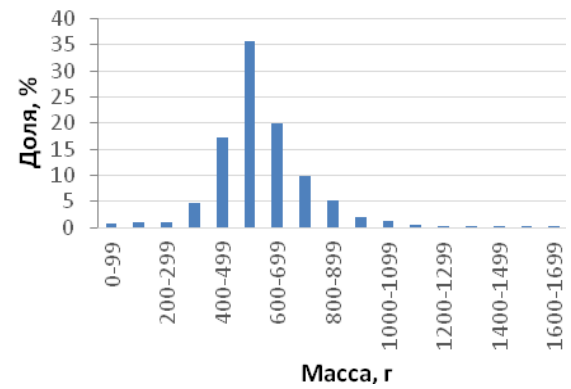
2006



2007



2008



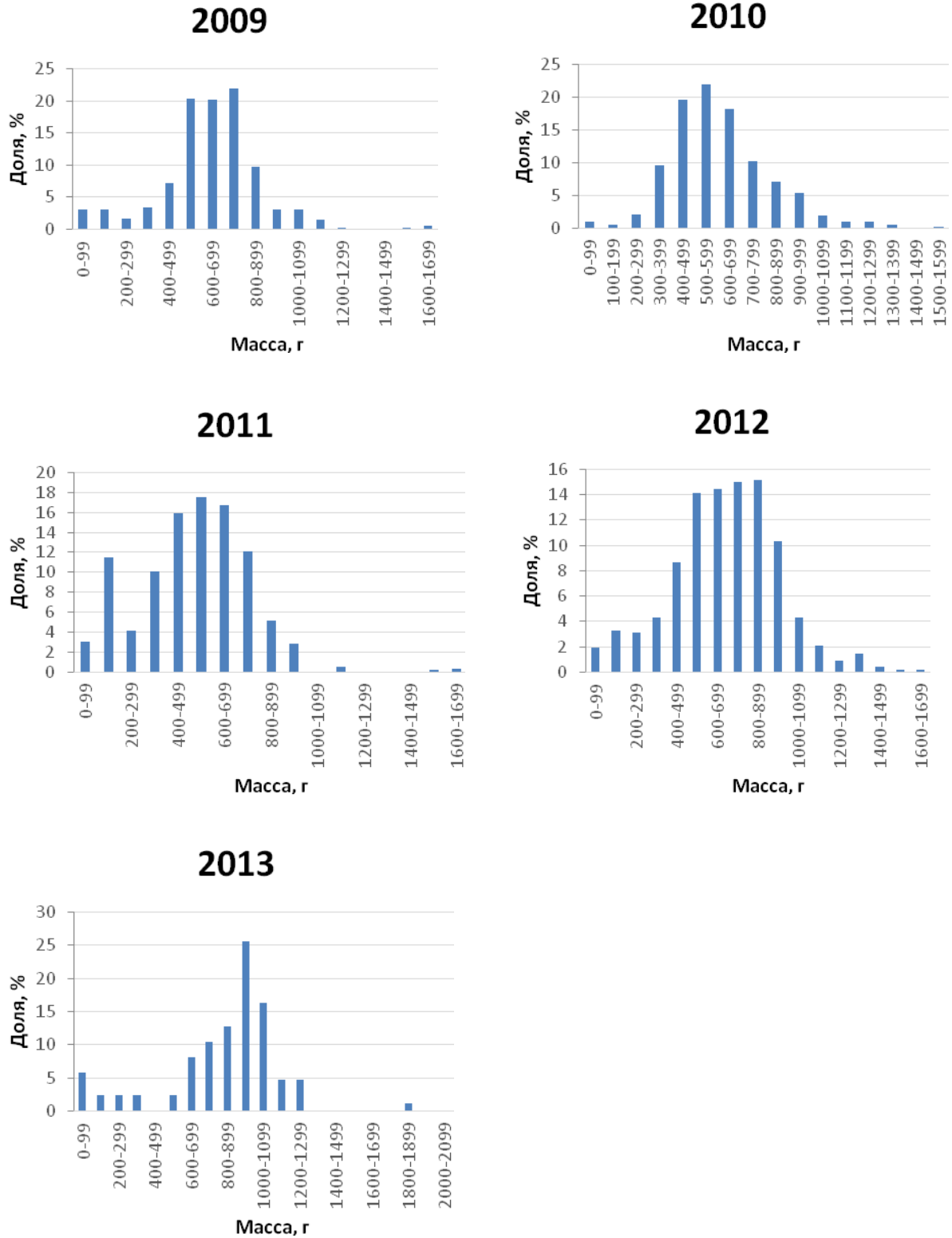


Рис. 12. Весовой состав азовского леща в сетных уловах

Масса рыб за весь период исследований колебалась в пределах 20-3140 г. При этом от 50 до 87% уловов составляли рыбы массой от 500 г до 700 г. Рыбы

массой более 900 г встречались в уловах редко, на их долю приходилось от 5 до 10%. Только в 2012-2013 гг. доля крупных рыб увеличилась.

Облавливаемое в 2007-2009 гг. многочисленное поколение несколько изменило общую картину распределения рыб по массе. Так, в контрольных уловах в 2007 г. наиболее многочисленными были трехгодовалые рыбы массой 150-300 г. В следующем, 2008 г., рыбы данного поколения достигли промысловых размеров (28-31 см) и массы 500 г, составив основу уловов. В 2009 г. доля рыб генерации 2004 г. составила порядка 40%, что определило характер распределения рыб по массе с модой 600-700 г.

Как и в случае с распределением линейных размеров, весовой состав в 2011-2013 гг. характеризуется смещением моды вправо ввиду низкой эффективности воспроизводства и незначительного пополнения.

4.3. Рост леща Азовского моря.

Рост рыбы – это один из важнейших механизмов, при помощи которого отдельная особь и популяция в целом автоматически реагируют на изменение обеспеченности пищей перестройкой темпа своего размножения и интенсивности и характера потребления кормов, а также старения. Изменение темпа роста приводит к изменению сроков полового созревания (а также количества и качества половых продуктов), вследствие чего меняются структура половозрелой части популяции и интенсивность ее воспроизводства (Никольский, 1974).

Описание линейного роста азовского леща целесообразно начать со статистической характеристики данных по средней длине рыб различных возрастных когорт (табл. 12). В целом, для азовского леща характерна небольшая изменчивость размерно-возрастных показателей. Размах колебаний между максимальным и минимальным значением длины во всех возрастных когортах составляет несколько сантиметров, что может быть связано с определенным однообразием трофических и экологических условий. Наибольшие значения коэффициента вариации средней длины характерны для рыб младших возрастных групп, в особенности для двух- трехгодовалых особей. Этот факт свидетельствует о большей зависимости у особей данных возрастов скорости линейного роста от

обеспеченности пищей, большей численности и плотности рыб в стадах на нагульных участках по сравнению со старшими когортами. Такая дифференциация по размерам одновозрастных особей способствует увеличению обеспеченности пищей, поскольку для крупных быстрорастущих рыб увеличивается спектр доступных кормовых организмов, в результате чего общий уровень пищевой конкуренции внутри популяции снижается. На пятом году жизни рост компенсируется ввиду снижения численности данной возрастной когорты и, как следствие, улучшения кормовых условий внутри группы, а также селективной смертности. Пятилетние рыбы депонируют значительное количество питательных веществ, большая часть которых, прежде всего, идет на поддержание физиологических функций и развитие гонад. В итоге зависимость скорости линейного роста от обеспеченности пищей снижается, что приводит к «выравниванию» длин пятилетних рыб. Коэффициент вариации и стандартное отклонение в данном случае имеют самые низкие значения.

Таблица 12.

Средняя длина (SL, см) по возрастным группам и статистическая характеристика данных по средней длине азовского леща в период 2003-2013 гг.

Показатель	Возраст, лет											
	2003 год											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
M±m	12,3±0,6	20,6±0,4	25,3±0,4	28,4±0,1	30,9±0,2	-	-	-	-	-	-	-
D	2,3	1,4	2,9	0,2	0,9	-	-	-	-	-	-	-
σ	1,5	1,2	1,7	0,5	1,0	-	-	-	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	1,2	0,8	0,7	0,3	0,4	-	-	-	-	-	-	-
Min	11,0	19,0	22,0	28,0	30,0	-	-	-	-	-	-	-
Max	15,0	22,0	27,0	29,0	33,0	-	-	-	-	-	-	-
V	12,2	5,6	6,7	1,7	3,1	-	-	-	-	-	-	-
2004 год												
M±m	13,9±0,3	19,7±0,2	25,1±0,2	28,6±0,3	31,3±0,7	-	-	-	-	-	-	-
D	1,5	3,2	1,6	0,3	1,3	-	-	-	-	-	-	-

σ	1,2	1,8	1,3	0,5	1,2	-	-	-	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,6	0,4	0,4	0,5	1,3	-	-	-	-	-	-	-
Min	11,0	16,0	23,0	28,0	30,0	-	-	-	-	-	-	-
Max	15,0	22,0	27,0	29,0	32,0	-	-	-	-	-	-	-
V	8,7	9,1	5,0	1,9	3,7	-	-	-	-	-	-	-
2005 год												
M±m	-	22,7±0,2	25,8±0,2	28,6±0,1	31,3±0,1	33,2±0,1	35,2±0,1	38,6±0,2	40,4±0,4	-	-	-
D	-	0,2	1,3	0,4	0,8	0,1	1,1	0,4	0,3	-	-	-
σ	-	0,5	1,2	0,7	0,9	0,3	1,0	0,6	0,6	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,3	0,4	0,2	0,2	0,1	0,3	0,5	0,8	-	-	-
Min	-	22,0	23,7	27,4	29,8	30,3	34,0	38,0	40,0	-	-	-
Max	-	23,0	27,3	29,8	33,0	33,9	37,5	39,5	40,8	-	-	-
V	-	2,0	4,5	2,2	2,9	0,9	2,9	1,6	1,4	-	-	-
2006 год												
M±m	-	22,0±0,3	25,0±0,3	28,4±0,1	30,2±0,1	33,4±0,2	35,6±0,2	38,5±0,5	39,6±0,1	40,9±0,1	42,5±0,3	45,7±0,3
D	-	0,7	2,1	0,4	0,3	0,7	0,8	0,5	0,2	0,1	0,3	0,3
σ	-	0,9	1,5	0,6	0,5	0,9	0,9	0,7	0,5	0,4	0,6	0,6
ДИ с P=0,95	-	0,5	0,5	0,2	0,2	0,5	0,4	1,0	0,3	0,3	0,6	0,7
Min	-	21,0	23,0	27,0	29,0	29,0	35,0	38,0	39,0	40,0	42,0	45,0
Max	-	24,0	29,0	29,0	31,0	35,0	37,0	39,0	40,0	41,0	43,0	46,0
V	-	3,9	5,9	2,2	1,7	2,6	2,5	1,8	1,3	0,9	1,4	1,3
2007 год												
M±m	-	19,5±0,1	23,7±0,1	29,1±0,1	32,3±0,2	34,4±0,1	36,7±0,1	38,6±0,2	42,5±0,9	45±0,1	-	-
D	-	1,8	2,0	1,7	0,4	0,3	0,2	0,5	3,0	1,0	-	-
σ	-	1,3	1,4	1,3	0,6	0,6	0,5	0,8	1,7	0,4	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,5	0,5	1,7	0,3	-	-
Min	-	16	20	27	31	33	36	38	40	45	-	-
Max	-	21	28	32	34	37	38	40	44	45	-	-
V	-	6,9	6,0	4,4	2,0	1,7	1,3	1,9	4,1	0,1	-	-
2008 год												
M±m	15,0±0,4	19,3±0,3	25,1±0,1	28,3±0,1	30,7±0,1	33,4±0,1	35,3±0,2	37,5±0,3	49,6±0,4	42,4±0,4	44,7±0,3	-
D	2,2	0,8	1,7	0,6	0,7	0,2	0,2	0,3	0,8	0,8	0,3	-
σ	1,5	0,9	1,3	0,7	0,8	0,5	0,5	0,5	0,9	0,9	0,6	-

ДИ с P=0,95	0,8	0,6	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,6	0,8	0,7	-
Min	13,0	16,5	20,0	26,0	29,0	31,5	35,0	37,0	39,0	41,0	44,0	-
Max	17,0	20,0	26,0	29,0	32,5	34,0	36,0	38,0	41,5	43,0	45,0	-
V	9,8	4,6	5,2	2,7	2,7	1,5	1,3	1,4	2,2	2,1	1,3	-
2009 год												
M±m	13,4±0,3	20,0±0,6	26,4±0,3	28,9±0,1	31,4±0,1	33,6±0,1	35,8±0,2	38,5±0,4	42,0±1,0	-	-	-
D	0,3	9	0,7	0,4	0,8	0,3	0,6	0,3	3,1	-	-	-
σ	0,5	3,0	0,9	0,6	0,9	0,6	0,8	0,6	1,8	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,5	1,3	0,5	0,2	0,1	0,1	0,3	0,4	2,0	-	-	-
Min	13,0	16,0	25,5	28,0	30,0	33,0	35,0	38,0	40,5	-	-	-
Max	14	24,5	28,0	30,0	34,0	36,0	37,0	40,0	43,5	-	-	-
V	3,6	15,0	3,1	2,1	2,9	1,7	2,2	1,5	4,2	-	-	-
2010 год												
M±m	-	21,8±0,5	25,5±0,1	28,4±0,1	31,2±0,1	34,0±0,1	35,7±0,1	38,7±0,2	41,4±0,2	-	-	-
D	-	3,5	0,6	0,7	1,1	0,1	0,5	0,7	0,2	-	-	-
σ	-	1,9	0,8	0,8	1,0	0,3	0,7	0,8	0,4	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	1,0	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,4	-	-	-
Min	-	18,5	23,5	26,7	30,0	33,5	35	37,5	41,0	-	-	-
Max	-	23,5	26,6	30,0	33,0	34,5	37,0	40,0	42,0	-	-	-
V	-	8,7	3,1	2,9	3,4	1,0	1,9	2,1	1,0	-	-	-
2011 год												
M±m	14,0±0,2	18,1±0,1	23,8±0,2	28,0±0,1	30,1±0,1	33,4±0,1	35,5±0,2	37,0±0,3	41,3±0,3	-	-	-
D	0,2	0,9	4,8	0,5	0,9	0,3	0,3	0,1	0,3	-	-	-
σ	0,4	0,9	2,2	0,7	0,9	0,5	0,5	0,1	0,6	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,4	0,2	0,4	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1	0,3	-	-	-
Min	13,5	16,0	20,0	27,0	29,5	32,5	35,0	35,5	41,0	-	-	-
Max	16,5	19,5	26,5	29,0	32,5	34,5	36,5	37,0	42,0	-	-	-
V	2,9	5,2	9,2	2,6	3,0	1,5	1,5	1,3	1,4	-	-	-
2012 год												
M±m	-	18,6±0,3	24,3±0,2	28,0±0,1	31,6±0,1	34,3±0,2	36,1±0,2	37,8±0,3	-	-	-	-
D	-	5,1	1,1	1,3	1,1	0,4	0,1	0,5	-	-	-	-
σ	-	2,3	1,1	1,1	1,1	0,6	0,2	0,7	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,6	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	-	-	-	-

Min	-	14,0	22,3	26,0	30,0	33,2	36,0	37	-	-	-	-
Max	-	22,0	25,5	29,8	33,0	35,5	36,7	39	-	-	-	-
V	-	12,1	4,4	4,1	3,3	1,8	0,6	1,9	-	-	-	-
2013 год												
M±m	13,0±0,4	19,0±0,9	24,4±0,6	29,7±0,6	31,7±0,2	34,1±0,1	36,0±0,1	38,0±0,2	-	-	-	-
D	0,7	2,3	1,6	1,4	0,5	0,6	0,3	0,3	-	-	-	-
σ	0,9	1,5	1,3	1,2	0,7	0,8	0,5	0,6	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,8	1,7	1,2	1,2	0,4	0,3	0,2	0,4	-	-	-	-
Min	12,0	12,5	22,0	25,5	30,0	32,5	35,5	36,5	-	-	-	-
Max	14,0	20,5	26,0	30,5	32,5	35,0	37,0	39,0	-	-	-	-
V	6,3	7,9	5,1	4,0	2,1	2,3	1,5	1,4	-	-	-	-

Примечание: M – среднее значение, m – стандартная ошибка, D – дисперсия, σ – стандартное отклонение, V – коэффициент вариации, ДИ – доверительный интервал.

Особенности линейного и весового роста азовского леща в современный период являются следствием адаптационных процессов, происходящих в условиях мощной промысловой нагрузки и антропогенного изменения гидрологических условий бассейна Азовского моря. Его можно выразить следующими степенными уравнениями (в сонову положены эмпирические данные):

$$W = 61,56T^{1,44}$$

$$R^2 = 0,82$$

где W – масса, T – возраст, R^2 – достоверность аппроксимации;

$$L = 13,96T^{0,50}$$

$$R^2 = 0,92$$

где L – длина, T – возраст, R^2 – достоверность аппроксимации.

В соответствии с общими закономерностями роста рыб, наиболее высокими темпами линейного роста обладают особи, не достигшие половой зрелости:

сеголетки, годовики и двухгодовики (1+) (рис. 13). Абсолютные годовые приросты рыб данных возрастов составляют 11, 7 и 5 см соответственно. В дальнейшем, после массового созревания рыб, темп линейного роста снижается: в трех- и четырехлетнем возрасте абсолютные годовые приросты длины составляют 2-3 см, прирост пятилетних рыб снижается до 1,5 см. Удельная скорость роста по Шмальгаузену-Броди (Шмальгаузен, 1935) закономерно снижается с 0,53 у сеголетков до 0,1 у трехгодовиков при достижении половой зрелости.

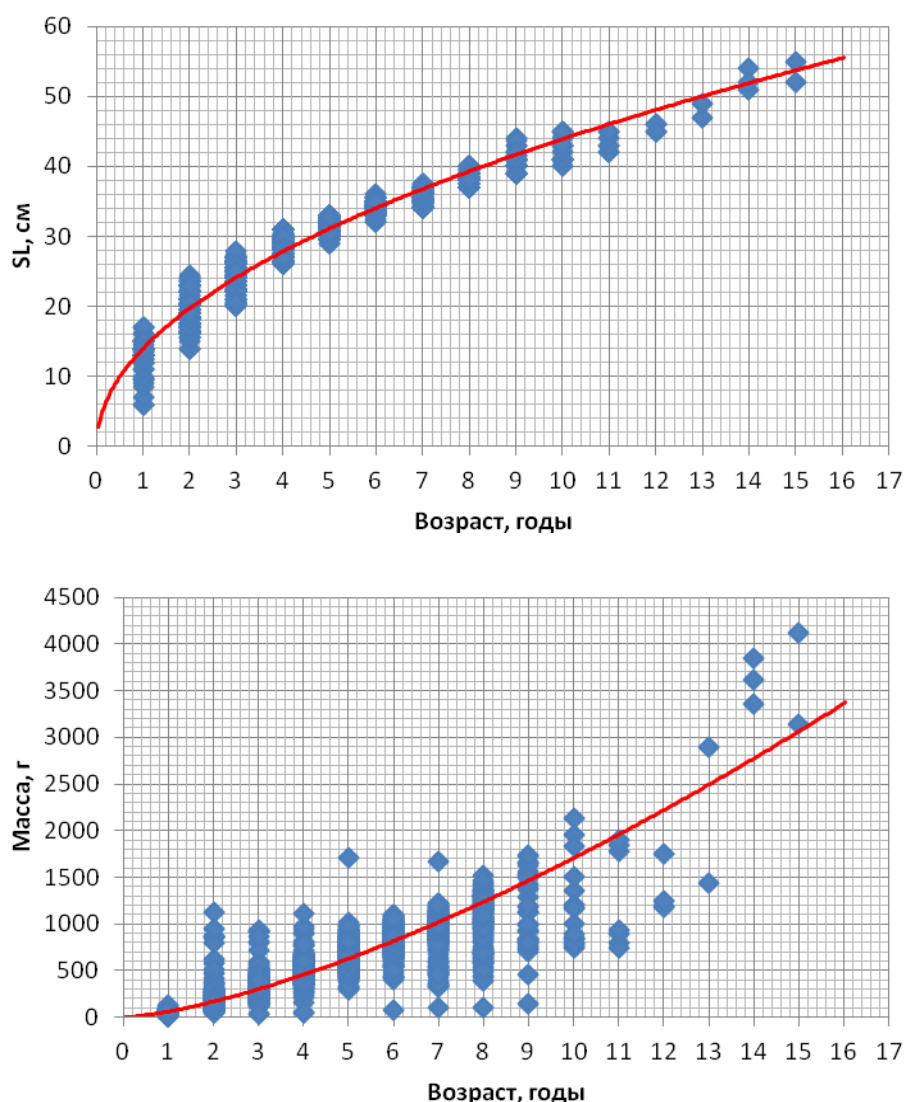


Рис. 13. Линейный и весовой рост азовского леща по данным 2003-2013 гг.

Следует отметить, что основной упор в исследованиях роста леща делается на характеристику линейного роста. Это объясняется тем, что вес является более вариативной характеристикой размера рыбы и высоким значением инструментальной погрешности, особенно при проведении промеров на судне во

время качки. Однако данные о весовых характеристиках рыбы учитываются в существующих методиках оценки и прогнозирования запаса леща, что определяет актуальность исследования весового роста.

Традиционно для моделирования весового роста рыбы используют уравнение зависимости массы от длины (Рикер, 1979):

$$w=al^b,$$

где w – масса, l – длина, a и b – коэффициенты. Скорость весового роста в данном уравнении характеризуется коэффициентом b , значение которого, как правило, близко к 3.

Описывая изменения весового роста азовского леща за последние 85 лет, наблюдается снижение значения коэффициента b , начавшееся на начальных этапах зарегулирования стока р. Дон Цимлянским гидроузлом (1960-е гг.) (рис.14). Однако в современных условиях распреснения, длительной и высокой промысловой нагрузки, картина начинает меняться.

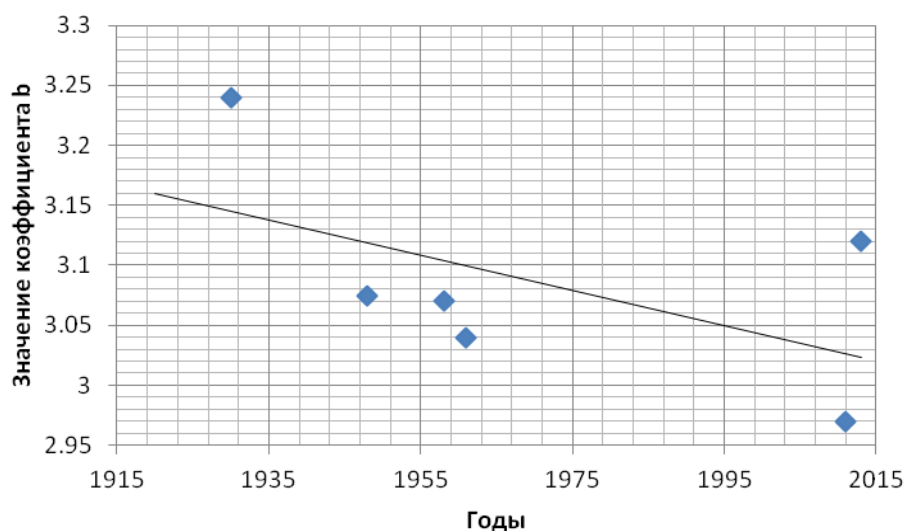


Рис. 14. Динамика коэффициента весового роста азовского леща в период 1930-2013 гг.

Исходя из полученных значений, размах колебаний коэффициента b с 2003 по 2013 гг. составил 2,61-3,12. Наименьшие значения показателя - 2,61; 2,64; 2,65;

2,66; зарегистрированы в 2003, 2005, 2006 и 2008 гг. соответственно (табл. 13). Наибольшее значение (3,12) наблюдалось в 2013 г.

Таблица 13.

Параметры уравнений зависимости массы от длины азовского леща в период 2003-2013 гг.

Год сбора материалов	a	b	Коэффициент аппроксимации, R^2
2003	0,0832	2,61	0,93
2004	0,0285	2,90	0,93
2005	0,0675	2,66	0,71
2006	0,0354	2,64	0,90
2007	0,0215	2,97	0,94
2008	0,0717	2,65	0,82
2009	0,0404	2,80	0,96
2010	0,0464	2,77	0,77
2011	0,0231	2,97	0,94
2012	0,0397	2,83	0,85
2013	0,0147	3,12	0,99
Среднемноголетнее значение	0,0429	2,81	0,86

В целом же, в современный период наблюдается тенденция увеличения значения коэффициента уравнения весового роста в (рис. 15), что, как и увеличение показателей линейного роста, объясняется улучшением трофических условий на фоне снижения численности.

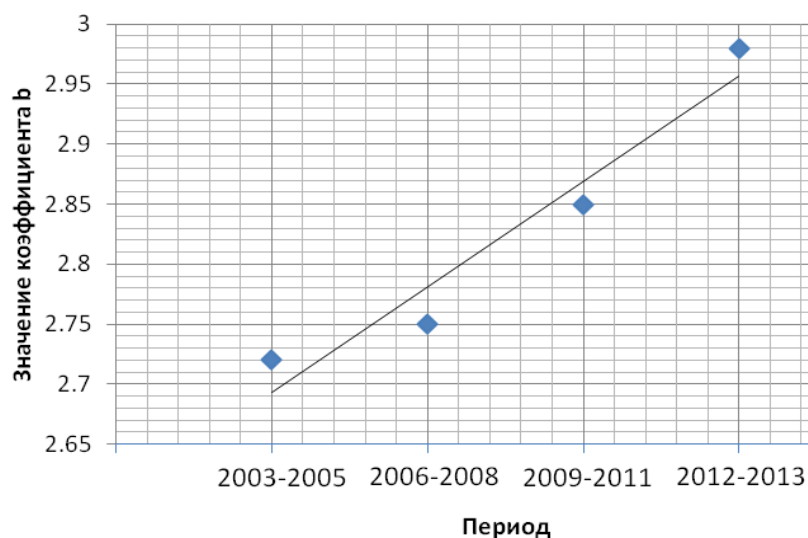


Рис. 15. Коэффициенты весового роста азовского леща в современных условиях по периодам

Характерно, что массонакопление рыб младших возрастных групп в значительной степени детерминировано процессами линейного роста, нежели депонированием питательных веществ в организме. В биоэнергетическом плане, соотношение линейного и массового роста быстро меняется при достижении половой зрелости. Раннее переориентирование метаболических процессов с нужд линейного роста на нужды весового обеспечивает быстрое нарастание плодовитости, которая в большей степени коррелирует с массой, нежели с линейными размерами и возрастом (Никольский, 1974). Такая приспособительная реакция позволяет лещу успешно приспосабливаться к условиям мощной промысловой нагрузки. В то же время, увеличение темпов линейного роста на ранних этапах онтогенеза (в процессе созревания), определяет сокращение продолжительности жизни и, как следствие, падение уровня популяционной плодовитости. По этой причине, даже полное прекращение промысловой деятельности не сразу будет способствовать увеличению численности популяции до уровня, соответствующего эколого-трофической емкости обитаемой акватории.

В условиях интенсивного селективного промысла шансы рыбы дожить до предельного возраста крайне малы, поэтому некоторое «сжатие» жизненного цикла, обеспечивающее раннее вступление рыб в репродуктивный возраст,

безусловно, способствует успешной адаптации леща и поддержанию относительно приемлемого уровня численности.

Очевидно, что многократное сокращение численности популяции азовского леща и других, близких по эколого-трофическим особенностям видов рыб, в условиях сохранения продукционного потенциала бассейна Азовского моря привело к увеличению количества корма, приходящегося на одну особь. Это могло вызвать как увеличение темпов роста, так и улучшение физиологического состояния и упитанности рыб. Достаточно высокие значения показателя коэффициента упитанности свидетельствуют об эффективном использовании кормовых ресурсов водоема прежде всего рыбами младших возрастных групп.

Для характеристики преобразований биологических особенностей леща с гидрологическим статусом Азовского моря рассмотрим показатели средней длины, массы, удельной скорости роста и коэффициентов упитанности в различные гидрологические периоды. Вся историю изменения гидрологического режима Азовского моря можно разбить на четыре крупных периода: период естественного режима реки Дон (1922–1952), начальный этап зарегулированного стока реки Дон (1953–1964), интервал маловодных лет (1981–1990), современный период распреснения Азовского моря (1994–2013). Каждому из этих отрезков были свойственны особенности гидрологического режима и, соответственно, расширение или сужение ареала популяции, что в свою очередь определяло кормовые условия.

Анализируя абсолютные приросты рыб на этапах естественного и зарегулированного стока р. Дон следует отметить наибольшие величины приростов длины у неполовозрелых рыб (табл. 14). Абсолютный прирост длины при переходе к двух- и трехлетнему возрасту в 2011-2013 гг. составлял в среднем 9 см и 6,7 см, что в целом соответствует периоду естественного гидрологического режима. Величина прироста у рыб вышеуказанных возрастов на 1,2 см и на 0,7 см выше, чем у аналогичных рыб в маловодный период, характеризующийся уменьшением площади нагульного ареала при сохранении высокой численности популяции. Резкое снижение темпа линейного роста характерно при достижении

рыбами половой зрелости, которая в условиях естественного гидрологического режима наступала на 1-2 года позже, чем в современных условиях. Данная особенность отражена в абсолютных приростах четырех-семигодовиков. Если в первой половине прошлого века данный показатель составлял порядка 3,5-4 см, то в настоящее время он не превышает 3 см. В то же время абсолютный прирост массы при достижении половой зрелости увеличивается и достигает своей кульминации в старших возрастных группах. В маловодный период показатели как линейного, так и весового роста имеют самые низкие значения в связи с сокращением нагульного ареала и уплотнением популяции. Так, удельная скорость роста созревающих рыб в период 1981-1990 гг. имела самые низкие значения.

Таблица 14.

Средняя длина, масса, удельная скорость роста и коэффициент упитанности по Фультону азовского леща на этапах естественного и зарегулированного стока р.

Дон (1923-2013 гг.) (1923-1927 гг. – по Дмитриеву, 1931; 1934-1954 гг. – по Тимофееву, 1964; 1955-2005 гг. – по Иванченко, 2005; 2007-2013 гг. – наши данные)

Показатель	Период	Возраст, лет						
		1	2	3	4	5	6	7
Длина, см	1923– 1927	9,5	18,9	25,5	30,7	35	39,3	41,7
	1934– 1954	8	18	26	29	32	35	38
	1955– 1958	–	–	27,3	30,8	32,8	35,6	37,5
	1959– 1964	8,3	17,8	24,9	29	30,7	–	–
	1981– 1990	7,9	15,7	21,7	25,8	29,6	32,8	33,3
	1994– 2001	9,9	17,2	24,2	30,2	34,3	36,4	38,5

	2002– 2005	–	19,6	25,1	28,6	31,3	34,8	–
	2007– 2010	10,1	18,3	25,1	29,3	32,4	35,4	37,3
	2011– 2013	11	18,6	25,3	28	31,6	34,3	36,1
Масса, г	1923– 1927	16	143	380	658	965	1358	1719
	1934– 1954	10	122	371	527	712	927	1146
	1955– 1958	–	–	391	526	659	867	1024
	1959– 1964	11	140	368	507	625	720	830
	1981– 1990	16	98	223	377	537	662	764
	1994– 2001	25	121	306	583	853	950	1194
	2002– 2005	–	161	465	672	789	935	–
	2007– 2010	27	135	413	588	730	859	1020
	2011– 2013	31	165	391	501	710	889	1200
Удельная скорость линейного роста при переходе к следующей возрастной группе	1923– 1927	0,69	0,30	0,19	0,13	0,12	0,06	–
	1934– 1954	0,81	0,37	0,11	0,10	0,09	0,08	–
	1955– 1958	–	–	0,12	0,06	0,08	0,05	–
	1959– 1964	0,76	0,34	0,15	0,06	–	–	–
	1981–	0,50	0,23	0,11	0,09	0,10	0,02	–

	1990							
	1994– 2001	0,55	0,34	0,22	0,13	0,06	0,06	–
	2002– 2005	–	0,25	0,13	0,09	0,11	–	–
	2007– 2010	0,59	0,32	0,15	0,10	0,09	0,05	–
	2011– 2013	0,53	0,31	0,10	0,12	0,08	0,05	–
Коэффициент упитанности по Фультону	1923– 1927	1,87	2,12	2,29	2,27	2,25	2,24	2,37
	1934– 1954	1,95	2,09	2,11	2,16	2,17	2,16	2,09
	1955– 1958	–	–	1,92	1,80	1,87	1,92	1,94
	1959– 1964	1,92	2,48	2,38	2,08	2,16	–	–
	1981– 1990	2,25	2,53	2,18	2,20	2,07	1,88	2,07
	1994– 2001	2,58	2,38	2,16	2,12	2,11	1,97	2,09
	2002– 2005	–	2,14	2,94	2,87	2,57	2,22	–
	2007– 2010	2,62	2,20	2,61	2,34	2,15	1,94	1,97
	2011– 2013	2,33	2,56	2,41	2,28	2,25	2,20	2,55

Физиологическое состояние, характеризуемое коэффициентами упитанности, также свидетельствует об улучшении кормовых условий в современный период распреснения, прежде всего для младших возрастных групп. Для количественной оценки параметров роста рыб и теоретических расчетов

линейных размеров в связи с возрастом традиционно используется модель роста Берталанфи (Bertalanfy, 1964), выраженная следующим уравнением:

$$l(t) = L(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

где $l(t)$ – длина рыбы в момент времени t ;

L – средняя предельная (асимптотическая) длина рыбы исследуемой популяции;

K – константа, характеризующая скорость изменения длины;

t_0 – константа, указывающая момент времени, в который длины рыбы в принятой модели роста была равна нулю.

Следует уточнить, что в данном случае мы оперируем понятием группового (популяционного) роста), который может быть существенно ниже индивидуального роста (табл. 15).

Таблица 15.

Коэффициенты уравнения Берталанфи для азовской популяции леща поколений 2003-2010 гг.

Поколение	Асимптотическая длина L	Коэффициент скорости роста k	Константа t_0
2003	40,3	0,25	-1,05
2004	61,4	0,08	-3,75
2005	44,9	0,15	-2,58
2006	56,3	0,1	-3,01
2007	39,6	0,21	-1,01
2008	50,4	0,14	-1,9
2009	48,2	0,17	-1,11
2010	36,8	0,17	-5,33
Среднемноголетнее значение	47,2	0,16	-2,47

Наиболее тугорослым оказались многочисленное поколение 2004 г. и рыбы, родившиеся в 2006 г., коэффициент скорости роста которых составил 0,08 и 0,1 соответственно, в то время как значение асимптотической длины 61,4 см и 56,3 см. В целом же, для современного состояния азовского леща характерно увеличение темпов роста, сокращение сроков созревания и длины, при котором оно наступает, а также уменьшение предельной длины и продолжительности жизни. Также следует обратить внимание на то, что не смотря на весьма благоприятные кормовые условия, в определенных случаях (при появлении многочисленных поколений, увеличении пищевой конкуренции со стороны других видов) обеспеченность пищей на нагульных участках элементарных популяций может снижаться, определяя в итоге особенности роста.

4.4. Состояние запаса и факторы, определяющие численность азовской популяции леща.

Несмотря на благоприятные для азовской популяции леща условия обитания, численность ее продолжает сокращаться (рис.16, 17). Динамика численности приняла флуктуирующий характер, а величина пополнения в наибольшей степени зависит от объемов попусков воды с гидроузлов и продолжительности залития поймы.

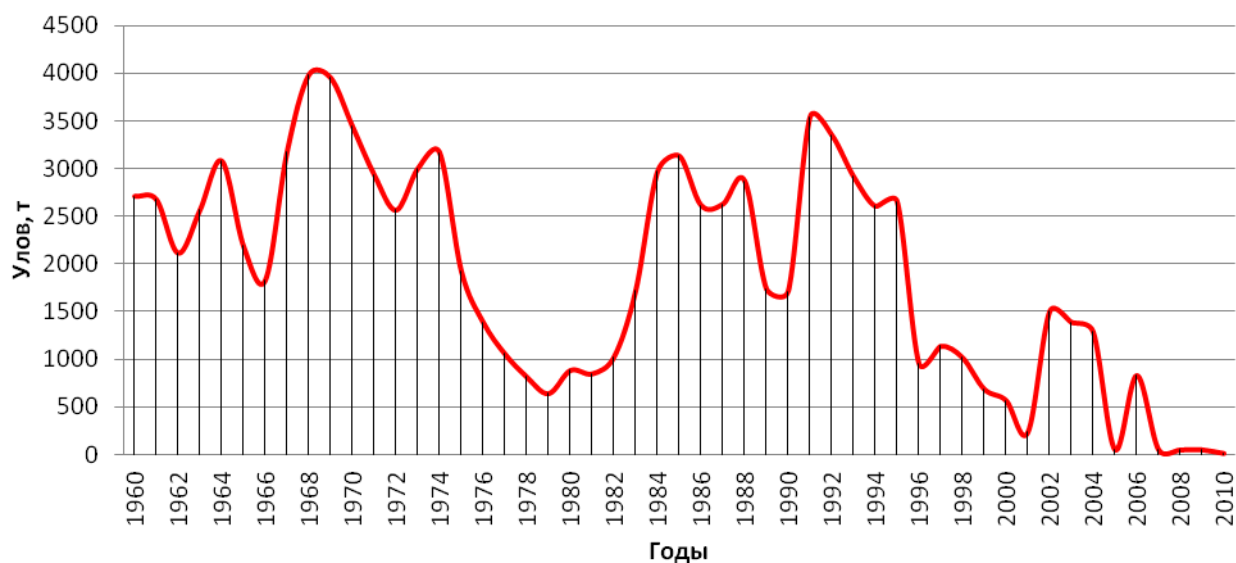


Рис. 16. Динамика уловов азовского леща с 1960 по 2010 гг. (по Зайдинер, Попова, 1993; 1997; 2002)

До зарегулирования стока исследователи ставили под сомнение решающую роль гидрологического фактора. Основные причины упадка запасов искали в самых разнообразных направлениях – в недостаточном пропуске рыбы к нерестилищам, в браконьерском лове на местах размножения, в массовом вылове молоди, в изменении условий существования рыбы в море, в общем ухудшении состояния нерестилищ (в частности Манычского займища) и т. д.

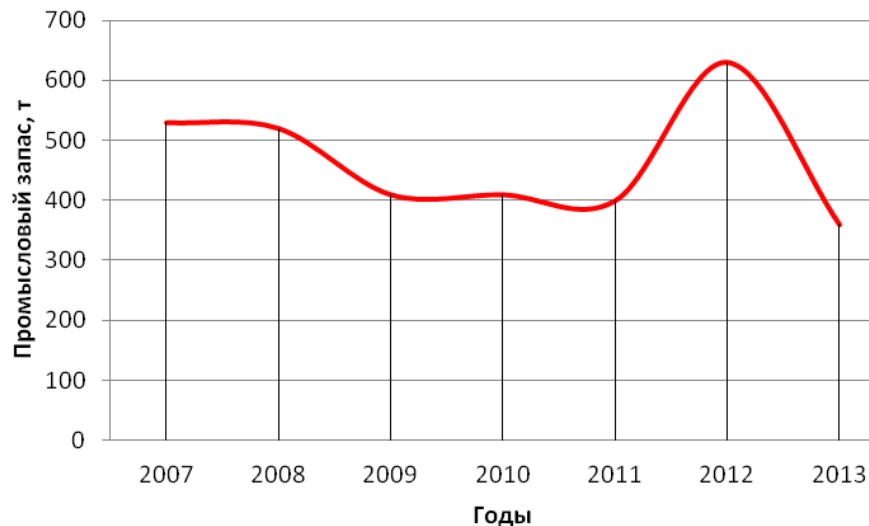


Рис. 17. Промысловый запас азовского леща в 2007-2013 гг. (по Иванченко, 2014)

Подобные объяснения, особенно когда они не подкреплялись достаточными объективными доказательствами (если не считать таковые ссылки на общеизвестный факт сокращения уловов), часто выглядели не вполне убедительными. Кроме того, многообразие причин, выдвигавшихся для объяснения упадка запасов, нисколько не помогало делу, и вопрос от этого не становился яснее (Бойко, 2005).

Необходимо было среди множества факторов, могущих в той или иной мере влиять на запасы, попытаться выделить решающие, имеющие первостепенное значение. Последнее тем более было необходимо, что только вскрыв действительные основные причины колебания запасов можно было наметить реальные пути активного воздействия на запасы в целях их восстановления и дальнейшего роста.

Небезосновательно среди таких важнейших факторов изначально выделяли:

1. Низкая численность производителей.
2. Неблагоприятное состояние нерестилищ.
3. Вылов молоди мелкочейными орудиями лова

После строительства Цимлянской плотины в 1952 г. объем речного стока резко снизился и гидрологический режим, став лимитирующим фактором в репродукции популяции, в полной мере определял эффективность нереста и численность пополнения общего и промыслового запаса. Более того, отсутствие экологически обоснованных попусков воды, прежде всего сезонных, определило неудовлетворительное состояние самих нерестилищ. Вышеуказанные деструктивные процессы проходили в условиях усиленной промысловой нагрузки и неконтролируемого браконьерства не только в местах нагула, но и в пределах нерестилища, что неизбежно приводило к нехватке производителей. Ситуация, однако, была под контролем за счет эффективности мероприятий по искусственному воспроизводству. Современный период характеризуется полным упадком предприятий по искусственному воспроизводству, что в условиях крайне неэффективного естественного нереста катастрофически сказалось на численности рыб и промысловом запасе.

Проведенные исследования состояния популяции позволили исключить из списка факторов, ведущих к упадку численности рыб, неблагоприятные условия обитания в море. Анализ биологических показателей, отраженных в популяционно-биологических характеристиках, сравнение этих показателей с результатами более ранних исследований, позволили достоверно установить, что в настоящее время рыба не испытывает недостатка в кормовой базе, а комплекс прочих биотических и абиотических факторов в значительной степени соответствует экологическим предпочтениям вида.

В результате анализа возрастной структуры было установлено, что численность производителей сильно ограничена высокой промысловой нагрузкой. В современный период промысел основывается на младших возрастных группах рыб. Высокая интенсивность промысла обусловлена и браконьерством. Особенно сильный ущерб наносит браконьерство во время

нерестового хода и на нерестовых займищах. Тем не менее, лещ является рыбой с довольно коротким жизненным циклом и высокой плодовитостью. Значительная часть рыб все же доходит до мест нереста. Однако неудовлетворительное состояние нерестилищ определяет крайне низкую эффективность нереста.

На рисунке 18 представлена общая схема основных причин сокращения численности популяции.



Рис. 18. Основные причины сокращения запасов полупроходного леща

В таких условиях популяция леща закономерно реагирует увеличением популяционной плодовитости через увеличение темпа роста и сокращение сроков созревания.

Не вызывает никаких сомнений, что сложившаяся ситуация требует принятия комплекса мер, направленных на восстановление и сохранение полупроходного леща не только как важного объекта промысла, но и одного из ключевых элементов экосистемы моря.

Наиболее эффективным мероприятием по восстановлению численности популяции является искусственное воспроизводство. В настоящее время едва ли можно надеяться на экологически обоснованное увеличение сезонных попусков воды с Цимлянского гидроузла. Это определяет крайне низкую эффективность естественного воспроизводства. В таких условиях необходима реорганизация и

запуск нерестово-выростных хозяйств, вплоть до создания маточных стад в случае нехватки производителей из естественных популяций.

ГЛАВА 5. ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РОСТ ПЛОТВЫ, РОЛЬ ЭПИЗОТИЙ В ДИНАМИКЕ ЕЕ СТАДА

Как и азовская популяция леща, популяция плотвы претерпела ряд структурных изменений в ходе трансформации экосистемы бассейна Азовского моря. Популяционно-биологические особенности полупроходной плотвы изначально отличались высокими продукционными возможностями в виду распространения в пределах южных границ ареала. В то же время, преобразование экологических условий, прежде всего изменение гидрологического и солевого режима моря, а также растущая промысловая нагрузка (главным образом нелегального характера), в значительной степени определили направление изменений структуры популяции, темпа роста и динамики воспроизводства, еще более расширив продукционные возможности популяции. Это, в свою очередь, способствовало стабилизации численности на достаточно высоком, по сравнению с другими аборигенными видами, уровне.

5.1. Структура азовской популяции плотвы.

В характере динамики структуры популяции плотвы наблюдается ряд особенностей, сходных по своему направлению с таковым азовского леща. Однако не такие высокие требования к условиям нереста, более короткий жизненный цикл и, как следствие, более высокая численность позволяют выделить некоторые отличия и несколько иначе ранжировать факторы, определяющие популяционно-биологические особенности популяции плотвы.

Половая структура.

При общей тенденции сохранения соотношения полов в популяции плотвы близком к 1:1, в отдельные годы наблюдений наблюдалось лишь незначительное преобладание самок (табл. 16), что является вполне характерным для данного вида.

Соотношение полов в нерестовой части популяции плотвы в 2003-2013 гг.

Год	Самки, %	Самцы, %
2003	57	43
2004	54	46
2005	50	50
2006	51	49
2007	61	39
2008	51	49
2009	55	46
2010	58	42
2011	48	52
2012	57	43
2013	42	58
Среднемноголетнее значение	53	47

Возрастная структура.

За весь период исследований было зарегистрировано 10 возрастных когорт, формирующих структуру популяции плотвы (табл. 17). Однако основу нерестовой части составляли особи, достигшие двух (длиной порядка 13,5 см и массой 67 г), трех (16,5 см и 117 г), и четырех лет (18,5 см и 150 г), средний возраст рыб за весь период наблюдений составил 3,6 лет. Наиболее широким возрастной ряд был в 2007 г. Возрастная структура плотвы в этом году в наибольшей степени соответствовала периоду естественного гидрологического режима. В 2001 г. сформировалось многочисленное поколение, составлявшее в 2004 г. до 78% контрольных уловов и в достаточном количестве встречавшееся вплоть до 2007 г. в возрасте 6 лет.

Возрастная структура плотвы в контрольных уловах

Годы	Возрастные группы, доля, %									Средний возраст
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
2003	-	54	23	5	9	8	-	-	1	2,9
2004	-	-	78	13	5	4	-	-	-	3,4
2005	-	7	41	24	9	15	3	1	-	4,3
2006	-	-	31	18	34	13	3	1	-	4,5
2007	3	7	7	22	30	23	5	2	1	4,9
2008	-	7	46	37	10	-	-	-	-	3,6
2009	-	4	47	26	15	7	1	-	-	3,8
2010	4	17	42	30	6	-	-	-	1	3,2
2011	1	17	56	21	4	1	-	-	-	3,1
2012	2	19	60	16	3	-	-	-	-	3,1
2013	-	47	49	4	-	-	-	-	-	2,6

В период 2011 по 2013 гг. наблюдается омоложение стада. Так, в 2013 г. средний возраст рыб составил всего 2,6 лет, на долю четырехлетних рыб приходилось порядка 4%, рыбы старших возрастов практически не встречались. Определенное влияние на возрастную структуру в 2013 г. оказала эпизоотия в 2012 г., повлекшая за собой массовую гибель двух- и трехлетних рыб. О предпосылках и последствиях данной эпизоотии будет сказано ниже.

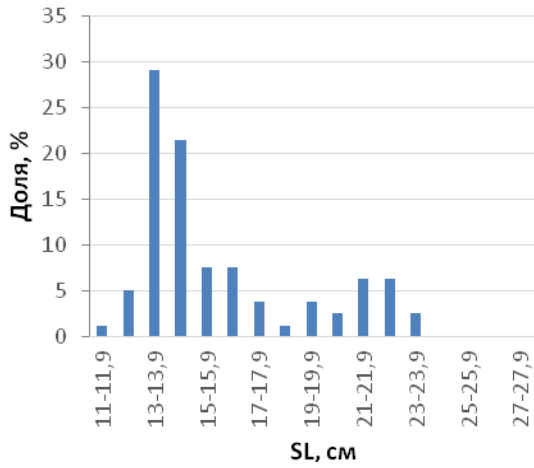
Следует обратить внимание, что динамика возрастной структуры плотвы носит не такой выраженный флюктуирующий характер, как у азовского леща. С одной стороны это связано с более коротким жизненным циклом и, следовательно, более узким возрастным рядом, с другой – более стабильной величиной пополнения, объем которого в гораздо меньшей степени зависит от водности рек. В данном случае, появление многочисленных поколений зависит, прежде всего, от количества зашедших на нерест производителей и

климатических условий во время нереста. Другой немаловажный фактор, определяющий особенности роста и сроки созревания – обеспеченность пищей. Зона Азовского моря, благоприятная для нагула, ограничена изогалиной 11‰. В ходе преобразования гидрологического режима, площадь доступных для нагула участков менялась от 15 тыс. км² в 50-е гг., до 3,7 тыс. км² в маловодные 70-е. В начальный период зарегулирования стока, когда численность популяции была высока, сокращение нагульного ареала привело к росту пищевой конкуренции и падению темпа роста и увеличению сроков созревания (Аведикова, 1972). В условиях сохранения промысловой нагрузки это привело к снижению численности, что, в совокупности с последующим распреснением, вызвало приспособительный ответ обратной направленности: увеличение нагульного ареала привело к улучшению трофических условий, ускоренному росту и раннему созреванию.

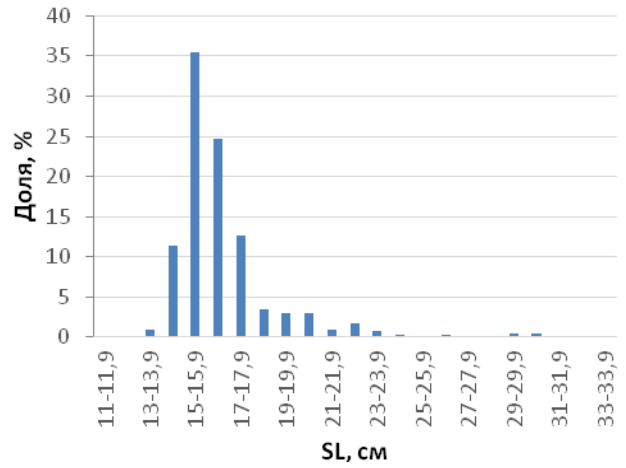
Размерный и весовой состав нерестовой части популяции плотвы.

Линейные размеры (SL) плотвы в контрольных уловах за весь период наблюдений колебались в пределах 6-33 см. При этом значение модальной длины менялось в определенных пределах. Так, в 2003 г. до 30% составляли рыбы длиной 13-14 см, что соответствует двухлетнему возрасту (рис. 19). Доля рыб данного поколения в 2004 г. достигала 35% при длине 16-17 см. Рыбы данной размерной группы составляли основу промысловых уловов в 2005, 2009, 2011 и 2012 гг. В то же время особи длиной более 18 см (4 года и старше), были широко представлены в 2006, 2007, 2008 и 2010 гг.

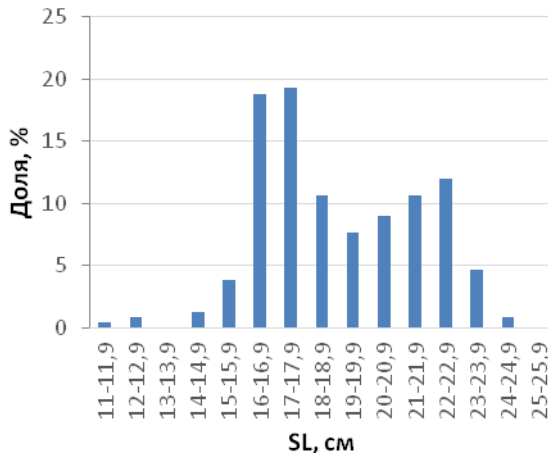
2003



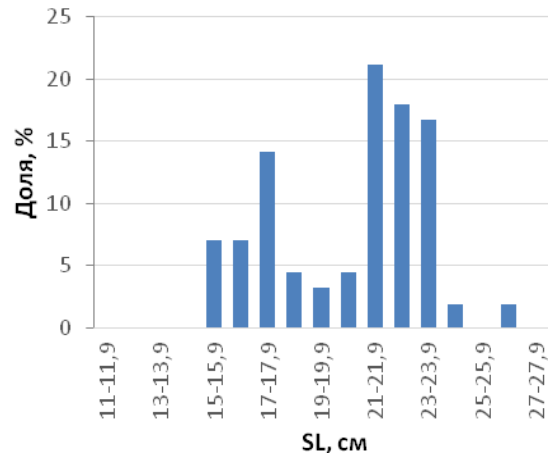
2004



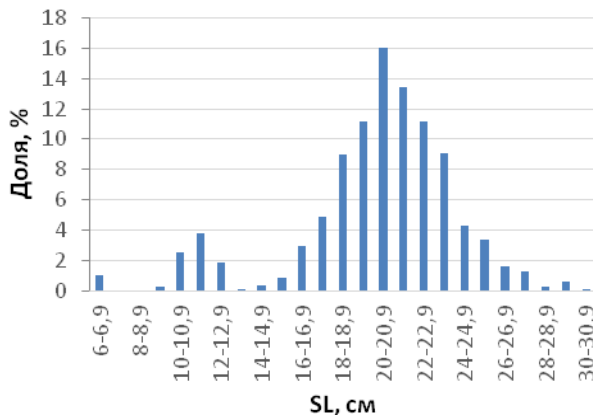
2005



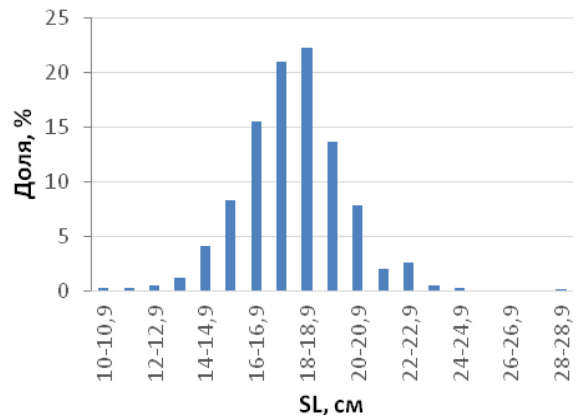
2006



2007



2008



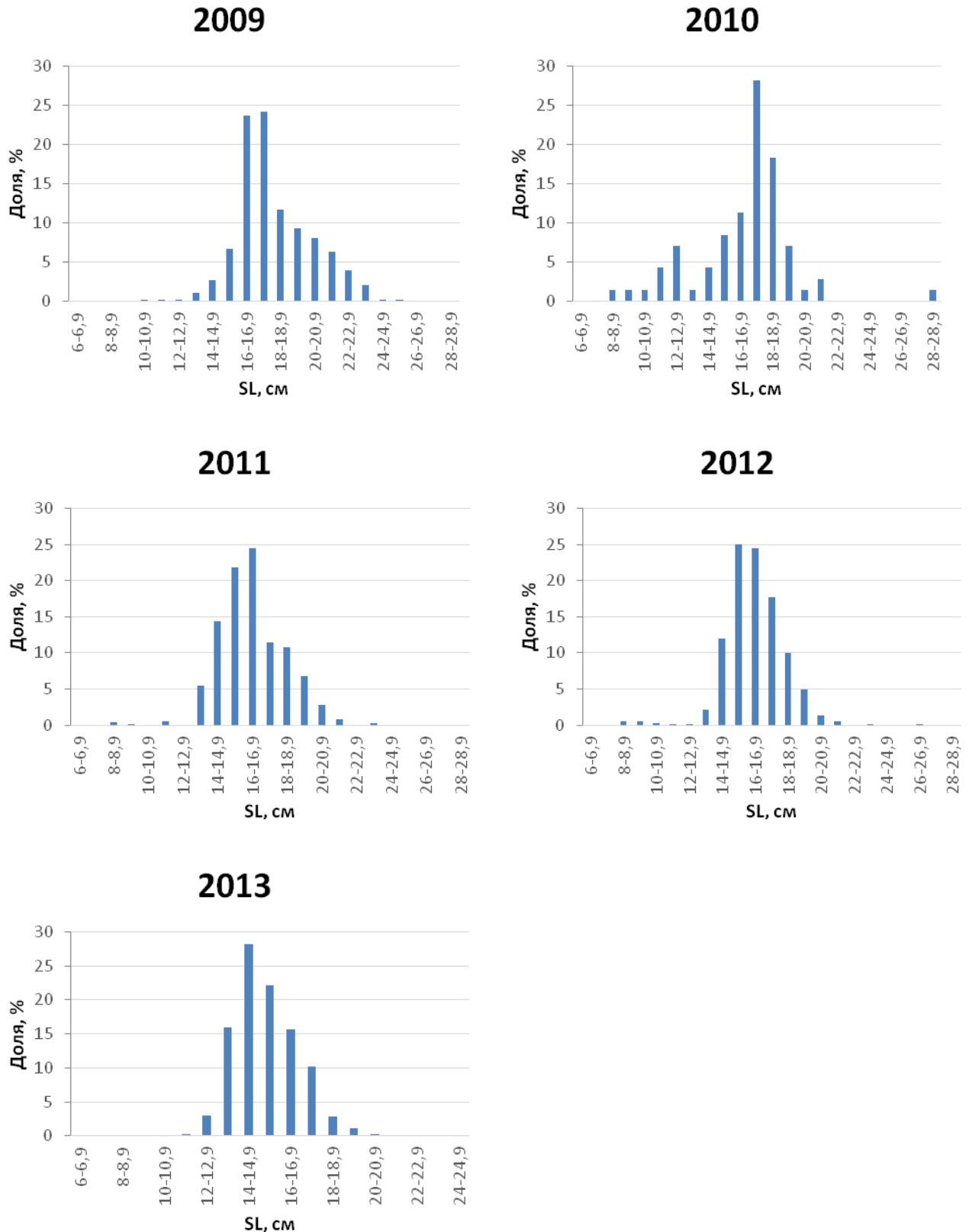


Рис. 19. Размерный состав плотвы в сетных уловах

Наиболее благоприятное состояние нерестовой части популяции плотвы характеризуется размерным распределением в 2006 и 2007 гг., когда преобладали

неоднократно нерестившиеся рыбы, длиной 21 см (при значении промысловой длины 16 см). Данные особи принадлежат к поколениям 2001-2002 гг., которые составляли основу уловов вплоть до полного изъятия в 2008 г.

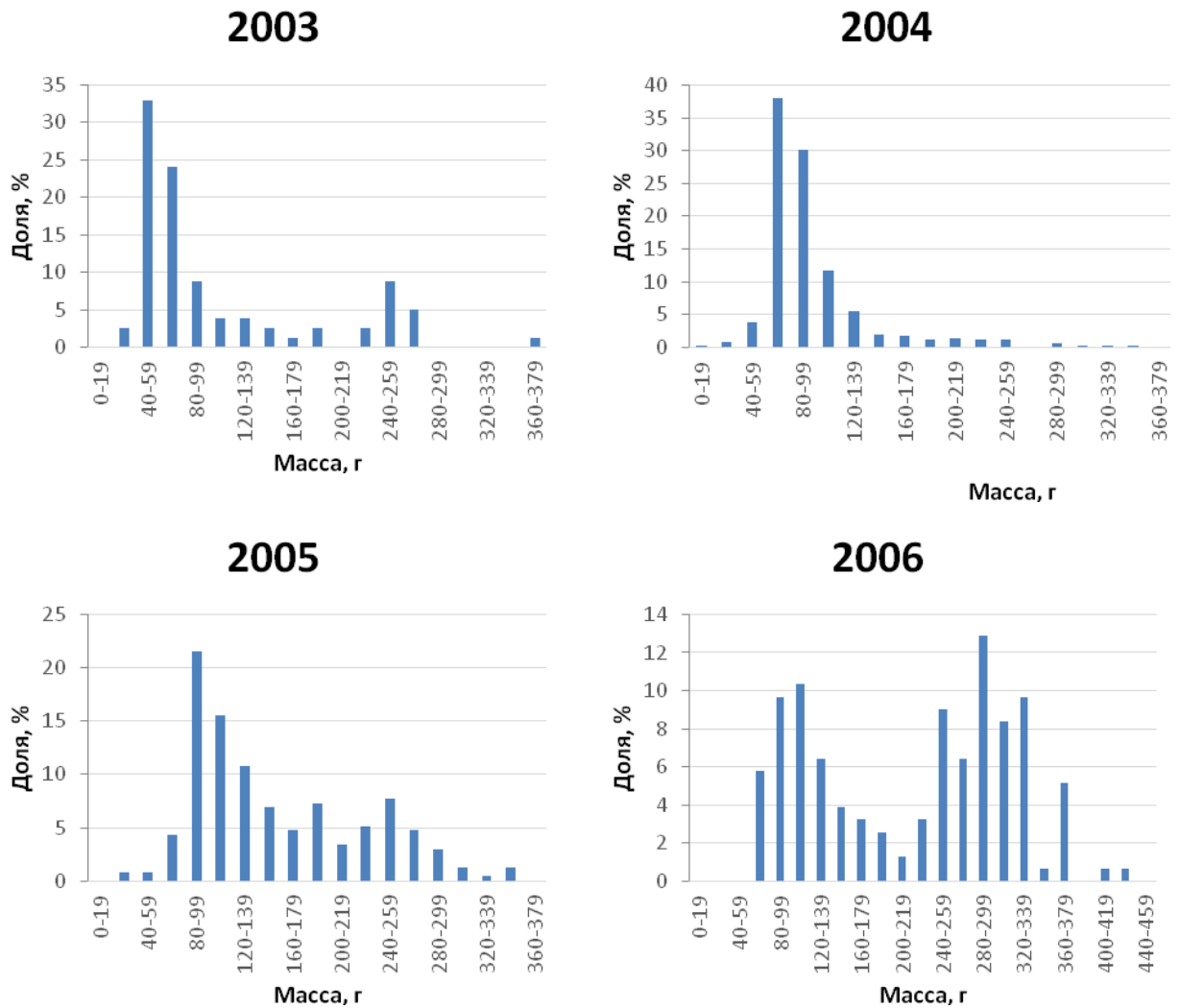
Следует обратить внимание на «омоложение» популяции в период 2011-2013 гг. Модальные размеры рыб за эти три года уменьшились до 14 см, средние значения длины и массы к 2013 г. составляли 15 см и 75 г (табл. 18). С одной стороны, подобное явление может свидетельствовать о появлении многочисленного поколения, с другой – являться следствием вспышки заболеваемости диграмозом в 2012 г., когда резко возросла естественная смертность 2-3-летних рыб (Матишов и др., 2012).

Таблица 18.

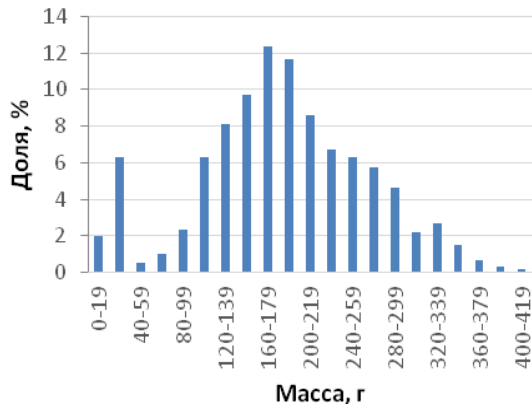
Средняя длина, масса и коэффициент упитанности (по Фультону) плотвы в контрольных уловах в период 2003-2013 гг.

Год	Средняя длина (SL), см	Средняя масса, г	Коэффициент упитанности по Фультону
2003	15,7	106	2,74
2004	16,4	96	2,18
2005	18,6	156	2,42
2006	20,1	223	2,74
2007	19,8	191	2,46
2008	17,5	119	2,22
2009	17,7	132	2,38
2010	16,5	102	2,27
2011	16,2	101	2,40
2012	16,2	99	2,33
2013	15	75	2,22
Среднемноголетнее значение	17,2	127	2,50

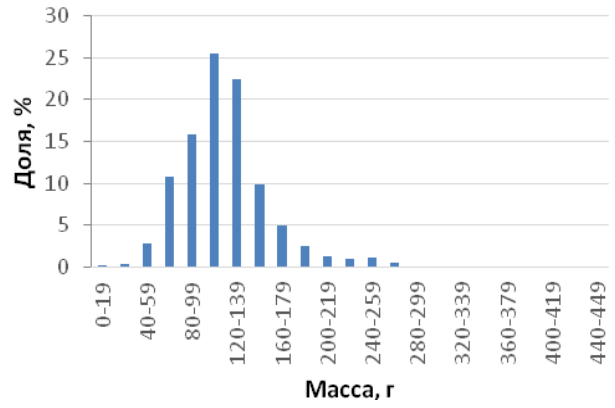
Масса плотвы за весь период исследований колебалась в пределах 10-617 г. При этом основу уловов (в отдельные годы до 60%) составляли рыбы массой 80-120 г (рис. 20). Только в модальных группах 2006 и 2007 гг. значение массы достигало 250 г. Как и в случае с распределением линейных размеров, весовой состав в 2011-2013 гг. характеризуется смещением моды влево до значений 60-100 г.



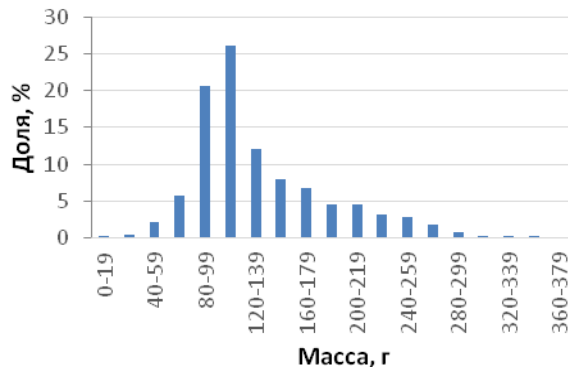
2007



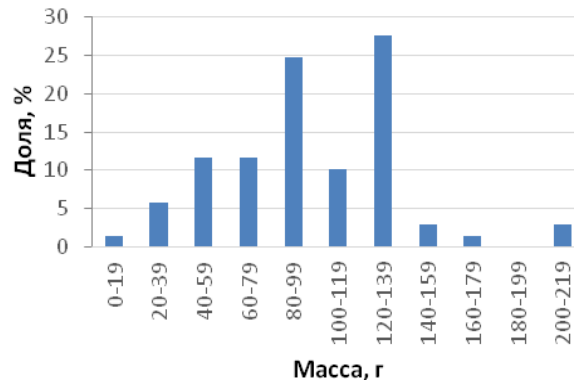
2008



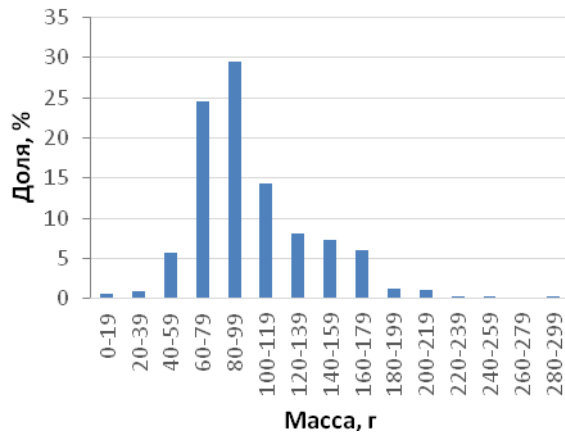
2009



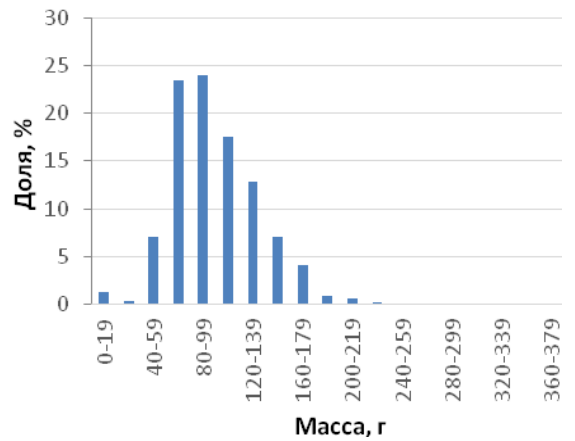
2010



2011



2012



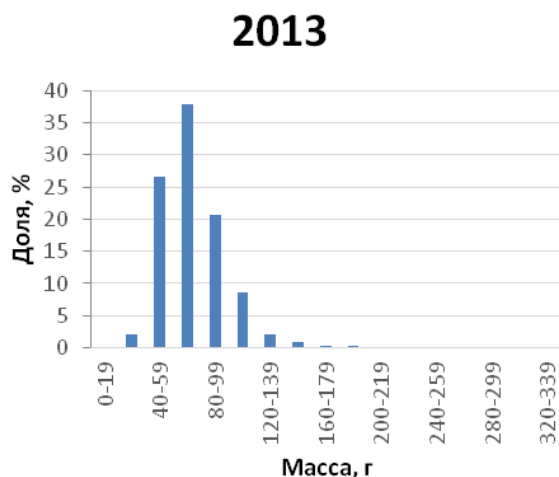


Рис. 20. Весовой состав плотвы в контрольных уловах

5.2. Рост плотвы Азовского моря.

Рассмотрим статистическую характеристику данных по длине плотвы в возрастных группах (табл. 19). В целом, длина плотвы характеризуется таким же узким диапазоном изменчивости, как и размерные показатели леща. Наиболее высокие показатели коэффициента вариации длины наблюдается в младших возрастных группах (годовики, двухгодовики), что связано, прежде всего, с растянутостью нереста и связанной с этим пищевой дифференциацией неполовозрелых рыб, приводящей в свою очередь к депенсации роста (Бретт, 1983). Однако уже в конце второго года жизни, когда наступает массовое половое созревание, в большинстве случаев наблюдается компенсация роста, что выражается в снижении значения коэффициента вариации длины. Данное явление может быть обусловлено как селективным характером промысла, так и этологическими причинами, связанными со стайным образом жизни и сокращением количества элементарных популяций плотвы с возрастом. С точки зрения адаптационной эффективности, подобный аспект биологии плотвы способствует снижению внутривидовой конкуренции на ранних этапах онтогенеза, когда численность поколения наиболее высока. После достижения половой зрелости, сопровождающимся освоением богатых, но достаточно однообразных по качественному составу кормовых участков, происходит

«выравнивание» длин рыб и специализация на наиболее многочисленных кормовых объектах, что в описанных условиях приносит наибольшую энергетическую выгоду.

Таблица 19.

Средняя длина (SL, см) по возрастным группам и статистическая характеристика данных по средней длине плотвы в период 2003-2013 гг.

Показатель	Возраст									
	2003 год									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
M±m	-	13,2±0,1	15,7±0,3	19,3±0,3	21±0,2	22,3±0,2	-	-	-	-
D	-	0,5	1,15	0,3	0,3	0,3	-	-	-	-
σ	-	0,7	1,1	0,5	0,6	0,5	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,2	0,5	0,5	0,4	0,4	-	-	-	-
Min	-	11,0	14,0	19,0	20,0	22,0	-	-	-	-
Max	-	14,5	18,5	20,0	22,0	23,0	-	-	-	-
V	-	5,4	6,8	2,6	2,8	2,3	-	-	-	-
2004 год										
M±m	-	12,8±0,4	15,6±0,1	17,8±0,1	20,1±0,1	22,0±0,1	23,9±0,5	26,7±0,7	29,5±0,2	-
D	-	0,5	0,6	0,5	0,1	0,4	0,6	1,3	0,3	-
σ	-	0,7	0,8	0,7	0,3	0,6	0,8	1,2	0,5	-
ДИ с P=0,95	-	0,8	0,1	0,2	0,1	0,2	0,9	1,3	0,4	-
Min	-	12,0	13,5	17,0	19,6	21	23	26	29	-
Max	-	13,3	17	20,0	21,0	23,0	24,5	28,0	30,0	-
V	-	5,3	5,0	4,1	1,7	2,8	3,3	4,3	1,9	-
2005 год										
M±m	-	13,6±0,6	16,4±0,1	18,2±0,1	19,8±0,1	21,4±0,1	22,8±0,1	23,7±0,3	-	-
D	-	2,3	0,4	0,4	0,2	0,4	0,2	0,3	-	-
σ	-	1,5	0,6	0,6	0,4	0,6	0,4	0,6	-	-
ДИ с P=0,95	-	1,1	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,7	-	-
Min	-	11,0	15,0	17,0	19,0	20,0	22,0	23,0	-	-
Max	-	15,0	17,0	19,0	20,5	23,5	23,7	24,0	-	-
V	-	11,1	3,8	3,4	2,0	2,9	1,9	2,4	-	-

2006 год										
M±m	-	-	16,4±0,1	19,1±0,2	21,5±0,1	23,0±0,1	25,0±0,6	-	-	-
D	-	-	0,9	0,6	0,5	0,1	1,3	-	-	-
σ	-	-	0,9	0,8	0,3	0,7	1,2	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	-	0,3	0,5	0,2	0,1	1,1	-	-	-
Min	-	-	15,0	18,0	20,0	22,0	24,0	-	-	-
Max	-	-	18,0	20,0	23,0	24,0	26,0	-	-	-
V	-	-	5,7	4,2	3,3	1,3	4,6	-	-	-
2007 год										
M±m	9,8±0,2	11,6±0,1	16,4±0,1	18,4±0,1	20,4±0,1	22,3±0,1	23,7±0,1	25,1±0,1	26,8±0,1	29,0±0,2
D	0,6	1,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,2	0,3	0,3	0,3
σ	0,8	1,2	0,6	0,6	0,6	0,5	0,6	0,5	0,6	0,5
ДИ с P=0,95	0,3	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,4
Min	6,0	10,0	15,0	17,0	19,0	21,0	23,0	24,0	25,5	27,5
Max	10,5	15,0	17,0	19,0	21,0	23,0	24,0	26,0	28,0	30,0
V	8,2	10,0	3,8	3,4	2,7	2,6	2,0	2,4	2,2	1,8
2008 год										
M±m	-	13,4±0,3	16,3±0,1	18,3±0,1	20,1±0,1	22,0±0,1	23,5±0,2	-	-	-
D	-	1,0	0,6	0,3	0,2	0,2	0,3	-	-	-
σ	-	1,0	0,8	0,5	0,5	0,5	0,6	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,3	0,1	0,1	0,1	0,2	0,6	-	-	-
Min	-	10,0	14,0	17,0	19,0	21,0	23,0	-	-	-
Max	-	14,0	17,0	19,0	21,0	23,0	24,0	-	-	-
V	-	7,5	4,8	2,8	2,3	2,1	2,5	-	-	-
2009 год										
M±m	10,1±0,1	13,8±0,1	16,3±0,1	18,1±0,1	20,3±0,1	22,1±0,1	23,2±0,2	-	-	-
D	0,1	0,7	0,4	0,5	0,3	0,3	0,3	-	-	-
σ	0,3	0,8	0,6	0,7	0,6	0,6	0,6	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	-	-	-
Min	10,0	11,0	14,5	17,0	19,0	21,0	23,0	-	-	-
Max	10,5	14,5	17,0	19,0	21,0	23,0	25,0	-	-	-
V	2,5	5,9	3,8	3,8	2,9	2,6	2,5	-	-	-
2010 год										

M±m	9,1±0,5	12,6±0,4	16,6±0,1	18,3±0,1	20,5±0,3	-	-	-	-	-
D	0,7	1,4	0,6	0,2	0,4	-	-	-	-	-
σ	0,9	1,2	0,7	0,5	0,6	-	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	1,0	0,7	0,3	0,2	0,6	-	-	-	-	-
Min	8,3	11,0	15,5	17,6	19,7	-	-	-	-	-
Max	10,0	14,5	17,5	19,2	21,0	-	-	-	-	-
V	9,4	9,3	4,5	2,3	3,1	-	-	-	-	-
2011 год										
M±m	8,7±0,1	14,0±0,1	15,9±0,2	18,3±0,1	20,0±0,1	22,0±0,6	-	-	-	-
D	0,1	0,4	0,5	0,4	0,2	1,3	-	-	-	-
σ	0,2	0,6	0,7	0,6	0,4	1,2	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	1,1	-	-	-	-
Min	8,5	11,0	14,6	17,1	19,5	21,0	-	-	-	-
Max	9,0	14,5	17,0	19,5	21,0	23,0	-	-	-	-
V	2,6	4,5	4,4	3,3	2,1	5,2	-	-	-	-
2012 год										
M±m	9,2±0,2	14,1±0,3	15,8±0,2	18,1±0,1	20,0±0,1	22,4±0,5	-	-	-	-
D	0,7	0,2	0,4	0,4	0,3	1,1	-	-	-	-
σ	0,8	0,5	0,7	0,6	0,6	1,0	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	0,3	0,1	0,1	0,1	0,2	1,0	-	-	-	-
Min	8,0	11,5	14,5	17,0	19,5	21,5	-	-	-	-
Max	11,0	14,5	17,0	19,5	21,5	23,5	-	-	-	-
V	9,1	3,3	4,1	3,4	2,3	4,6	-	-	-	-
2013 год										
M±m	-	13,7±0,1	15,8±0,1	18,3±0,1	20,4±0,3	22,6±0,2	-	-	-	-
D	-	0,4	0,5	0,3	0,6	0,2	-	-	-	-
σ	-	0,6	0,7	0,5	0,8	0,5	-	-	-	-
ДИ с P=0,95	-	0,1	0,1	0,1	0,3	0,2	-	-	-	-
Min	-	11,0	14,5	17,5	19,5	22,0	-	-	-	-
Max	-	14,5	17,5	19,5	22,0	23,0	-	-	-	-
V	-	4,5	4,7	2,8	3,9	2,1	-	-	-	-

Примечание: M – среднее значение, m – стандартная ошибка, D – дисперсия, σ - стандартное отклонение, V – коэффициент вариации, ДИ – доверительный интервал.

Наиболее высокими темпами линейного роста обладают рыбы, не достигшие половой зрелости: сеголетки (0+) и годовики. Абсолютные годовые приросты рыб данных возрастов составляют порядка 9 и 5 см соответственно. В дальнейшем, после созревания рыб, темпы линейного роста снижаются: в трех- и четырехлетнем возрасте абсолютные годовые приросты длины составляют 2 см, прирост пятилетних рыб составляет всего 1,4 см (рис. 21). Относительный прирост, выраженный в удельной скорости роста (по Броуди) закономерно снижается с 0,17 у двухлетних рыб; до 0,12 и 0,11 у трех- и четырехлетних соответственно; и до 0,07 у пятилетних особей.

Прирост массы рыб младших возрастных групп, как и у леща, детерминирован процессами линейного роста. Биоэнергетические процессы плотвы после полового созревания определяют смещение баланса энергетических затрат в сторону весового роста в раннем возрасте, что можно рассматривать как приспособительную реакцию, способствующую увеличению плодовитости, поскольку плодовитость в большей степени коррелирует с массой рыбы, нежели с линейными размерами.

Весовой и линейный рост плотвы с достаточно высокой достоверностью аппроксимируется следующими степенными уравнениями:

$$W = 20,81T^{1,34}$$

$$R^2 = 0,79$$

где W – масса, T – возраст, R^2 – достоверность аппроксимации;

$$L = 9,86T^{0,44}$$

$$R^2 = 0,90$$

где L – длина, T – возраст, R^2 – достоверность аппроксимации;

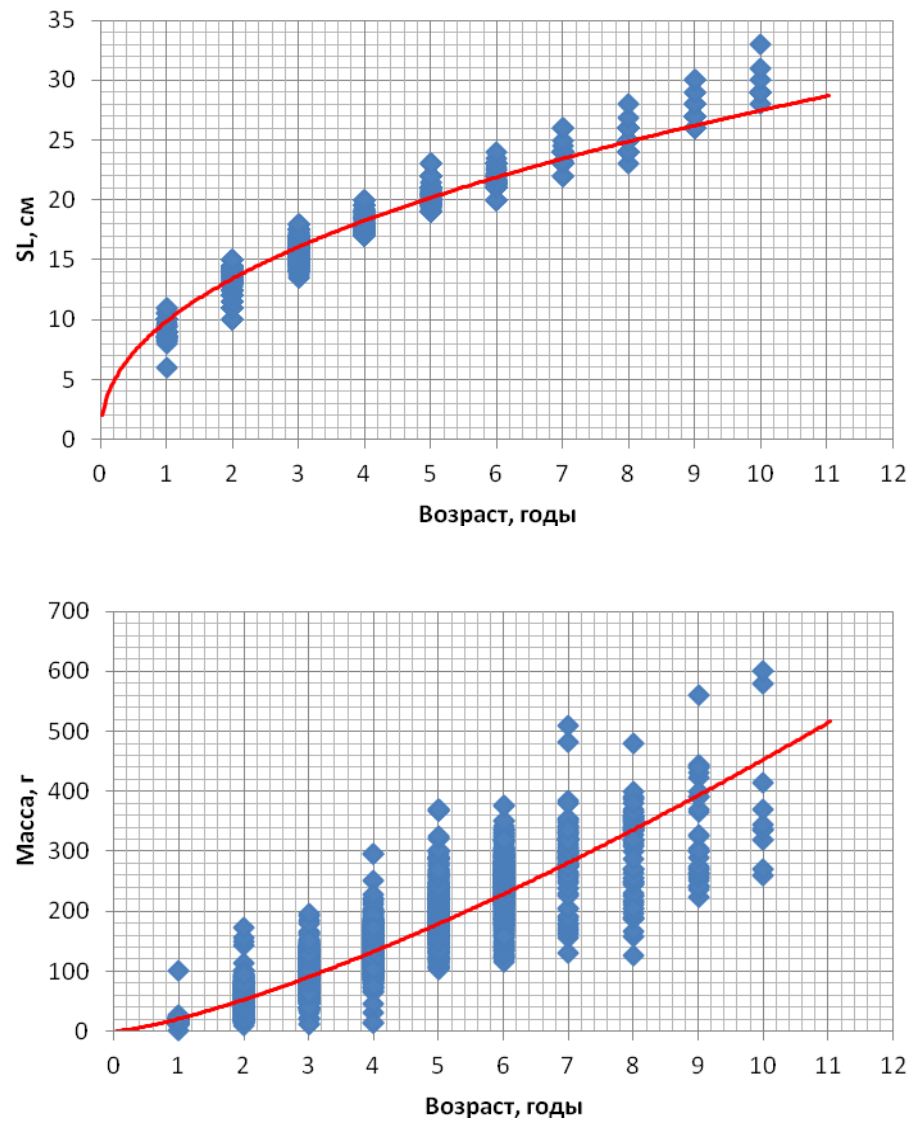


Рис. 21. Линейный и весовой рост плотвы по данным 2003-2013 гг.

Рассмотрим динамику значений коэффициентов уравнения зависимости массы от длины ($W=al^b$) плотвы в период 2003-2013 гг. (табл. 20). Наибольшего значения данный показатель достиг в 2005 г. и составил 3,30, наименьшего (2,49) – в 2008 г.

Параметры уравнений зависимости массы от длины плотвы в период 2003-2013

гг.

Год сбора материалов	a	b	Коэффициент аппроксимации, R^2
2003	0,0288	2,93	0,92
2004	0,0162	3,07	0,81
2005	0,0094	3,30	0,95
2006	0,0054	3,29	0,93
2007	0,0198	3,02	0,90
2008	0,0968	2,49	0,73
2009	0,0176	3,09	0,91
2010	0,0318	2,84	0,91
2011	0,0170	3,10	0,89
2012	0,0125	3,21	0,86
2013	0,0397	2,77	0,84
Среднемноголетнее значение	0,0268	3,03	0,88

Не смотря на размах колебаний коэффициента в отдельные годы, осредненные по периодам данные (рис. 22) свидетельствуют о незначительных колебаниях его значений за 11 лет наблюдений. Подобную картину можно объяснить достаточно стабильными трофическими условиями и не столь выраженными, как у леща, колебаниями численности и плотности популяции.

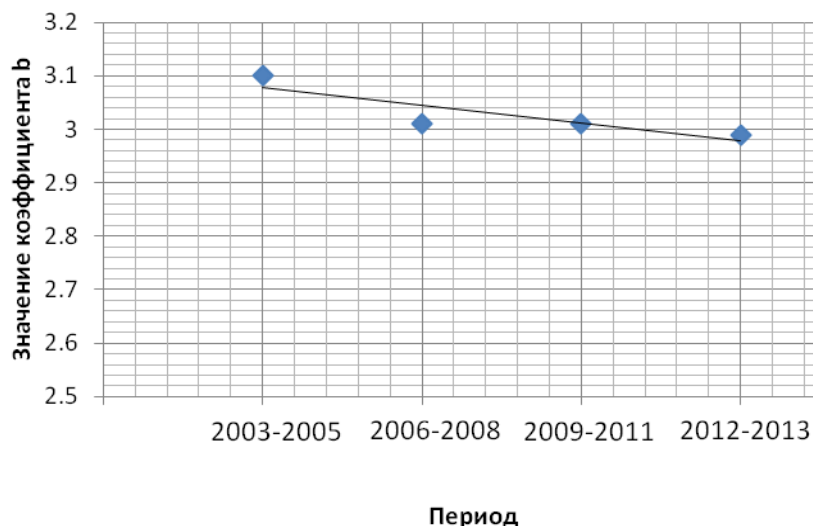


Рис. 22. Коэффициент b весового роста плотвы в современных условиях по периодам

Рост плотвы асимптотичен, что позволяет использовать в качестве теоретической модели линейного роста уравнение Берталанфи. Коэффициенты уравнения свидетельствуют о наиболее низком темпе линейного роста у поколений 2003 и 2011 г. (табл. 21). Наиболее быстрорастущее поколение в соответствии с коэффициентами уравнения появилось в 2004 и 2007 г.

В целом, среднегодовое значение показателя асимптотической длины (35,6 см) и коэффициента скорости роста, как и значения вышеописанных популяционно-биологических показателей, говорит об увеличении темпов роста и сокращении жизненного цикла плотвы. В условиях интенсивного селективного промысла шансы рыбы дожить до предельного возраста крайне малы, поэтому некоторое «сжатие» жизненного цикла, обеспечивающее раннее созревание рыб и увеличение плодовитости, безусловно, способствует успешной адаптации плотвы и поддержанию относительно приемлемого уровня численности.

Коэффициенты уравнения Бергаланфи для азовской популяции плотвы поколений 2003-2013 гг.

Поколение	Асимптотическая длина L	Коэффициент скорости роста k	Константа t_0
2003	45,0	0,09	-1,87
2004	23,9	0,15	-0,75
2005	32,3	0,13	-2,27
2006	36,5	0,11	-2,54
2007	26,2	0,25	-0,78
2008	38,1	0,10	-2,50
2009	40,5	0,10	-2,60
2010	34,8	0,13	-1,62
2011	43,5	0,11	-1,77
Среднемноголетнее значение	35,6	0,13	-1,86

Так, согласно аппроксимированному уравнению зависимости длины и возраста, рыбы, достигающие предельных размеров (35,6 см), принадлежат к возрастной группе 17-18 лет. Рассчитанная масса рыб данного возраста колеблется в пределах 920-1000 г. Однако за 11 лет мониторинга наиболее крупный экземпляр достигал длины 33 см и массы 820 г. Регистрация рыб восьмилетнего возраста и старше носит единичный характер, что, очевидно, связано с высокой промысловой нагрузкой и крайне низкими шансами рыбы дожить до предельного возраста и дорасти до асимптотической длины.

5.3. Роль эпизоотий в динамике стада плотвы на примере диграммоза.

Известно, что заболеваемость и вероятность развития эпизоотий в популяциях живых организмов, в том числе и рыб, является одним из важных

факторов регуляции численности и самоорганизации экосистемы в вещественно-энергетическом аспекте. В августе 2012 г. в юго-восточной части Таганрогского залива наблюдался существенный рост заболеваемости плотвы ремнецом *Digamma interrupta*, что, несомненно, сказалось на популяционно биологических показателях плотвы в последующие годы.

В водоемах Азовского бассейна уже много лет существует очаг лигуллеза – диграммоза. С 1951 по 1967 год (Смирнова, 1959; Решетникова, 1965, 1967) ведущей была инвазия леща ремнецами *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta*. В 1970-е годы наметилась тенденция к сокращению инвазии промысловых рыб в р. Дон указанными паразитами, но судя по имеющимся публикациям, она сохранялась до конца 1990-х годов (Шестаковская и др., 1998; Низова, Сыроваткина, 2000).

В летние месяцы 2012 г в дельте р. Дон и восточной части Таганрогского залива было зарегистрировано массовое заражение плотвы ремнецами. Больные рыбы регистрировалась на всей акватории юго-восточной части Таганрогского залива, однако наиболее массовые скопления наблюдались в прибрежной зоне, особенно в кутовой части Таганрогского залива. Плотность скоплений зараженных рыб на этом участке составляла порядка 10500 шт./км² ихтиомассой до 525 кг/км² (рис. 23). Более низкая плотность рыб наблюдалась в районе Павло-Очаковской косы, где ее можно оценить в 4300-4500 шт./км² ихтиомассой около 215 кг/км². В районе Чумбур-Косы плотность оказалась значительно ниже – до 220 шт./км², западнее района больные рыбы практически не встречались. Плотность около 250 шт./км² регистрировалась в Дельте Дона (г. Свиное, прот. Каменик, прот. Сумжа). В районе приустьевого участка р. Кагальник зараженная рыба практически не встречалась.

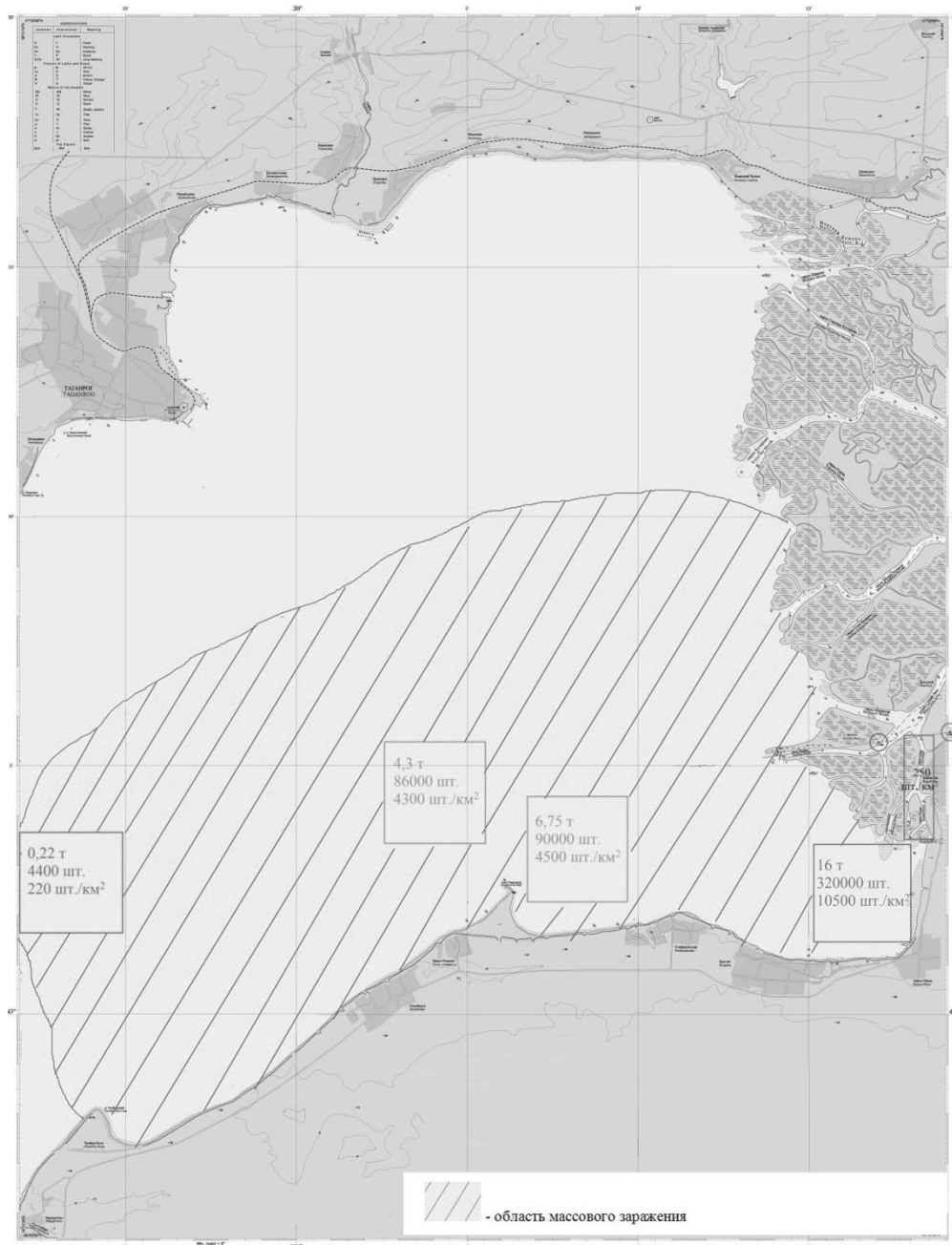


Рис. 23. Зараженность плотвы на различных участках Таганрогского залива (площадь квадратов составляет 20 км²)

В настоящее время плотва является самым многочисленным аборигенным видом частичковых рыб в Азовском бассейне. В 2011 году ее запас составил 935 т (Жердев, 2001). Об увеличении биомассы плотвы по сравнению с лещом свидетельствуют и показатели объема вылова этих рыб. Так, за 2010 г он составил 80 т для плотвы и 16 т для леща. В 2011 г. только украинская рыбодобывающая промышленность освоила 114 т плотвы. Существенное преобладание плотвы по

отношению к лещу в ихтиоценозе Азовского моря может быть важной предпосылкой увеличения ее зараженности. В условиях сокращения численности леща, одного из главных промежуточных хозяев паразита, плотва заняла ведущее место в заболеваемости диграмозом, поскольку является сходным по экологии и особенностям питания видом.

Цестоды относятся к патогенным паразитам, способным влиять на динамику численности популяций рыб в водоемах разного типа. О влиянии *Digramma interrupta* на рост и численность леща в Цимлянском водохранилище сообщает А.В. Решетникова (1965, 1967). Об энзоотиях диграмоза среди карасей в озерах западной Сибири приводят данные Д.А. Размашкин с соавторами (1984). По подсчетам Д.А. Размашкина и В.Я. Ширшова (1980) среднегодовая потеря продукции карася из-за диграмоза по 10 озерам Тюменской области составила 41,2% от его добычи. По ориентировочной оценке (Низова, Сыроватка, 2000) лигулидозы могут приводить к гибели до 30% леща трехгодичного возраста в Таганрогском заливе.

Диграмоз рыб широко распространен в естественных водоемах Азовского бассейна, где функционируют стабильные природные очаги этого заболевания. Наличие ряда факторов – мелководье, хорошая прогреваемость воды, высокая зарастаемость водоемов растительностью, обилие рыбоядных птиц – окончательных хозяев диграмм, создают благоприятные условия для циркуляции возбудителя.

С точки зрения рыбохозяйственной деятельности, изучение природного очага диграмоза в водоемах Азовского бассейна является актуальной задачей потому, что он является рассадником инвазии, и из него она распространяется рыбоядными птицами в другие водоемы, имеющие большое рыбохозяйственное значение. Так диграмоз уже давно регистрируется в рыбоводных хозяйствах нижнего Дона. В прудовых хозяйствах Ростовской области наиболее часто подвержен данной инвазии пестрый толстолобик и его гибрид с белым толстолобиком. Ремнецы встречаются также у белого амура и, в исключительных случаях, - у карпа. Чаше болеют рыбы в возрасте до 3-х лет. Надо полагать, что

лигулидозная инвазия в эти водоемы попадает ежегодно из Таганрогского залива, так же, как она может мигрировать в обратном направлении.

Возрастная структура зараженных рыб была представлена двумя возрастными группами: двухлетними (1+) и трехлетними (2+) особями (рис. 24). При этом на долю двухлеток приходилось 93% всех рыб.

Установлено, что зараженные рыбы обладают заниженными темпами роста: в двухлетнем возрасте средняя длина рыб составляла 12,2 см, что на 10% ниже этого показателя у здоровых рыб. Для зараженных трехлетних рыб характерна аналогичная ситуация (средняя длина больных рыб составила 15,2 см, здоровых – 16,2 см). Еще сильнее снижена масса: она составила 36 г у больных двухлетних рыб (на 61% ниже показателя у здоровых) и 72 г - у зараженных трехлетних особей (на 68% ниже показателя здоровых).

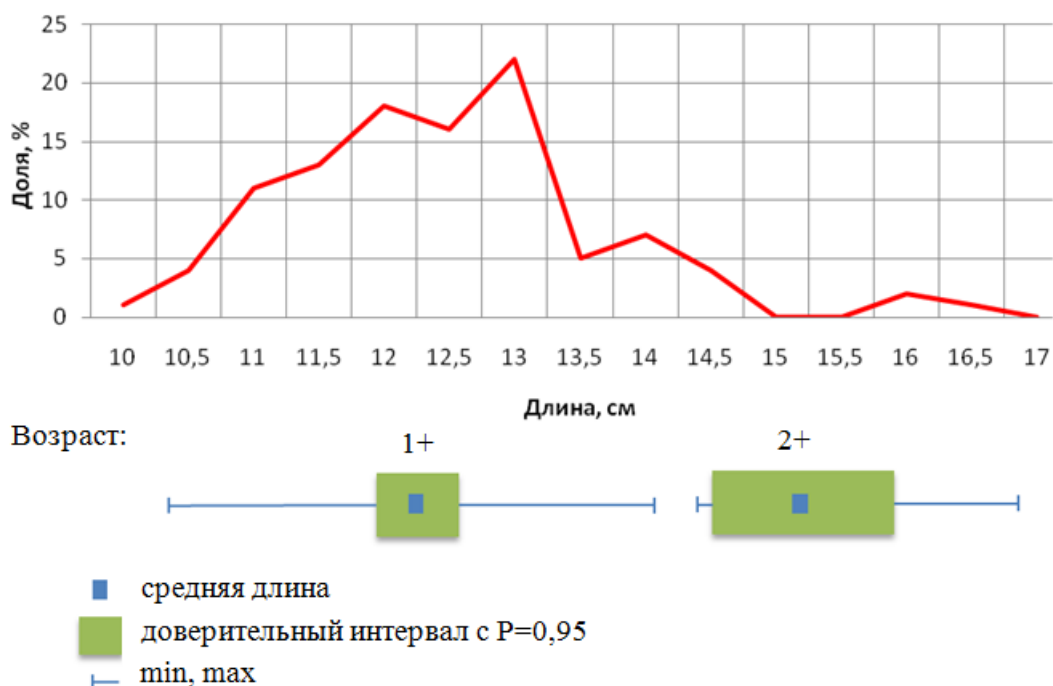


Рис. 24. Размерно-возрастная структура зараженной части популяции

ПЛОТВЫ

Зараженными гельминтами оказались все обследуемые особи плотвы. При патолого-анатомическом вскрытии была отмечена атрофия внутренних органов, что было вызвано механическим воздействием плероцеркоидов, развивающихся в полости тела. Рыбы были истощены, запасы депонированного жира практически

отсутствовали, а в желудочно-кишечном тракте отсутствовали пищевые массы. Размеры выделенных ремнецов *Digamma interrupta* колебались в следующих пределах: длина = 3,5-67,5 см, ширина = 0,2-1,5 см. (табл. 22).

Анализ собранного материала показывает, что экстенсивность инвазии плотвы *Digamma interrupta* составила ЭИ=100% во всех обследованных точках (табл. 23). Наибольшая интенсивность инвазии ИИ=1-6 экз. и средняя интенсивность инвазии ИИ_{ср.}=2,3 ± 0,16 экз., а также индекс обилия ИО=2,3 ± 0,16 экз. были отмечены в Таганрогском заливе (район Павло-Очаковской косы). У плотвы по большей части встречалось по 2-3 инвазионных плероцеркоида, остальные были неинвазионными размеом 3,5 – 6 – 6,5 – 8 см.

Таблица 22.

Размеры ремнецов *Digamma interrupta* в разных районах вылова

Длина плотвы Длина паразитов	Дельта р. Дон	Таганрогский залив
		l=11-14,5 см L=13,5-17 см
Длина, см	3,5 - 67,5	6,5 - 67,5
Длина _{ср.} , см	35,5 ± 2,06	43 ± 2,5
Ширина, см	0,2 - 1,5	0,3 - 1,5
Ширина _{ср.} , см	0,9 ± 0,06	0,8 ± 0,05

Достоверных различий в экстенсивности заражения самцов и самок рыб отмечено не было. В ряде случаев определение половой принадлежности рыб было затруднено ввиду деградации гонад в той или иной степени.

Показатели зараженности плотвы *Digamma interrupta* в дельте р. Дон (пр. Каменик, пр. Сумжа) и Таганрогском заливе (Павло-Очаковская коса)

Место отбора проб	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИИср., экз.	ИО, экз.
пр. Каменик	100%	1 - 4	1,6 ± 0,34	1,6 ± 0,34
Павло-Очаковская коса - 1	100%	1 - 6	2,3 ± 0,16	2,3 ± 0,16
пр. Сумжа	100%	1 - 4	1,9 ± 0,23	1,9 ± 0,23
Павло-Очаковская коса - 2	100%	1 - 3	1,5 ± 0,14	1,5 ± 0,14

Для изучения формирования гельминтоценоза в водных экосистемах Азовского бассейна использовано моделирование схем (рис. 25), в которых учтена роль гельминтов – индикаторов видового состава пищевых компонентов, на основании которых формируется структура гельминтоценоза.

В модели концептуальной схемы выявлено, что развитие цестод *Digamma interrupta* происходит с участием 1-го промежуточного хозяина по четырехзвенной трофической цепи.

В структуре биоценоза находятся консументы 1-го, 2-го и 3-го порядка – циклопы и диаптомусы, карповые рыбы (лещ, густера, плотва и др.) и рыбацкие птицы (большой баклан, *Phalacrocorax carbo*, хохотунья, *Larus cachinnans*, черноголовый хохотун, *Larus ichthyaetus*, речная крачка, *Sterna hirundo*). Они занимают второй, третий и четвертый трофический уровень.

Перечисленные консументы 3-го порядка вместе с фекалиями выделяют яйца цестод, которые по обратным связям попадают в детритную часть донных отложений. В яйце находится личинка – коррацидий. После заглатывания яиц низшими ракообразными, которые находятся во 2-м трофическом уровне, коррацидий в полости тела последних претерпевает метаморфоз и превращается в высокоорганизованную личинку – онкосферу, которая с помощью крючьев

проникает в полость тела рачка, где через 12-14 дней превращается в инвазионного процеркоида. Карповые рыбы, находящиеся в 3-м трофическом уровне, заражаются при поедании инвазированных рачков (рис. 25). В кишечнике рыб процеркоид превращается в плероцеркоид, который значительно увеличивается в размерах и достигает инвазионности на втором году жизни. В рыбе плероцеркоиды остаются жизнеспособными более трех лет. Инвазионные стадии находятся в 3-м звене 3-го трофического уровня.

Инвазированных рыб поедают рыбацкие птицы. В их кишечнике плероцеркоиды через 3-5 суток вырастают в половозрелых гельминтов и начинают выделять яйца. Выделение яиц продолжается до 5-7 дней, затем лигулы погибают и с экскрементами птиц выделяются наружу. По такому пути совершается циркуляция представителей р. *Digamma*.

В описанной циркуляции яйца находятся в 1-м звене эпизоотологической цепи, во 2-м звене - партеногенетические стадии, в 3-м – инвазионные стадии и в 4-м – имаго.

Таким образом, ремнецы *Digamma interrupta* используют пищевые цепи, возникающие между отдельными компонентами биоценоза, при переходе из одних хозяев в других. При этом карповые рыбы являются основными компонентами. С одной стороны они выступают как потребители разных видов низших ракообразных, с другой стороны – сами служат объектом питания для многих видов рыбацких птиц.

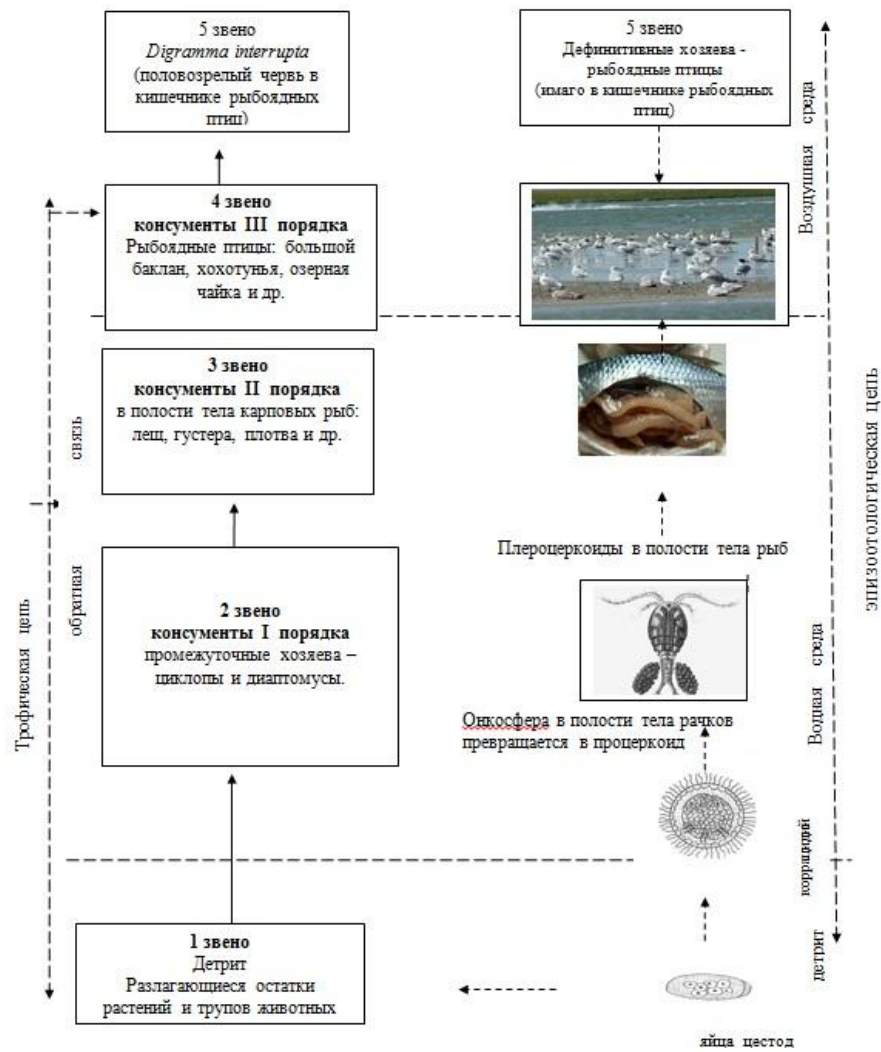


Рис. 25. Трофико – эпизоотологические цепи в системе «паразит-хозяин».

Место жизненных форм ремнецов *Digamma interrupta* в общих трофико – эпизоотологических цепях, цикл развития которых завершается с участием двух промежуточных хозяев

Вероятно, массовое заражение плотвы произошло в нагульный период 2011 года, когда рыбы активно питались. Полученные данные свидетельствуют, что возрастная группа двухлетних особей является достаточно многочисленным поколением. Во время нагула в 2011 г. сформировались скопления в прибрежных частях Таганрогского залива, что способствовало увеличению как экстенсивности, так и интенсивности инвазии. В данном случае эпизоотию следует рассматривать как фактор естественной смертности, обеспечивающий саморегуляцию динамики стада плотвы в условиях увеличенной плотности. Переуплотнение, очевидно, имело локальный характер, в экологически и

трофически обособленной группе двухлеток, в то время как старшие возрастные группы формировали малочисленные разреженные скопления в пределах западной части нагульного ареала с большей соленостью.

Поскольку протоки дельты р. Дон не являются привычным местом нагула плотвы, можно предположить, что на данном участке она оказалась пассивно, ввиду продолжительного действия западных ветров и вызванных ими нагонных явлений. Такой характер распространения больных рыб свидетельствует о потере зараженными рыбами возможности активно сопротивляться перемещению водных масс. В итоге больные особи отделяются от нагульных скоплений и концентрируются у побережья на мелководье и во всевозможных заводях, где становятся легкой добычей рыбацких птиц.

В анализируемом материале также встречались очень крупные экземпляры диграмм, явно оказывающих патогенное влияние на рыб. Так, у трехлетков плотвы длиной 15 и 15,5 см, регистрировали от 1 до 6 экз. гельминтов и длина червей достигала 67,5 и 66,5 см соответственно.

Массовое заражение плотвы в 2012 *Digamma interrupta*, видимо, связано со сложившимися благоприятными условиями для развития личинок гельминтов и их первых промежуточных хозяев – планктонных ракообразных (например, высокая температура воды).

Изменение сложившейся ситуацию может быть достигнуто увеличением численности судака, способным, как полагают ихтиологи, активно уничтожать зараженных рыб, тем самым прерывая жизненный цикл паразита и подавляя развитие заболевания. Сокращение численности судака в Азовском море, вызванное в первую очередь переловом – важная предпосылка увеличения зараженности плотвы диграмозом (Матишов и др., 2013).

Таким образом, необходимы комплексные исследования для выявления путей циркуляции гельминтов сем. *Ligulidae* в водоемах юга России. Резкое увеличение количества зараженных рыб в августе 2012 г., очевидно, имеет биологические, климатологические и гидролого-гидрохимические предпосылки: например, увеличение численности рыбацких птиц (чайка хохотунья, большой

баклан и др.) и биомассы планктонных ракообразных; благоприятные для развития паразита температурные и гидрохимические условия, хотя действие этих факторов опосредованно через организм хозяина. Все эти факторы нуждаются в комплексном изучении. Подобные исследования имеют важное научное и практическое значение, поскольку могут быть использованы как для прогноза паразитологической ситуации, так и для разработки мер профилактики болезней рыб в водоемах юга России в современных условиях.

5.4. Приспособительная реакция плотвы на преобразования экосистемы бассейна Азовского моря.

В популяции плотвы после значительного сокращения численности и последовавшим распреснением моря наблюдается уменьшение средней и предельной длины. Об этом свидетельствуют, например, данные Е.П. Цуниковой (1998) по размерно-возрастным характеристикам производителей плотвы в пределах Азово-Кубанских нерестилищ в конце 1980-х годов, когда численность стада была выше. Средние и максимальные линейные размеры рыб преимущественно старших когорт в настоящее время в среднем ниже на 2-3 см. Причиной этому может служить как экологические причины, рассмотренные выше, так и генетические, вызванные длительной промысловой нагрузкой селективного характера (Алтухов, 2001). Известно, что в результате селективного промысла из популяции изымаются в первую очередь наиболее крупные особи, обладающие низким темпом роста и длительным созреванием. В таких условиях преимущество получают более быстрорастущие рыбы, созревающие раньше и при меньших линейных размерах.

Экосистемные преобразования, прежде всего антропогенного характера, привели к уменьшению численности (рис. 26) и плотности рыб в пределах ареала популяции. Однако в свою очередь это привело к улучшению трофических условий, что в значительной степени способствует сокращению сроков созревания и уменьшению длины тела рыб, при котором оно наступает. В конечном итоге, в пределах популяции формируется приспособительный ответ на высокую промысловую нагрузку, следствием которого является становление

более быстрорастущей и ранозревающей формы с несколько укороченным жизненным циклом (Куцын, 2013).

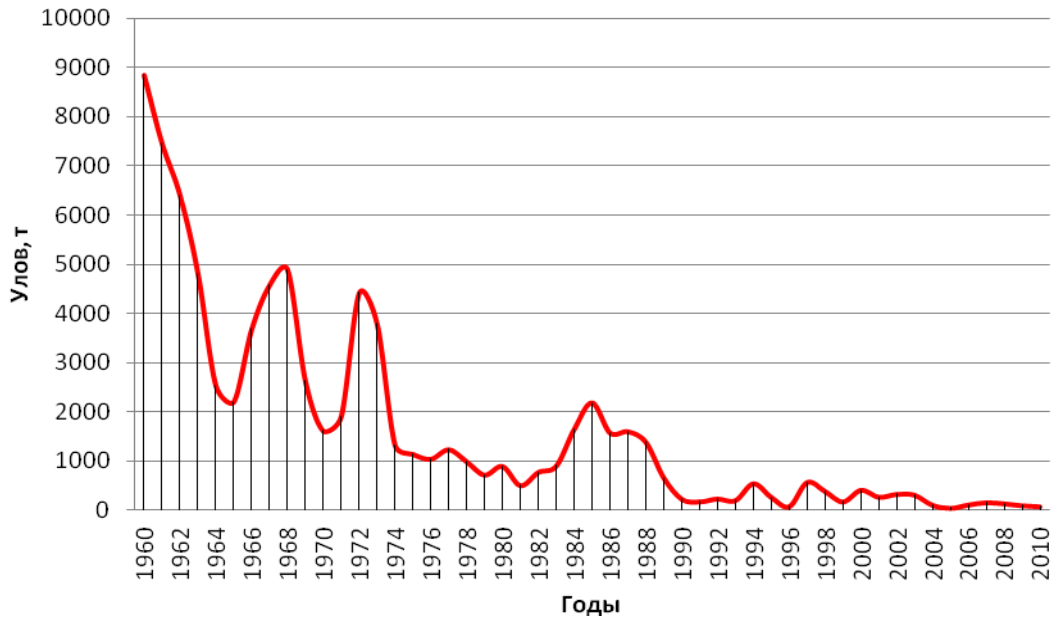


Рис. 26. Динамика уловов плотвы с 1960 по 2010 гг. (по Зайдинер, Попова, 1993; 1997; 2002)

Укорочение жизненного цикла в условиях, когда шансы рыбы вступить в старшие возрастные группы незначительны, является выигрышной стратегией увеличения популяционной плодовитости (рис. 27). Однако, ввиду весьма ограниченного количества репродуктивных сезонов, возрастает зависимость популяции от условий нереста. Плотва, в отличие от леща, не так требовательна к гидрологическому режиму в пределах нерестилищ, большее значение в эффективности ее воспроизводства имеют климатические особенности, в зависимости от чего нерест может быть в известной степени сжат или растянут.

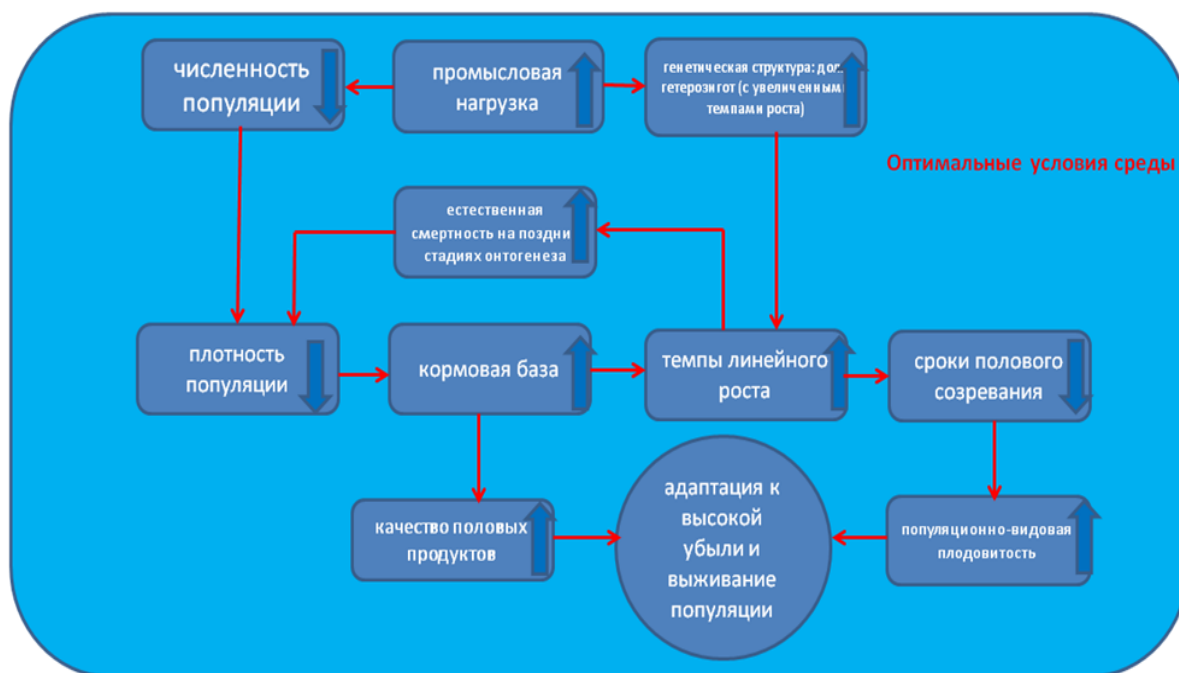


Рис. 27. Условная схема приспособительной реакции плотвы к условиям увеличенной промысловой нагрузки

Изменения структуры популяции, и биологических показателей плотности, результатом которых стало «омоложение» популяции, безусловно, носят адаптивный характер. Очевидно, сформировавшиеся в процессе эволюции механизмы адаптации к высокому уровню смертности, успешно работают в условиях сильного многофакторного антропогенного воздействия и обеспечивают выживание популяции. Наиболее уязвимым звеном жизненного цикла в таких условиях оказывается воспроизводство. Поскольку плотва не требовательна к условиям (прежде всего гидрологическим) на местах нереста, численность ее остается относительно высокой. Однако следует иметь в виду, что приспособительные возможности популяции плотвы, как и любого другого живого организма, ограничены. Длительный перелов,кратно превосходящий уровень естественной смертности, неизбежно приведет к деградации запасов и упадку численности вплоть до полного уничтожения ввиду потери способности популяции к самовоспроизводству. Так, сильнейшее сокращение численности и промыслового запаса плотвы (до 0,5 тыс. т) в начале 1990-х гг. (Агапов, 1998) обусловлено крайне нерациональной организацией промысла и браконьерством.

В настоящее время можно ожидать увеличение запасов плотвы ввиду реорганизации промысла. Так, восстановлена до 16 см промысловая мера на плотву, ограничено использование закидных неводов в лиманах и с учетом приоритета пропуска производителей на нерестилища внедрен оптимальный вариант их использования, предусматривающий ограничение сроков весеннего лова плотвы в лиманах до 15 марта и запрет осеннего лова закидными неводами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема определения возраста, анализ процессов роста, вопросы динамики популяционно-биологических показателей леща и плотвы в связи с изменениями экосистемы Азовского моря – одни из ключевых сторон познания биологии и управления запасами этих важнейших в промысловом отношении видов рыб. Опираясь на существующие представления и проведенные многолетние ихтиологические исследования, можно сделать следующие выводы о закономерностях роста и размерно-возрастной структуре азовской популяции леща и плотвы, и связи популяционно-биологических особенностей с условиями обитания.

Биологические особенности леща и плотвы, особенности роста, развития, размножения в настоящее время являются производными масштабных экосистемных процессов, проходящих в море последнее столетие. Ключевыми факторами, оказывающими влияние на динамику их стад, является гидрологический режим и определяемый им режим солености. В наибольшей степени гидрологическим преобразованиям подвержена азовская популяция леща, для эффективного воспроизводства которой необходимо продолжительное залитие поймы достаточным объемом воды. С другой стороны, зависящая от речного стока соленость, влияет на площадь нагульного ареала и обеспеченность пищей.

Изначально, в период естественного гидрологического режима (до 1952 г.), азовская популяция леща, как группировка, обитающая на южных границах ареала вида, характеризовалась высокими темпами линейного и весового роста особей всех возрастных когорт. В структуре популяции были широко представлены рыбы различных размерно-возрастных групп, а динамика стада определялась, прежде всего, количеством производителей и температурными условиями во время нереста. Солевой режим позволял рыбам осваивать наиболее кормные участки собственно моря (до 11‰).

Зарегулирование стока р. Дон Цимлянским гидроузлом в 1952 г. привело к ухудшению как условий нереста, так и нагула. Так, к концу 1960 гг., ввиду

ухудшения кормовых условий, сократились темпы роста, а массовое созревание рыб наступало на год позже. Последующее увеличение промысловой нагрузки привело к снижению плотности популяции и улучшению кормовых условий, однако размер пополнения стал сильно зависеть от водности р. Дон в период нереста. Ряд маловодных лет в середине 1970-х и 1990-х привел к значительному сокращению численности. С другой стороны, в многоводные годы стали появляться многочисленные поколения, дававшие до 75% общего запаса. Динамика численности азовского леща приняла флуктуирующий характер, а в структуре популяции стали преобладать особи младших возрастных групп. Характерно, что в пределах многочисленного поколения темпы линейного и весового роста сокращались в связи с ростом пищевой конкуренции, и, не смотря на гомогенность среды, наблюдалась сегрегация рыб одного поколения по эколого-трофическим нишам. В несколько меньших масштабах такая закономерность наблюдалась и в относительно стабильный период распреснения моря 2003-2013 гг., о чем свидетельствуют коэффициенты вариации линейных размеров.

Для увеличения эффективности воспроизводства в условиях сокращения объемов речного стока, были организованы нерестово-выростные хозяйства (НВХ), что позволяло поддерживать численность леща на достаточно высоком уровне. Однако в середине 1990-х гг., производственные мощности НВХ резко сократились, а промысловая деятельность, прежде всего нелегальная, возросла. В результате численность леща многократно упала. В период 2003-2013 гг. она находится на самом низком за всю историю наблюдений уровне. При этом солевой режим моря практически соответствует таковому в период естественного гидрологического режима. Следует обратить внимание на то, что распреснение моря не связано с увеличением попусков воды, то есть условия воспроизводства леща не улучшились. Данное обстоятельство и промысловая нагрузка препятствуют восстановлению численности леща до соответствующего трофическому уровню водоема.

Благоприятные условия нагула в современный период нашли отражение в особенностях роста и физиологическом состоянии леща. Так, темп линейного роста младших возрастных когорт соответствует, а в отдельные годы превышает таковой в период естественного режима. Сроки созревания и длина, при котором оно наступает, сократились на 1-2 года и на 2-3 см соответственно. При этом асимптотическая (предельная) длина и продолжительность жизни также сократились. Длина рыб старших возрастов (7-9 лет) стала меньше на 3-5 см по сравнению с естественным режимом в соответствии с метаболической моделью роста рыб. Тем не менее, подобное сокращение жизненного цикла способствует росту популяционной плодовитости, поскольку шансы рыбы полностью реализовать свой продукционный потенциал крайне малы в условиях высокой промысловой нагрузки, о которой свидетельствует и структура популяции, основу которой составляют рыбы младших возрастов. В данном случае, описанные преобразования биологических характеристик можно рассматривать как приспособительную реакцию к высокой убыли и элемент саморегуляции популяции в сложившемся вещественно-энергетическом статусе экосистемы.

Исходя из вышесказанного, наиболее эффективными мерами по сохранению и восстановлению численности азовского леща является реорганизация и увеличение производственной мощности НВХ. Организация воспроизводства в естественных условиях (обеспечение весенних попусков воды, мелиоративные мероприятия) затруднено ввиду экономических противоречий. Немаловажную роль в восстановлении запаса играет борьба с браконьерством и реорганизация промысла, вплоть до полного запрета вылова азовского леща.

В направлении приспособительного ответа плотвы наблюдается значительное количество схожих черт с таковым азовского леща. Экологические и биологические особенности обоих видов близки, поэтому преобразования экосистемы Азовского моря оказывают схожее воздействие на их популяции. Как и для леща, для плотвы характерно сокращение жизненного цикла. За период исследований (2003-2013 гг.) было зарегистрировано всего 10 возрастных когорт, формирующих структуру популяции плотвы. Предельный возраст, рассчитанный

в результате моделирования роста, составляет 17-18 лет при длине 35,5 см. Однако размах колебаний как показателей роста, так и возрастной структуры, носит не такой выраженный характер, как у леща, что связано с более стабильной величиной пополнения, объем которого в гораздо меньшей степени зависит от водности рек. В данном случае пополнение зависит, прежде всего, от количества зашедших на нерест производителей, что в свою очередь связано с интенсивностью промысла, и климатических условий во время нереста.

Зона Азовского моря, благоприятная для нагула плотвы, ограничена изогалиной 11‰. В ходе преобразования гидрологического режима, площадь доступных для нагула участков менялась от 15 тыс. км² в 1950-е гг., до 3,7 тыс. км² в маловодные 1970-е. В начальный период зарегулирования стока, когда численность популяции была высока, сокращение нагульного ареала привело к росту пищевой конкуренции и падению темпа роста. В условиях сохранения промысловой нагрузки это привело к снижению численности, что, в совокупности с последующим распреснением, вызвало увеличение нагульного ареала и рост репродуктивного потенциала популяции плотвы. Данное обстоятельство, наряду с нетребовательностью к условиям нереста, обеспечивает стабилизацию численности плотвы.

ВЫВОДЫ

1. Чешуя рекомендуется для использования в качестве возрастрестирующей структуры для особей младших возрастных групп леща (до трехлетнего возраста), для определения возраста рыб крупнее 28 см целесообразно использовать спилы лучей спинного плавника.

2. В ходе преобразования экосистемы Азовского моря менялась и роль воздействия различных факторов среды на популяции леща и плотвы. В современных условиях наибольшее влияние на динамику их стад оказывает водность р. Дон и соленость, определяющая площадь нагульного ареала и трофические условия.

3. Размерно-возрастная структура популяций леща и плотвы свидетельствует о крайне высокой промысловой нагрузке. Впервые нерестующие рыбы в отдельные годы составляют более половины всего запаса, а доля рыб более старших возрастов незначительна.

4. Величина пополнения леща Азовского моря в современный период обусловлена, в первую очередь, объемом и продолжительностью залиitia поймы, и в меньшей степени численностью производителей.

5. Флуктуации численности плотвы выражены гораздо слабее, чем у леща ввиду нетребовательности к условиям нереста. Размер пополнения плотвы более стабилен и в значительной степени зависит от численности производителей, а гидрологические условия оказывают меньшее влияние на динамику ее популяции.

6. Несмотря на достаточно низкую численность популяции плотвы в целом, могут возникать локальные скопления годовиков, где плотность рыб достаточно высока для развития вспышек заболеваемости.

7. Анализ абсолютных приростов и удельной скорости роста леща и плотвы в различные гидрологические периоды позволил установить увеличение скорости линейного роста в настоящее время по сравнению с рядом маловодных лет и повышенной солености.

8. Увеличение темпа роста характерно для младших возрастных групп леща. Данное обстоятельство связано с тем, что рыбы старших возрастных когорт не осваивают наиболее кормные участки собственно моря, хотя солевой режим этому не препятствует. Из-за слабой пищевой конкуренции рыбы не испытывают необходимости продвигаться к границам оптимальных условий солености.

9. Наблюдаются изменения в стратегии выживания популяции азовского леща и плотвы в сторону r-стратегии, что способствует увеличению воспроизводительной способности в условиях высокой смертности. Однако в виду меньшего числа нерестовых сезонов воспроизводство становится весьма уязвимым местом. Вследствие неблагоприятного гидрологического режима на нерестилищах в настоящее время, лещ не может реализовать свой возросший репродуктивный потенциал и численность его продолжает снижаться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаев Ю.И. Условия выживания молодой тарани в Бейсугском лимане после выпуска ее из нерестово-выростного хозяйства// Сб. аннотаций работ АзНИИРХа в 1960 г.- Ростов-на-Дону, 1961.- С. 72-73.

Абаев Ю.И., Богучарсков В.Т. Условия выживания молодежи тарани в Бейсугском лимане и пути улучшения воспроизводства в Бейсугском НВХ// Аннотации работ, выполненных АзНИИРХ по плану исслед. 1961 г.- Ростов-на-Дону, 1962.- С. 35-38.

Абаев Ю.И., Богучарсков В.Т. Условия выживания молодежи тарани в Бейсугском лимане и пути повышения эффективности работы Бейсугского нерестово-выростного хозяйства // Тр. АзНИИРХ.- 1963.- Вып. 6.- С. 119-125.

Абаев Ю.И., Крылова А.Г. О питании молодежи тарани в Бейсугском нерестилище и лимане // Тр. АзНИИРХ.- 1963.- Вып. 6.- С. 127-131.

Абраменко М.И.. Экологические и биологические закономерности пространственной динамики численности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в Понто-Каспийском регионе // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. - Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2001.- С.152 - 173.

Аведикова Т.М. Биологическое обоснование промысловой меры на азовскую тарань // Тр. ВНИРО.- 1974.- Т. 103.- С. 133-141.

Аведикова Т.М. О рациональной организации промысла азовской тарани // Рыбн. хоз-во.- 1972.- №4 - С. 10-12.

Аведикова Т.М. Основные закономерности формирования биомассы и продукции азовской тарани // Тр. ВНИРО.- 1975.- Т. 109.- С. 9-34.

Аведикова Т.М. Сезонные миграции тарани *Rutilus rutilus heckeli* (Nordmann) в прибрежной зоне Азовского моря // Вопр. ихтиологии.- 1969.- Т. 9.- Вып. 2 (55).- С. 318.

Агапов С.А. Особенности формирования запасов и регулирование промысла азовской тарани в 1996-1997 гг. // Основные проблемы рыбного

хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. Трудов (1996-1997).-Ростов-на-Дону, 1998.- С. 178-185.

Агапов С.А. Современное состояние популяции азовской тарани // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. Трудов (1993-1995) -Ростов-на-Дону:-Изд-во «Молот», 1997.- С. 200-204.

Агапов С.А. Структура популяции и особенности формирования запаса тарани Азовского моря в современный период. Автореф. дис. канд. биол. наук.- Ростов-на-Дону, 2003.- 24 с.

Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбоводства // Вопросы рыболовства.- 2001,- т. 2,- н.4(8),- С. 562-603.

Балыкин П.А. Уровень промысловой смертности рыб Азовского моря // Рыбное хозяйство.- 2014,- №2,- С. 41-44

Бойко Е.Г. Воспроизводство запаса донских судака и леща после зарегулирования его стока // Тр. АзНИИРХ.- 1960.- Вып. 1.- С. 287-340.

Бойко Е.Г. Методика определения возраста рыб по спилам плавников // Тр. АзЧерНИРО.- 1951.- Вып. 15.- С. 141-168 .

Бойко Е.Г. Определение возраста рыб по спилам плавников // Докл. Ак. Наук СССР.- 1946.- Т. LIII.- С. 487-488.

Бойко Е.Г. Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донских судака и леща // Тр. АзЧерНИРО.- 1951.- Вып. 15.- С. 17-27

Бретт Дж. Р. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983.- С. 275-339.

Брызгунова М.И. Пищевые взаимоотношения молоди судака *Lucioperca lucioperca* (L.), леща *Abramis brama* (L.) и малоценных рыб в низовьях Дона // Вопр. ихтиологии.- 1979.- Т. 19.- Вып.2.- С. 260-268.

Брызгунова М.И., Баскакова Т.Е., Гараткина Л. Эффективность естественного и искусственного воспроизводства донских судака и леща // Мат. Всес. научн. конф. по направлению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах.- Ростов-на-Дону, 1979.- С. 38.

Буслов А.В. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана.- 2009.- № 14.- С. 32-46.

Быховская–Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению.- М.: Наука, 1985.- 121 с.

Вдовенко Н.Е. Закономерности развития зоопланктона в водоемах НВХ Нижнего Дона при выращивании в них молоди леща // Тез. докл. Обл. научн. конф. по итогам работы АзНИИРХа 25 лет.- Ростов-на-Дону, 1983.- С. 130-131.

Воловик Г.С., Воловик С.П., Косолапов А.Е. Водные и биологические ресурсы Нижнего Дона: состояние и проблемы управления: монография.- Новочеркасск: СевКавНИИВХ, 2009.- 301 с.

Гаргопа Ю.М. Климатообусловленные и антропогенные изменения притока речных вод в Азовское море и гидрологических условий формирования его биоресурсов // Эколого-геогр. вестн. юга России.- 2000.- № 2.- С. 6-13.

Гаргопа Ю.М. Сопряженность крупномасштабных изменений биопродуктивности Азовского моря и гидрометеорологических условий ее формирования // Изв. вузов Сев.-Кавк. региона. Естеств. науки.- 2003.- № 2.- С. 78-82.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 5. Азовское море.- Л.: Гидрометеоздат, 1991.- 237 с.

Гривин А. Рыбный промысел в низовьях Дона // Донской вестник.- 1868.- № 17-20.

Дахно В.Д. Особенности биологии леща и тарани в условиях осолонения Пролетарского водохранилища // Тез. докл. научн. конф. по итогам работы АзНИИРХа в XI пятилетке.- Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1986.- С.98-100.

Дацко В.Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР.- М.: Изд-во АН СССР, 1959.- 272 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Периодика роста леща в водоемах разных широт и закладка годовых колец на чешуе и других регистрирующих структурах. Автореф. дис. канд. биол. наук.- М., 1975.- 26 с.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб.- М.: Наука, 2001.- 276 с.

Дементьева Т.Ф. Изменения в распределении и темпе роста леща в Азовском море перед зарегулированием стока р. Дон // Реконструкция рыбного хозяйства Азовского моря. М.: Пищепромиздат.- 1955.- Т.31.- С. 165-173.

Дмитриев Н.А. Лещ Азовского моря (биология и промысел) // Тр. Азово-Черноморской научн.-промысл. экспедиции. – 1931. – Вып. 6. – 104 с.

Дойников К.Г. Азовский лещ // Рыбное хозяйство. – 1939. - №7.

Дубинина В.Г., Домбровский Ю.А. Статистическое моделирование воспроизводства азовских судака и леща // Тр. ВНИРО.- 1975.- Т. 109.- С. 92-101.

Дьякова Г.П. Условия и результаты естественного размножения донских судака и леща в 1961 году // Аннотации работ, выполненных АзНИИРХ по плану исслед. 1961 г.- Ростов-на-Дону, 1962.- С. 15-16.

Дьякова Г.П. Биологическое обоснование сроков выпуска молоди леща из нерестово-выростных хозяйств дельты Дона// Тр. АзНИИРХ «Воспроизводство рыбных запасов в кубанских лиманах и на Дону».- 1960.- Вып.4.- С. 145-149.

Дьякова Г.П. Динамика биомассы и продукции азовского леща // Тр. ВНИРО. – 1975. - Т. 109. – С. 35-51.

Дьякова Г.П. Условия и результаты естественного размножения донских судака и леща в 1962 году // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных по плану исследований 1962 г.- Ростов-на-Дону, 1964 г.- С.79-80 .

Дьякова Г.П. Условия и результаты естественного размножения судака и леща в 1963 году // Сб. работ АзНИИРХ, выполненных в 1963 году.- Ростов-на-Дону, 1964.- С.28-29.

Желтенков М.В. Влияние плотности корма на интенсивность питания молоди леща // Тр. АзНИИРХ «Воспроизводство рыбных запасов в кубанских лиманах и на Дону».- 1960.- Вып.4.- С. 167-189.

Жердев Н.А. Состояние популяции азовской тарани в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. - Ростов-на-Дону, 2011. - С.63-67.

Жмурова Е.Х., Кравченко З.Н., Вдовенко Н.Е. Естественная репродуктивность лещевых водоемов донских нерестово-выростных хозяйств // Тез. докл. научн. конф., Ростов-на-Дону, 31 марта-2 апреля 1981 г. - Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 1981. - С. 56-58.

Жмурова Е.Х., Шуватова Т.Ф. Принципы отбора производителей леща и судака для рыбоводства по морфофизиологическим показателям // Тез. докл. Обл. научн. конф. по итогам работ АзНИИРХ за 25 лет. - Ростов-на-Дону, 1983. - С. 144-146.

Зайдинер Ю. И., Попова Л. В. Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азовского бассейна и прилежащих участков Черного моря (1960-1990 гг.) // Статистический сборник. - Санкт-Петербург, 1993. - С. 72-83.

Зайдинер Ю. И., Попова Л. В. Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азовского бассейна и прилежащих участков Черного моря (1990-1995 гг.) // Статистический сборник. - Ростов-на-Дону. - 1997. - С. 58-87.

Зайдинер Ю. И., Попова Л. В. Уловы рыб и нерыбных объектов рыбохозяйственными организациями Азовского бассейна и прилежащих участков Черного моря (1995-2000 гг.) // Статистический сборник. - Ростов-на-Дону. - 2002. - С. 38-49.

Заика М.С. Влияние агробиологических мероприятий на кормовую базу молоди судака и леща в водоемах Узякского нерестово-выростного хозяйства // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных по плану исследований 1962 г. - Ростов-на-Дону, 1964 г. - С.196-197.

Заика М.С., Круподер О.С. Условия и результаты выращивания молоди судака и леща в Узякском НВХ в 1963 году // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных в 1963 году. - Ростов-на-Дону, 1964. - С.91-92.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР.- М.: Изд-во АН СССР, 1963.- 740 с.

Иванченко И. Н. Формирование запасов и промысловое изъятие донского леща в современных условиях // Сборник науч. трудов АЗНИИРХ, - г. Ростов-на-Дону: «Медиа-Пресс», 2005. - С. 171-178.

Иванченко И.Н. Промысел и условия обитания леща (*Abramis brama* L) в Азово-Донском бассейне // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна.- Ростов-на-Дону, 2014,- С. 90-102.

Иванченко И.Н. Промысловое значение леща в Азовском море // Тез. Обл. научн. конф. по итогам работ АЗНИИРХ за 25 лет.- Ростов-на-Дону, 1983.- С. 45-46.

Иванченко И.Н. Условия обитания и интенсивность промыслового использования популяции леща // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азовского бассейна.- Ростов-на-Дону, 1996,- С. 181-183.

Иванченко И.Н., Чепурная Т.А. Состояние запаса донской популяции полупроходного леща в период 2008-2009 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна.- Ростов-на-Дону, 2011.- С. 67-74.

Иванченко И. Н. Динамика роста леща в условиях преобразования экосистемы Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сборник научных трудов (2005-2006 г).- Ростов-на-Дону: Медиа-Пресс, 2006.- С. 207–215.

Иванченко И. Н. Формирование запасов и промысловое изъятие донского леща в современных условиях // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сборник научных трудов (2004-2005 г).- Ростов-на-Дону: Медиа-Пресс, 2005.- С. 171–178.

Косолапов А.Е., Кувалкин А.В., Воловик С.П. и др. Водное хозяйство бассейна Азовского моря.- Новочеркасск: Изд-во НГМА, 2001.- 226 с.

Косолапов А.Е., Янгулова Н.А., Хорунженко А.И. Современный водохозяйственный баланс бассейна р. Дон // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление (Спецвыпуск).- 2003.- С. 50-57.

Кривобок М.Н., Дьякова Г.П. Использование кормовой базы молодью сазана и леща в нерестово-выростных хозяйствах // Тр. ВНИРО.- 1956.- Т. 32.- С. 129-146.

Крылова А.Г. Состояние кормовой базы и питание молоди судака и тарани в Ахтарском нерестово-выростном хозяйстве // Тр. АзНИИРХ.- 1963.- Вып. 6.- С. 133-142.

Кукса В.И. Гаргопа Ю.М. Современная оценка гидрологических условий формирования биопродуктивности Азовского моря // Вод. ресурсы.- 2004.- Т. 31,- № 4.- С. 489-497.

Куприй Л.А. Скот молоди судака и тарани из Ахтарско-Гривенских лиманов в 1961 году // Аннотации работ, выполненных АзНИИРХ по плану исслед. 1961 г.- Ростов-на-Дону, 1962.- С. 33-34.

Куцын Д.Н. Видовой состав ихтиофауны восточной части Таганрогского залива и дельты Дона по результатам весенне-летних наблюдений 2011 г. // Экосистемные исследования среды и биоты Азовского бассейна. – Ростов-на-Дону, 2012, - С. 177-188.

Куцын Д.Н. Иванченко И.Н. Сравнительный анализ результатов определения возраста азовского леща (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) по различным регистрирующим структурам. Вестник ЮНЦ РАН.- 2014.- Т. 10.- № 2.- С. 59-64.

Куцын Д.Н. Структура нерестового стада и темпы роста азовской тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordmann, 1840) восточной части Таганрогского залива. Вестник АГТУ: Рыбное хозяйство.- 2013.- № 3.- С. 46-54.

Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла.- М.: Наука, 1971.- 173 с.

Лапин Ю.Е. О сезонном росте рыб и некоторых особенностях роста чешуи // Теоретические основы рыбоводства.- М.: Наука, 1965.- С. 215-219.

Лужняк В.А., Корнеев А.А. Современная ихтиофауна бассейна Нижнего Дона в условиях антропогенного преобразования стока // Вопросы ихтиологии.- 2006.- Т. 46.- №4.- С.503 - 511.

Лужняк В.А., Старцев А.В. Виды-вселенцы и их роль в ихтиоценозах исследуемого района // Ихтиофауна Азово-Донского и Волго-Каспийского бассейнов и методы ее сохранения / Под общ. ред. акад. Г.Г. Матишова.- Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2009.- С.58 - 78.

Макаров Э.В. Условия и результаты естественного размножения донских судака и леща в 1960 г.// Сб. аннотаций работ АзНИИРХа в 1960 г.- Ростов-на-Дону, 1961.- С. 39-40

Макеева А.П., Никольский Г.В. Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции // Теоретические основы рыболовства.- М., 1965.- С. 53-72.

Матишов Г.Г., Абраменко М.И., Гаргопа Ю.М., Буфетова М.В. Новейшие экологические феномены в Азовском море (вторая половина XX века).- Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003.- Т. V.- 441 с.

Матишов Г.Г., Балыкин П.А., Карпенко В.И. Большие морские экосистемы России: западная часть Берингова моря // Вестник Южного научного центра, 2009.- т. 5.- № 2.- С. 49-57.

Матишов Г.Г., Гаргопа Ю.М. Современные особенности гидрометеорологических условий формирования биопродуктивности Азовского моря // Докл. РАН. 2003.- Т. 389.- №4. География.- С. 535-537.

Матишов Г.Г., Гаргопа Ю.М., Бердников С.В., Дженюк С.Л. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море.- М.: Наука, 2006.- 304 с.

Матишов Г.Г., Казарникова А.В., Куцын Д.Н. Вспышка численности плероцеркоидов *Digamma interrupta* у азовской тарани *Rutilus rutilus heckeli* // Вестник Южного научного центра РАН.- 2013.- Т. 9.- № 1.- С. 53-60.

Матишов Г.Г., Шохин И.В., Набоженко М.В., Польшин В.В. Многолетние изменения донных сообществ Азовского моря в связи с характером

осадконакопления и гидрологическим режимом // Океанология.- Т. 48.- № 3. 2008.- С. 425-435.

Мейен В. А. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб // Изв. АН СССР.- Сер. биол. – 1939. – №. 3. – С. 389-420.

Мельникова Е.Б. Определение коэффициентов уравнения роста Бергаланфи при отсутствии регулярных измерений // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: материалы XXVIII международной конференции, 5 - 8 октября 2009 г.- С. 353-356.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. О годовых изменениях в бентосе Таганрогского залива // Зоологический журнал.- 1939.- Т. 18.- № 6.- С. 989-1009.

Мусселиус В.А. и др. Лабораторный практикум по болезням рыб. Под ред.- М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983.- 296 с.

Набоженко М.В. Двустворчатые моллюски (Mollusca, Bivalvia) Таганрогского залива // Материалы XII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, апрель 2004 г.).- Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2004.- С. 69-74.

Низова Г.А., Сыроватка Н.И. Гельминты промысловых рыб Азовского бассейна, их эпизоотическое и эпидемиологическое значение // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сборник научных трудов (1998-1999 гг.). АзНИИРХ.- Ростов-на-Дону: БКИ, 2000.- С.176-183.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб.- М.: Наука, 1974.- 448 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб. Под ред. О.Н.Бауера. Л.: Наука, 1987.- Т. 3.- 583 с.

Петров В.В., Петрушевский Т.К. Материалы по структуре чешуи сазана // Изв. отд. прикл. ихтиологии.- 1929.- Т. 9, вып. 3.- С.274-281.

Петрова Е.Г. О некоторых особенностях роста азовского леща // Вопросы ихтиол, 1969.- Т.9, вып.5.- с. 953-956.

Дьякова Г.П. О половом созревании азовского леща в условиях зарегулированного стока Дона // Труды Всесоюзного научно-исследовательского

института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).- М.: Пищепромиздат, 1971.- Т. 36/6.- С. 103-111.

Подушка С.Б. О причинах вспышки численности серебряного карася // Научно-технический бюллетень лаборатории ихтиологии ИНЭНКО.- 2004.- № 8.- С.5 - 15.

Польшин В.В. Закономерности формирования современных донных отложений Азовского моря. Диссертация на соискание ученой степени кандидата географических наук / Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук.- Ростов-на-Дону, 2010.- 151 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб.- М.: Пищевая промышленность,- 1966.- 376 с.

Прокопенко Е.И. Характеристика химического состава грунтов Азовского моря и Таганрогского залива // Аннотации работ Азовского НИИ озерного и речного рыбного хозяйства.- Ростов-на-Дону, 1964.- С. 38-39.

Пряхин Ю.В. Об акклиматизации пиленгаса в Азовском море. Биология и промысловое использование // Комплексный мониторинг среды и биоты Азовского бассейна.- Апатиты: ММБИ КНЦ РАН, 2004.- Т. 6.- С. 177 - 192.

Размашкин Д.А., Ширшов В.Я. Диграмоз карася и его профилактика в товарных озерных хозяйствах. Экспресс-информации // Рыб. хоз-во, серия Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов.- М.- 1980.- 355с.

Размашкин Д.А., Ширшов В.Я., Осипов А.С. Паразитофауна карася серебряного и карася золотого озер Тюменской области // Сб. научн. тр.Л.- 1984.- 226 с.

Решетникова А.В. Паразитофауна и заболевания рыб Цимлянского водохранилища // Труды Волгоградского отд. ГосНИОРХ, 1965.- Вып.1.- С.201 - 204.

Решетникова А.В. Паразитофауна молоди рыб Цимлянского водохранилища // Тр. Волгоградского отделения ГосНИОРХа, 1967.- N 3.- С.186 - 205.

Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб.- М.: Пищ. пром-сть.- 1979.- 408 с.

Романычева О.Д. Опыт выращивания молоди судака и леща в нерестово-выростных хозяйствах Дона // Тр. АзНИИРХ "промышленное разведение рыб на Дону".- 1960.- Вып.3.- С. 5-24.

Селиванова Е.В., Студеникина Е.И. Питание бентосоядных рыб и обеспеченность их кормом в настоящий период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: сборник научных трудов (2000-2001 гг.). – М.: Пищепромиздат, 2002.- С. 359-361.

Смирнов А.Н. Некоторые данные по распределению тарани, рыбака и шемаи в Азовском море // Докл. Акад. наук Азерб. ССР.- 1947.- № 3.- С. 129-132.

Смирнова К.В. Паразитофауна рыб Цимлянского и Манычских водохранилищ. Учеб. зап. Ростов. ун-та. 1959.- Т. 58.- Вып.4.- С. 103-115.

Сорокина В.В., Ивлиева О.В., Лурье П.М. Естественные и антропогенные изменения стока на устьевых участках рек Дон и Кубань во второй половине XX века // Вестник южного научного центра РАН.- 2006.- Т. 2.- № 2.- С. 54-64.

Спичак М.К. Современный и будущий режим и продуктивность Азовского моря. Дис. ... канд. географ. Наук.- Ростов-на-Дону: Ростовский госуниверситет, 1964.- 335 с.

Старцев А. В., Казарникова А.В., Шестаковская Е.В., Стрижакова Т.В., Безгатчина Т.В., Каменцева О.М. Результаты ихтиологических наблюдений в восточной части Таганрогского залива и дельте Дона / Под общ. ред. акад. Г.Г. Матишова.- Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2010.- 96 с.

Суханова Е.Р., Крылова А.Г. Влияние смены солености на биологию лиманов и воспроизводство в них судака и тарани // Сб. аннотаций работ АзНИИРХа в 1960 г.- Ростов-на-Дону, 1961.- С. 75-77.

Сыроватская Н.И. Биология размножения леща и судака // Мат. научн. конф., посвящ. 80-летию РГУ.- 1949.- Вып. 1.- С.133-134 .

Сыроватская Н.И. Материалы к биологическому обоснованию воспроизводства леща и судака в условиях Волго-Дона // Уч. зап. РГУ.- 1952.-Т. 18.- С.111-158

Сыроватская Н.И. О влиянии низких температур на размножение донского леща // Докл. АН СССР, нов. сер.- 1950.- Т.LXX.- № 1.- С. 973- 976 .

Сыроватская Н.И. О типе икротетания донского леща // Докл. АН СССР., нов. сер.- 1949.- Т. XVI.- № 8.- С. 1001-1004.

Сыроватский И.Я. Материалы по экологии размножения леща и судака на Дону // Работы Доно-Куб. научн. рыбохоз. станции.- Вып. 6.- Ростов-на- Дону, 1940.- С. 49-83.

Сыроватский И.Я. Миграции тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordm.) в Азовском море // Зоологич. ж.- 1949.- Т. XXVIII.- Вып. 2.- С. 157-164.

Сыроватский И.Я. Промысел азовской тарани и колебания ее запасов // Рыбн. хоз-во.- 1938.- № 2.- С. 3-6 .

Тевяшова О.Е., Шехов А.Г. Проверка эффективности совместного выращивания молоди судака и леща с товарным карпом в водоемах Донских НВХ // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных по плану исследований 1962 г. - Ростов-на-Дону, 1964 г.- С.198-199 .

Теплова Е.П. Условия и эффективность размножения судака и тарани в кубанских лиманах в 1961 году // Аннотации работ, выполненных АзНИИРХ по плану исслед. 1961 г.- Ростов-на-Дону, 1962.- С. 29-30.

Тимофеев И.Н. Материалы по росту азовского леща // Методика исследований по динамике численности рыб. М.: Пищепромиздат.- 1964.- Т. 50. С. 163-177.

Тимофеев И.Н. Обоснование промысловой меры азовского леща // Воспроизводство рыбных запасов Азовского моря.- М.: Пищепромиздат. 1962.- В. 5.- С. 24-33.

Фетисова Л.Д. Оценка условий и эффективности размножения судака и тарани в Жестерских и Куликовско-Курчанских лиманах // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных в 1963 году.- Ростов-на-Дону,- 1964.- С. 53-56.

Фетисова Л.Д. Условия и эффективность размножения судака и тарани в Жестерских лиманах // Сб. аннотаций работ АзНИИРХ, выполненных по плану исследований 1962 г.- Ростов-на-Дону, 1964 г.- С.71-72 .

Цуникова Е.П. Эффективность размножения тарани в Ахтарско-Гривенских лиманах // Тр. АЗНИИРХ.- 1966.- Вып. 9.- С. 63-74.

Цуникова Е.П. Биологические основы воспроизводства тарани в кубанских лиманах: Автореф. дисс...к.б.н. – Днепропетровск, 1968.- 19 с.

Цуникова Е.П. Воспроизводство судака и тарани в Азово-Кубанском районе // Ресурсы живой ихтиофауны.- Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ,- 1980.- С. 228-235.

Цуникова Е.П. Оценка условий и эффективности размножения судака и тарани в Ахтарско-Гривенских лиманах в 1963 году // Сб. аннотаций работ АЗНИИРХ, выполненных в 1963 году.- Ростов-на-Дону, 1964.- С.47-49.

Цуникова Е.П., Попова Т.М., Ищенко И.Н., Яценко И.В. Условия и объемы воспроизводства судака и тарани на естественных кубанских нерестилищах // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. Трудов (1996-1997).- Ростов-на-Дону, 1998.- С. 247-256.

Цуникова Е.П., Попова Т.М., Ищенко И.Н., Яценко И.В. Состояние воспроизводства судака и тарани в Азово-Кубанском районе // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. Трудов (1993-1995).- Ростов-на-Дону: Изд-во «Молот», 1997.- С. 225-235.

Цуникова Е.П., Порошина Е.А., Нефедова Е.А. Современное состояние водоемов Ейского НВХ и результаты размножения в них полупроходных рыб Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна: Сборник научных трудов (2004-2005 гг.).- Ростов-на-Дону, 2006. - С. 328-342.

Чихачев А.С., Егоров А.В. Видовой состав ихтиофауны водоемов Ростовской области // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки.- 2009.- №6.- С.73 – 78.

Чугунов Н.Л. Определение возраста и темпа роста рыб по костям // Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб / Под ред. Ф.И. Баранова, А.И. Березовского. Красноярск, 1926.- С. 1-16.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб.- М.: Изд-во АН СССР, 1959.- 164 с.

Шестаковская Е.В., Стрижакова Т.В., Низова Г.А., Казарникова А.В., Подзорова А.А., Ахметова Б.А. Оценка эпизоотического состояния популяции основных промысловых рыб Азовского бассейна. Сб. науч. тр. АзНИИРХа (1996-1997).- Ростов-на-Дону, 1998.- С.454-460.

Шикломанов И.А. Антропогенные изменения водности рек.- Л.: Гидрометеиздат, 1979.- 302 с.

Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных.- М.: Биомедгиз, 1935.- С. 8-60.

Шохин И.В., Набоженко М.В., Сарвилина С.В., Титова Е.П., Современное состояние и закономерности распределения донных сообществ Таганрогского залива // Океанология.- 2006.- Т. 46.- №3.- С. 432-441.

Bertalanffy L. Basic concepts in quantitative biology of metabolism // Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen.- 1964.- V. 9.- № 1 – 4.- P. 5 – 37.

Irie T. The growth of fish otolith // Ibid.- 1960.- Vol. 3.- P. 203-221.

Irie T., Yokoyama T., Yamada T. Calcification of fish otolith caused by food and water // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.- 1967.- Vol. 1,- N 7.- P. 3-6.

Kyle H.M. Uber die Entstehung und Bildung der Hartsubstanz bei Fishen // Ztschr. Mikrosk. anat. Forsch.- 1927.- Bd. 9.- S. 317-384.

Lea E. Further studies concerning the methods of calculation the growth of herring // Ibid.- 1913.- N 66.

McLean F.C., Urist M.R. Bone. Fundamental of the physiology of skeletal tissue. 3rd ed.- Chicago: Univ. of Chicago press, 1968.- Vol. 3.- 314 p.

Neave F. The development of the scale of Salmo // Trans. Roy. Soc. Canada.- 1936.- Ser. 3.- Vol. 30,- sect. 5.- P. 55-72.

Wallin O. On the structure and developmental physiology of the scale of fishes // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm.- 1957.- N 38.- P. 385-447.

Waterman R.E. Fine structure of scale development in the teleost, *Brachidanio rerio* // *Anat. Rec.*- 1970.- Vol. 168,- N 3.- P. 361-379.

Winge O. On the value of the rings in the scales of the cod as a mean of age determination illustrated by marking experiments // *Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders. Ser. Fisk.*- 1915.- Vol. 4,- N 8.- P. 1-21.

Yamado J. On the feature of scales developed in the regenerated skin of the goldfish, with special reference to the formation of their concentric rings // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*- 1964.- Vol. 14.