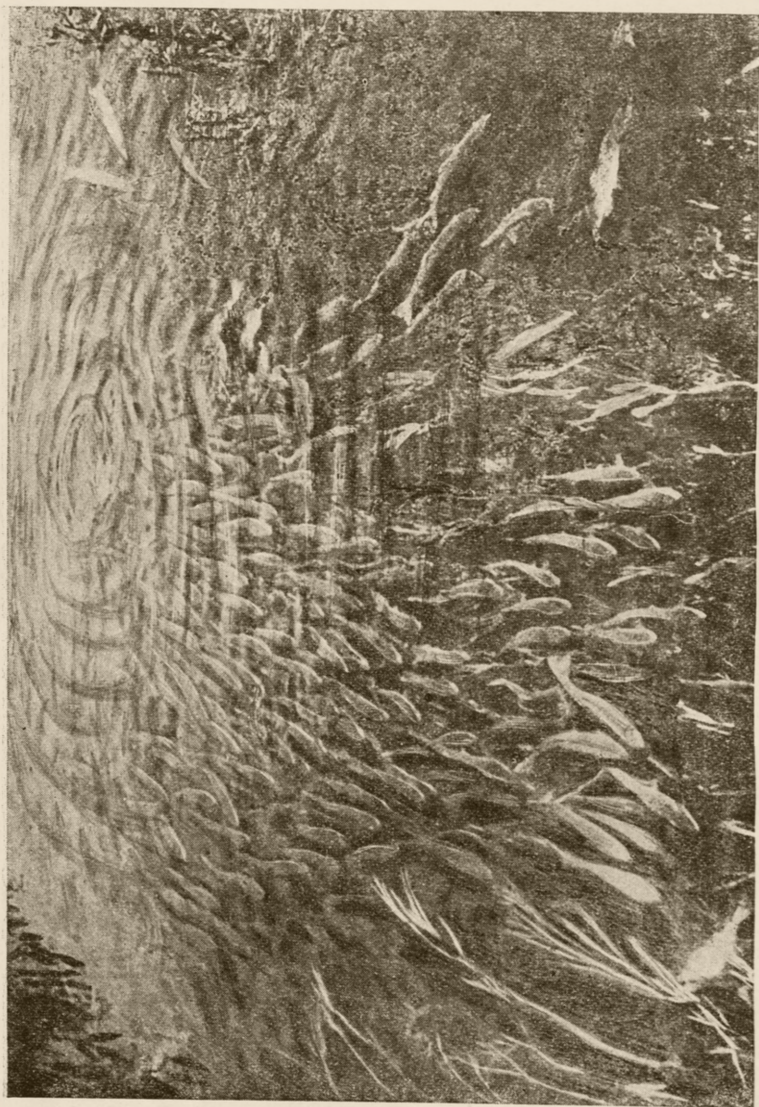


П. Ю. ШМИДТ

МИГРАЦИИ
РЫБ



ОГИЗ • БИОМЕДИЦИЗ • 1936



• Ход горбуши в протоке реки Кихчик (западный берег Камчатки) в августе 1934 г.
(по фотографии К. И. Панина).

Проф. П. Ю. ШМИДТ

МИГРАЦИИ РЫБ

С 76 рисунками в тексте



ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА — ЛЕНИНГРАД
1936

Миграции рыб, т. е. вызываемые различными причинами закономерные передвижения их, принадлежат к наиболее сложным и интересным биологическим явлениям. Изучение этих явлений имеет и огромное практическое значение, вследствие того, что крупный рыбный промысел почти всецело основан на использовании миграций. В книге проф. Шмидта в популярной форме изложено современное состояние знаний о причинах и путях миграций рыб, главным образом применительно к морям СССР.



8650

ОТ АВТОРА

Вопрос о миграции рыб — о самом важном явлении их биологии — значительно продвинул вперед за последние десятилетия трудами многочисленных ученых как на Западе, так и у нас, и сейчас уже возможно сделать некоторые обобщения. Настоящая книга не дает полной сводки всего, что нам известно о миграциях рыб, — для этого имевшийся в моем распоряжении объем книги был слишком недостаточен; к тому же в настоящее время существуют уже три сводки в научной литературе (Meek, 1916; Roule, 1929; Scheuring, 1929, 1930), и последняя из них очень полна и содержательна. Моим намерением было на немногих примерах миграций наиболее изученных и важных в промысловом отношении рыб познакомить читателя с современным положением вопроса. Я старался осветить этот вопрос с общебиологической стороны и притом не мог удержаться, чтобы не высказать и некоторых собственных мыслей о влиянии причин исторического характера на образование миграций рыб. Мне кажется, что эти взгляды могут быть полезны в качестве рабочих гипотез для будущих исследователей и могут направить внимание их на область, которая до сих пор почти не затрагивалась. Помимо использования всей имевшейся в моем распоряжении литературы, русской и иностранной, я имел возможность воспользоваться и некоторыми неопубликованными материалами по Тихому океану. От приведения полного списка всей существующей литературы по миграциям рыб пришлось отказаться ввиду его громоздкости, — у Шейринга он занимает 60 страниц и должен был бы быть пополнен еще новейшей и русской литературой. Мною приводится лишь список цитированной литературы, но

он содержит все основные работы по миграциям тех рыб, которые затрагиваются в тексте.

В заключение я считаю своим приятным долгом высказать глубокую признательность Л. С. Бергу, В. К. Есипову, А. Н. Световидову и другим коллегам-ихтиологам, помогавшим мне советами и предоставлением литературы. К. И. Панину я очень благодарен за предоставление двух интересных фотографий.

Ленинград, 26 февраля 1936 г.

СОДЕРЖАНИЕ

	<i>Стр.</i>
От автора	3
Введение. Движение и миграции.	7
Движение как одно из основных явлений жизни.—Роль движения в индивидуальной жизни животного и в эволюции.—Движения ненаправленные и направленные—миграции.—Распространение миграций в животном царстве.—Миграции рыб и приспособление к ним последних.—Изучение миграций рыб.—Классификация миграций.	
Глава I. Миграции пелагических рыб	22
Особенности пелагической области моря.—Миграции сельди.—Образ жизни морской сельди.—Изучение миграций сельди.—Расы морской сельди по Гейнке.—Современные взгляды на распределение сельди в северных морях.—Миграции норвежских сельдей.—Миграции сельдей Немецкого моря.—Годовые колебания в количестве сельди.—Исторические причины миграции сельди.—Морская сельдь мурманских вод и изучение ее миграций.—Беломорские сельди.—Тихоокеанская сельдь, ее распространение и изучение.—Расы и миграции сельди в Японском и Охотском морях.—Речные и солоноватоводные сельди.—Сельди Черного и Каспийского морей.—Каспийские сельди и их миграции.—Миграции шпрота, кильки и сардинки.—Миграции японской сардинки-иваси.—Макрелевые и их миграции.—Миграции тунца.—Общий взгляд на миграции пелагических рыб.	
Глава II. Миграции донных рыб	110
Особенности жизни донных рыб.—Атлантическая треска и ее распространение.—Мурманская треска и вопрос о ее расах.—Образ жизни трески и ее миграции в Атлантическом океане и в Немецком море.—Миграции мурманской трески.—Миграции гренландской трески.—Исторические причины миграций.—Тихоокеанская треска, ее распространение и миграции.—Миграции пикши в атлантических водах.—Миграции других тресковых.—Строение и образ жизни камбал.—Морская камбала, ее жизнь и миграции в атлантических водах.—Речная камбала, ее жизнь и миграции.—Тихоокеанские камбалы и их миграции.—Общий взгляд на миграции камбал.	

Глава III. Миграции проходных рыб 164

Особенности жизни проходных рыб.—Проходные сельди и их миграции.—Севрюга, ее жизнь и миграции.—Миграции куринской севрюги и их связь с внешними условиями.—Миграции осетра, белуги, шипа и стерляди.—Лососевые и их жизнь.—Обыкновенный лосось и родственные ему формы.—Тихоокеанские лососи и их особенности.—Кета, ее жизнь и миграции.—Миграции летней и осенней кеты.—Брачный наряд.—Нерест, икрометание и жизнь мальков кеты.—Миграции горбуши и ее особенности.—Миграции нерки.—Дополни ельные и недоразвитые самцы.—Миграции кижуча.—Миграции чавычи.—Миграции обыкновенного лосося (семги) в реках Западной Европы и нашего Севера.—„Яровые“ и „озимые“ лососи — Нерест, икрометание, обратный скат в море и развитие мальков лосося.—Пресноводные формы лосося.—Внешние и внутренние причины миграций лосося.—Происхождение лососей и исторические причины.—Происхождение „яровых“ и „озимых“ форм.—Происхождение однократных и многократных миграций лососей.

Глава IV. Миграции пресноводных рыб 260

Происхождение пресноводных рыб и особенности их жизни.—Миграции озерных рыб.—Миграции рыб Ладожского озера.—Миграции речных рыб.—Миграции рыб низовьев и дельты Волги.—Миграции настоящих речных рыб.—Миграции проходных и полупроходных рыб.—Миграции пресноводных полупроходных рыб.—Миграции сазана, леща, воблы и других рыб.—Общий взгляд на миграции пресноводных рыб.—Миграции речного угря.—Жизнь угря в реке.—Спуск угря в море.—Открытие лептоцефалов.—Исследования Иоганна Шмидта, посвященные вопросу о размножении угря.—Открытие места нереста угря.—Развитие американского угря.—Внешние условия и нахождение угрем пути к месту нереста.—Гипотезы об образовании места нереста угря.—Угорь и теория Вегенера.—Влияние ледникового периода на образование миграционных путей угря.

Глава V. Миграции и среда 296

Внешняя среда и пассивная миграция.—Влияние течений, приливов и отливов на миграции. Соленость морской воды и миграции.—Содержание газов и миграции.—Предположения о влиянии космических причин на жизнь рыб и миграции.—Внутренние факторы миграций.—Миграционный инстинкт.—Влияние причин исторического характера на формирование миграций.—Заключение.

Алфавитный список цитированной литературы	311
Указатель названий рыб	319
Указатель латинских названий	323
Указатель имен авторов	326

ВВЕДЕНИЕ

ДВИЖЕНИЕ И МИГРАЦИИ

Движение — одно из основных явлений жизни. Мы часто бываем склонны считать его даже главным признаком жизни и определять по присутствию или отсутствию движения, имеем ли перед собою живое или мертвое существо. При этом иногда можем впасть и в ошибку, — в те или иные периоды своей жизни живое существо может находиться в неподвижном состоянии. Гораздо более правильным критерием для определения жизни может служить обмен веществ: каждое живое существо всегда проявляет способность воспринимать из окружающей среды различные вещества — твердые, жидкие или газообразные, — перерабатывать их внутри себя, строить из них свой организм и выделять наружу продукты переработки. За счет накопления этих веществ в организме происходит рост и размножение живого существа, а за счет той энергии, которая выделяется при происходящих в организме химических превращениях, — создается движение, выделение тепла и другие проявления жизни.

Движение, следовательно, возникает за счет обмена веществ, но, с другой стороны, у животных и обмен веществ не может происходить без движения, — ведь для питания животных требуются органические вещества, вырабатываемые в живых растениях или в теле других животных, а эти растения и животные рассеяны в пространстве, и надо преодолеть некоторое расстояние, чтобы их найти и ими овладеть, — иначе говоря, необходимо двигаться, отыскивать, добывать себе пищу. Таким образом у животных движение является основной потребностью организма и составляет необходимое условие его существования.

Имеется впрочем еще одна сторона жизни, неукоснительно требующая подвижности, — это половое размножение. В нем участвуют две особи — мужская и женская, — для того чтобы осуществилось размножение, они должны встретиться в пространстве, найти друг друга. Точно так же и в процессе оплодотворения одна половая клетка, мужская, должна быть подвижной, чтобы иметь возможность найти женскую неподвижную клетку. Наконец, биологически чрезвычайно важным моментом является участие движения в расселении потомства. Если бы в результате размножения появилось неподвижное потомство, скопляющееся в одном месте, оно было бы обречено на гибель из-за перенаселения и недостатка пищи. Потому обыкновенно на той или иной стадии развития молодые особи обладают часто даже большею подвижностью, чем во взрослом состоянии, — они расселяются, завоевывают пространство, попадают в новые области.

В животном царстве движение связано, следовательно, с целым рядом в высшей степени важных биологических моментов, и неудивительно, что оно играет существенную роль в борьбе за существование. Животные, движущиеся более быстро, лучше управляющие своими движениями и способные к движениям более сложным и разнообразным, скорее могут найти себе пищу, лучше могут избежать опасности, уйти от неблагоприятных условий, найти партнера при размножении. Вполне естественно, что совершенствование движения должно было лечь в основу прогресса животного царства при его эволюции.

На самом деле, мы видим, что все главнейшие этапы в эволюции животного царства были так или иначе связаны с усовершенствованием способов передвижения, и те группы животных, которые вырабатывали наилучшие органы и средства передвижения, оказывались победителями в жизненной борьбе и получали широкое распространение. Так превращение одноклеточных организмов в многоклеточные было связано, без сомнения, с улучшением передвижения, так как при этом суммировались действия жгутиков или ресничек всех клеток, образующих наружный слой многоклеточного организма. Возникновение таких

животных с метамерным, членистым телом, как кольчатые черви, вероятно было связано с крупным прогрессом в плавании при помощи изгибов этого сегментированного тела. Образование у членистых животных членистых же конечностей, создавшее тип членистоногих, явилось дальнейшим усовершенствованием передвижения в воде, на дне и на суше, так как этот тип конечностей оказался чрезвычайно удобоприспособляемым к самым разнообразным способам передвижения. Выработка у сухопутных членистоногих крыльев, которые позволили отделиться от поверхности земли со всеми ее опасностями и переноситься на далекие расстояния самым быстрым и совершенным способом, дала возможность насекомым одержать верх над всеми остальными членистоногими и завоевать сушу. Наконец и образование у водных метамерных животных сперва хорды (спинной струны), затем позвоночника было связано с прогрессом передвижения: эта основная ось скелета дала точки опоры и приложения сил огромному количеству мышц, которые превратили все тело в мощный орган движения. Эластичность хорды у хордовых и у примитивных позвоночных способствовала у них выработке движения с помощью волнообразных изгибов тела, отталкивающихся от воды при плавании. По мере совершенствования скелета и плавников плавание прогрессировало и достигало той степени совершенства, которую мы в настоящее время наблюдаем у рыб.

Следует отметить, что прогресс в развитии органов и способов передвижения связан всегда с развитием и усложнением нервной системы и органов чувств, так как движение тесно объединено с чувствительностью или раздражимостью. Степень развития нервной системы уже потому стоит в прямой зависимости от развития органов движения, что она снабжает их нервами, которые вызывают их действие — сокращение мышц и их расслабление. Кроме того основная задача нервной системы — связывать раздражения, получаемые органами чувств, с деятельностью органов движения и таким способом направлять и регулировать эту деятельность. Само движение живого существа получает смысл только при участии органов чувств: без них оно не

могло бы привести к цели и было бы скорее вредным, чем полезным. Чем быстрее и разнообразнее движения животного, тем лучше и совершеннее должны быть устроены его органы зрения, слуха и обоняния (или химического чувства), чтобы ориентироваться в окружающей среде.

Связь между движением и раздражением, вызываемым органами чувств и нервной системой, настолько тесна, что в сущности все движения являются рефлекторными, т. е. вызванными либо раздражениями внешней среды, либо раздражениями внутренними. Последние обуславливаются различными состояниями, создающимися в организме животного из-за голода, недостатка кислорода, действия половых гормонов и т. п. Существуют ли у животных произвольные движения, трудно бывает решить. Предположить таковые можно только у животных с высокой организацией и со сложной нервной системой, приближающейся к человеческой.

Как и вся жизнедеятельность животного, движения его специфичны, т. е. свойственны данному виду или даже той или иной внутривидовой группе, живущей в одинаковых условиях. Способность к производству тех или иных комплексов движений в определенной последовательности, в зависимости от возраста, под влиянием тех или иных внешних или внутренних раздражений, передается по наследству от одного поколения животных другому. Вместе с тем, подобно всем остальным жизненным явлениям, движение направлено к двум основным и главным целям: к сохранению особи и к сохранению вида. К первой цели направлены все движения, связанные с питанием, с удалением от неблагоприятных для жизни условий и от угрожающих жизни врагов; для сохранения же вида служат все движения, связанные с размножением, развитием и расселением. Впрочем резкой границы между этими двумя группами движений провести нельзя, так как от сохранности особи зависит и сохранность вида и обе задачи сливаются.

Если рассмотреть ближе движения животных, связанные с их перемещением в пространстве — все равно, в воде, на дне, на суше или в воздухе, — то можно раз-

личить две группы таких движений. В первом случае животные перемещаются вне связи с определенным пространством, направлением в нем и временем, перемещаются под влиянием непостоянных и случайных изменений условий среды, в поисках пищи, убегая от преследования врагов и т. п., — эти передвижения можно назвать ненаправленными. Вторая группа передвижений совершается в известном порядке и в определенном направлении в пространстве, притом периодически повторяется в связи с известными временами года или теми или иными внешними условиями, — это передвижения направленные, или миграции. Такие перемещения происходят уже не случайно, в зависимости от конъюнктуры данного момента, а выражают известную закономерность, закрепляются у каждого вида или группы животных наследственностью и составляют характерную особенность данной группы подобно способам питания, размножения и т. п.

Следует, впрочем, отметить, что не всегда легко провести резкую границу между ненаправленными передвижениями животных и миграциями и что часто различия между ними до некоторой степени количественны. Так, например, одни из наших птиц отлетают на зиму в тропические страны, совершая огромное путешествие, которое весной повторяется в обратном направлении; другие — делают меньший путь, перелетая лишь на берега Черного или Каспийского моря; третьи, наконец, остаются там, где жили летом, и совершают небольшие перелеты в поисках пищи, т. е. проявляют ненаправленные передвижения. Во всех случаях, однако, передвижения птиц преследуют одну и ту же цель — тем или иным способом пропитаться как-нибудь зимою до периода размножения.

Не подлежит сомнению, что миграции филогенетически возникли из ненаправленных перемещений животных. Благодаря тем или другим специальным условиям перемещения удлинились, получили ту или иную направленность и сделались периодическими. Так как они создавали известные выгоды для данной группы животных, то они были затем закреплены подбором и наследственностью и стали закономерными.

Таким образом можно сказать, что перемещения животных достигают известного совершенства.

Само собою разумеется, что миграции могут вырабатываться только в тех группах животного царства, которые обладают хорошими органами и способами передвижения. На суше мы наблюдаем миграции лишь у двух высших классов животного царства — у млекопитающих и особенно у птиц, которые обладают наиболее совершенными приспособлениями для передвижения — крыльями; у пресмыкающихся и земноводных миграции если и имеют иногда место (черепахи, змеи), то в очень ограниченном масштабе. Среди водных животных низшие группы также лишь в редких случаях обнаруживают закономерные перемещения, которые можно назвать миграциями. Так, нам известны нерестовые миграции червя-палоло и других червей из группы нереид, при которых в определенный день, почему-то связанный с лунными периодами, на поверхность моря поднимаются огромные массы половых особей этих червей в целях размножения. До некоторой степени миграциями можно назвать также вертикальные перемещения животных планктона, совершаемые под влиянием света и достигающие иногда 250—500 м, так как эти передвижения закономерны и расстояния, которые проходятся каждым животным, огромны по сравнению с его размерами. Горизонтальное перемещение планктона составляет по преимуществу пассивную миграцию, — при нем все население планктона увлекается течением и собственные движения каждого животного играют второстепенную роль. Характер миграций носят также перемещения некоторых высших ракообразных, например нашего восточного промыслового краба (*Lithodes camtschatica*), а также высших головоногих моллюсков, но миграции эти еще мало исследованы.

Группой, обладающей наиболее совершенными органами и способами перемещения в воде, являются рыбы, и у них мы наблюдаем и наиболее типичные миграции, ясно выраженные, нередко протекающие с такою же закономерностью, как чередование времен года. Тело рыбы, действительно, идеально приспособлено к передвижению в водной среде: его форма — удлинен-

ная, веретенovidная, сжатая с боков, настолько совершенная в смысле обтекаемости и возможности развить наибольшую быстроту при минимальном трении, что рыбы нередко специально изучались и брались за образец конструкторами подводных лодок и движущихся мин. Вертикальные плавники придают телу устойчивость, грудные и брюшные плавники также служат для удержания равновесия и для придания направления при подъеме и спуске, тогда как вся задняя половина или даже две трети туловища вместе с хвостовым плавником, служащим одновременно и веслом и рулем, превращены в мощный орган движения. Группы сильных мышц, расположенных симметрично по бокам позвоночного столба и разбитых на метамерные сегменты, при своем сокращении производят волнообразные движения заднего отдела туловища и изгибами его, а равно ударами хвостового плавника, гонят с большой силой тело вперед. Все эти приспособления позволяют рыбе не только развивать максимальную скорость передвижения в воде, но и с точностью поддерживать направление, руководствуясь органами чувств, которые также достигают у рыб большого совершенства. На сколько строение рыбы хорошо приспособлено к основным заданиям — передвигаться быстро и ловко в воде, — видно уже из того обстоятельства, что и представители совершенно других групп животного царства, когда переходят к водному образу жизни, принимают «рыбообразную» форму тела и как бы стараются возможно более приблизиться к рыбам по своему строению, — таковы некоторые головоногие моллюски, современные китообразные и ископаемые ящеры — ихтиозавры.

Следует, впрочем, заметить, что далеко не все рыбы приспособлены к быстрому и совершенному плаванию. Позвоночная схема строения оказалась столь универсальной, настолько удобной приспособляемой к самым разнообразным условиям существования, что мы имеем среди рыб всевозможные комбинации формы тела и способов передвижения. Так, в тихих замкнутых водоемах встречаются рыбы с очень высоким и сильно сжатым с боков телом, как сазаны, караси, лещи, плавающие медленно и неспособные бороться с течением.

Некоторые рыбы приспособляются к полуседлому существованию, лежат на дне или даже зарываются в грунт дна, — у них способность к плаванию еще более понижена и тело становится широким и плоским, либо сплюснутым сверху вниз, как у скатов, либо лежащим на одном боку, как у камбал (см. гл. II). В некоторых случаях рыбы приспособляются к пассивной миграции, приобретая тело лентовидное, на изгибы которого сильно действует давление течения (личинки угря), или, наоборот, — тело шаровидное, надувающееся воздухом. В последнем случае рыба плавает на поверхности моря брюхом вверх, питаясь животными планктона и спасаясь от нападения хищников своими колючками, — таковы ёж-рыба (*Diodon*) тропиков и собака-рыба (*Tetrodon*) наших дальневосточных морей. Наконец, иногда главный орган передвижения, каким является задний, хвостовой отдел туловища, превращается даже в орган прикрепления, как мы это видим у морского конька (*Hippocampus*), прицепляющегося своим членистым хвостом к водорослям.

Несмотря на такие довольно многочисленные исключения миграции у рыб — явление широко распространенное и издавна обращавшее на себя внимание человека, так как именно во время миграций, когда рыба подходит массами к берегам или входит в реки, она является наиболее доступной для промысла. С давних пор массовые промыслы, морские и речные, приурочивались к периодам миграций рыб и успех лова зависел от количества рыбы, подходящей к берегам, потому рыбаки всегда были хорошо знакомы с миграциями важнейших промысловых рыб — сельди, трески, лососевых, — отмечали время подхода рыбы, старались предугадать, много ли рыбы придет, и для этой цели пытались связать ход рыбы с теми или другими внешними условиями или просто приметам. Все такие попытки были, однако, тщетными, так как миграция рыб — явление большой сложности и разгадать ее законы можно лишь путем продолжительного и тщательного изучения всей жизни рыб. Нередко ожидания обманывали рыбаков, и вместо сильного подхода рыбы она приходила в малом количестве или совсем почти переставала приходить, — это являлось таким же на-

родным бедствием, как засуха и неурожай для земледельческого населения.

В науке также с давних пор миграции рыб обращали на себя внимание исследователей природы, — об них имеются сведения и соображения еще у древних авторов, начиная с Аристотеля. Усилия единичных ученых мало подвигали вперед изучение миграций рыб ввиду трудности этого дела. Лишь во второй половине прошлого столетия широкое развитие морских рыбных промыслов в морях северной Европы, появление крупного механизированного промысла с помощью траулеров, дрейфтеров и других судов и сильно возросшая потребность в рыбных продуктах, заставили обратить более серьезное внимание на изучение миграций рыб, от которых зависел в значительной степени успех промысла. Особенно крупный шаг вперед был сделан с учреждением международной кооперации по изучению северных морей и их запасов рыбы, в форме возникшего в 90-х годах прошлого столетия международного Постоянного совета по изучению моря, в котором принимали участие все государства северной Европы, заинтересованные в промысле. Центральное бюро и лаборатория совета были основаны на общие средства в Копенгагене. Совет наметил и провел силами всех участвующих государств целый ряд крупнейших исследований по изучению жизни сельди, камбалы, трески, лосося, угря и других промысловых рыб, а также организовал систематическое изучение физической географии морей, распределения в них температур, солености, течений, так что биологические наблюдения получили прочную основу и явилась возможность миграции рыб связывать с изменениями внешних условий. Работа эта продолжается и в настоящее время, так как сложный клубок взаимоотношений промысловых рыб с различными внешними условиями и вообще историю их жизни далеко еще нельзя считать распутанными.

Что касается наших вод, то миграции рыб начали изучаться в них сколько-нибудь обстоятельно тоже только со второй половины прошлого столетия, причем изучались почти исключительно рыбы наших южных морей, Черного и Каспийского, и впадающих в них рек, — относительно жизни рыб северных и восточ-

ных морей не было почти ничего известно. Только в 1899 г. была организована первая большая Мурманская научно-промысловая экспедиция комитета для помощи поморам, возглавлявшаяся сперва Н. М. Книповичем, затем Л. Л. Брейтфусом, которая работала до 1906 г. Она дала впервые более детальную схему распределения течений и характеристику гидрологических условий Баренцова моря, но по биологии промысловых рыб, в частности по выяснению их миграций, результаты ее были очень скудны. Затем последовал продолжительный перерыв в исследовании северных морей, и лишь за последние 5—6 лет, в связи с широким развитием рыболовного промысла, входящего в задачи социалистической реконструкции нашего Севера, были предприняты исследования по биологии промысловых рыб Государственным океанографическим институтом, Всесоюзным арктическим институтом и позднее Полярным институтом. Работы эти пока опубликованы лишь в незначительной своей части. На наших восточных морях более подробное изучение биологии промысловых рыб и в частности их миграций было начато также лишь в 1925 году, в связи с широким развитием промыслового дела на нашем Дальнем Востоке. Тихоокеанской научной промысловой станцией и позднее возникшим из нее Тихоокеанским научным институтом рыбного хозяйства (ТИРХ) был проведен ряд исследований по изучению жизни и миграций сельди, иваси, трески, камбал и лососевых, наиболее интересные результаты которых приводятся ниже.

Из дальнейших глав читатели увидят, что за истекшие 40—50 лет более обстоятельного изучения миграций промысловых рыб на Западе и у нас,—на что было затрачено огромное количество труда, знаний и материальных средств,—была получена довольно детальная картина, дающая определенное представление об этом явлении, но далеко еще не полная. Вполне законченным можно будет считать изучение миграций только тогда, когда явится возможность предвидеть и предсказывать подход рыбы, подсчитывать его интенсивность и давать указания промыслу, где, как и сколько рыбы можно взять. Пока такое предвидение, являющееся идеалом каждого научного исследования, воз-

можно только в отдельных редких случаях, по отношению к некоторым областям моря и к некоторым особенно хорошо изученным рыбам.

Прежде чем перейти к рассмотрению миграций, необходимо еще остановиться несколько на их классификации. По самой основной сути дела миграции рыб следует разделить на пассивные и активные, причем первые даже едва ли, собственно говоря, могут считаться настоящими миграциями: пассивными миграциями мы называем передвижение икры, личинок или мальков рыб при помощи течения, захватывающего их и несущего вперед без всяких усилий с их стороны; при этом их собственные движения могут быть ненаправленными или даже направленными в противоположную сторону, но не настолько сильными, чтобы преодолеть течение. В этом случае основная черта миграции, ее направленность, отсутствует или вернее достигается совершенно иным способом, подчинением течению, имеющему свое направление. Активные миграции — это все остальные, при которых рыба самостоятельно движется в определенном, ею установленном направлении, руководствуясь раздражениями, воспринимаемыми со стороны окружающей водной среды.

С точки зрения направления миграций они могут быть по предположению Мика (Меек, 1916) разделены на миграции анадромные и катадромные: первые предпринимаются рыбами, поднимающимися из моря в реки, идущими с глубин моря к берегам или из низовья реки к верховьям, вторые — рыбами, идущими вниз по реке, из реки в море или от берегов на глубины. С другой стороны, принимая во внимание большое значение морских течений для рыб, Мик предлагает различать еще миграции денатантные и контранатантные, т. е. идущие по течению и против течения. Эта классификация Мика, однако, мало удобна, так как впоследствии мы увидим, что почти каждая мигрирующая рыба в один период своей жизни является «анадромной», в другой — «катадромной» и точно так же может быть в разное время «денатантной» и «контранатантной».

Ряд других авторов пытался дать не столько систему миграций, сколько биологическую классификацию рыб вообще. Так, еще К. Ф. Кесслер (1877) делит рыб по их жизни и местообитанию на следующие группы: 1) морские, совершающие миграцию только в море и из глубин подходящие к берегам; 2) солонатоводные, живущие и перемещающиеся в солонатовой воде бухт, озер и устьев рек; 3) разноводные, способные жить как в пресной, так и в солончатой и даже в соленой воде; 4) проходные, живущие в морях или солончатых озерах и поднимающиеся в реки для размножения; 5) полупроходные, проводящие часть жизни в солончатых водах, но способные жить и в пресных и идущие метать икру только в пресные воды; 6) пресноводные, обитающие только в пресной воде рек и озер. Каждая из этих групп характеризуется миграциями в указанных пределах.

Таким образом в основу деления рыб по их образу жизни кладется их отношение к соленой и пресной воде и их перемещение из одной среды в другую. Тот же принцип по существу принимается и другими авторами (Варпаховский, 1898; Грацианов, 1908; Смирнов, 1912) с некоторыми уточняющими изменениями и дополнениями. С другой стороны, румынский ихтиолог Антипа (Antipa, 1912) при изучении рыб дельты Дуная кладет в основу их биологической классификации миграции и различает: рыб, обитающих в плавнях дельты, рыб, мигрирующих из одного озера в другое через посредство реки, и настоящих проходных рыб, мигрирующих из моря в реки или в приморские лиманы. Эта классификация может иметь, конечно, лишь местное значение.

Н. А. Смирнов (1924), уточняя схему, данную Кесслером, полагает в основу своей схемы также принцип отношения рыбы к солености (или «галинности») воды, причем различает в жизни рыбы два момента — период питания или нагула — трофический, и период размножения — генеративный.

В степени солености воды он различает три градации: вода пресная (точнее — мало соленая, так как прес-

ная вода также содержит соли), вода средне и сильно соленая, и рыбы, предпочитающие данные градации, называются олиго-, мезо- и полигалинными. Рыбы, способные жить во всех трех средах, называются эвригалинными, а способные переходить из одной градации в соседнюю — дигалинными. Для каждой рыбы создается формула, выражающая ее отношение в трофический и в генеративный период, так что, например, кета, живущая в море и поднимающаяся для икрометания в реки, будет рыба «генеративно-олигогалинная и трофически-полигалинная или индивидуально эвригалинная», что можно выразить формулой «g.oh. + t.ph = i.eh». Не говоря уже про громоздкость и неуклюжесть таких определений и формул, они мало дают в смысле классификации, так как лишь вкратце изображают отношение рыбы к солености и степень ее эвригалинности. Все остальные факторы внешней среды и образа жизни рыбы остаются неосвоенными, и для них предлагается создать такие же формулировки. Разделить рыб по этим категориям трудно, и во всяком случае система получается очень сложная и неудобная.

В. И. Мейснер (1933), изложив все предыдущие попытки биологического разделения рыб и заимствовав некоторые идеи и термины Н. А. Смирнова, дает наиболее полную и детальную классификационную схему, также, впрочем, страдающую громоздкостью. Он разделяет рыб прежде всего по местообитанию, а затем по их миграциям из одной среды в другую и по образованию ими стай. В результате получается следующая схема:

І. РЫБЫ МОРСКИЕ

А. Пелагически е, живущие в толще воды.

1. *Стайные*, кочующие большими стаями.
2. *Временно стайные*, собирающиеся в стаи периодически.
3. *Рассеянно живущие*.

Б. Придонные рыбы.

1. *Стайные*.
2. *Рассеянно живущие*.
 - а) Мигрирующие.
 - б) Оседлые.

II. РЫБЫ ПРОХОДНЫЕ

A. Трофические морские, живущие в море.

1. Пелагические.

а) Генеративно-солонатоводные, размножающиеся в определенных участках моря.

б) Генеративно-пресноводные, размножающиеся в пресной воде, текучей (реофильные) или стоячей (стагнофильные).

2. Придонные.

а) Генеративно-пресноводные стагнофильные.

б) Генеративно-пресноводные реофильные.

Б. Трофически-солонатоводные, но генеративно морские.

В. Трофически-пресноводные, но генеративно морские

III. РЫБЫ ПОЛУПРОХОДНЫЕ ИЛИ ПРИУСТЬЕВЫЕ

а) Генеративно-реофильные.

б) Генеративно-стагнофильные.

IV. РЫБЫ ПРЕСНОВОДНЫЕ

A. Рыбы текучих вод (речные или реофильные).

а) Генеративно-реофильные.

б) Генеративно-стагнофильные.

Б. Рыбы стоячих вод (озерные).

1. Пелагические.

а) Генеративно-озерные.

б) Генеративно-речные.

2. Придонные.

В. Рыбы общепресноводные.

Живущие безразлично, в стоячей и текучей воде и переходящие из одной в другую.

Эта новейшая схема является наиболее полной и охватывает почти все важнейшие биологические моменты в жизни рыб. Несколько развить ее следовало бы лишь в области морских рыб, так как совершенно необходимо выделить в особую группу глубоководных рыб, донных и бати-пелагических, и полуглубоководных рыб, обитающих в области батиаля.

Для нашей специально цели, однако, — для рассмотрения миграций рыб и всестороннего освещения этого биологического явления, — мы будем придерживаться

более простой экологической схемы, именно — рассмотрим в отдельных главах миграции рыб морских пелагических, морских донных, рыб проходных и полупроходных и рыб пресноводных. Более мелкое дробление на группы заставило бы нас разбивать естественные группы рыб и распределять их по отдельным главам, лишая возможности выяснить постепенность изменения отношений близких форм к различным условиям среды. Не следует забывать, что все наши классификационные построения искусственны, — жизнь таких подвижных и легко приспособляющихся к условиям среды организмов, как рыбы, пластична и трудно укладывается в создаваемые нами схемы.

ГЛАВА I

МИГРАЦИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ

Пелагическая область моря, простирающаяся от его поверхности до дна, во всех отношениях занимает первое место. Она охватывает большую часть протяжения и объема моря, в ней совершаются важнейшие свойственные ему физические и химические процессы, и она же является ареною наиболее интенсивного развития в море жизни как растительной, так и животной. С точки зрения жизни, однако, главную роль играют верхние слои морской воды, примерно до глубины 200 м, так как только до этой глубины проникает солнечный свет и потому возможна жизнь зеленых растений. Эти последние составляют здесь, как и на суше, первооснову жизни. Бесчисленные микроскопически малые водоросли заполняют толщу воды, и под влиянием солнечных лучей, при помощи своего зеленого вещества (хлорофилла) и других пигментов создают органическое живое вещество из солей и газов морской воды. Лишь на основе обильных запасов этого органического вещества возможно развитие огромных скоплений пелагических животных, обыкновенно также мелких, микроскопических и полумикроскопических. Тучи их населяют верхние слои воды, — сами они не могут создавать живого вещества из неорганической материи и нуждаются в растительной пище. С другой стороны, богатое развитие этого мелкого растительного и животного планктона дает возможность существовать более крупным обитателям пелагической области, каковыми являются рыбы и морские млекопитающие.

Соприкасаясь непосредственно с атмосферой, подвергаясь действию ветров и нагреваясь солнечным теп-

лом, пелагическая область моря обладает условиями, благоприятными для развития жизни, но в то же время относительно непостоянными и изменчивыми, и уже это обстоятельство является источником более или менее обширных, длительных, вертикальных и горизонтальных миграций ее обитателей, в том числе и рыб. Кроме того, неодинаковое нагревание и испарение воды в разных областях моря, возникающие от этого разности в температуре, в солености и в плотности воды, а также и другие причины порождают мощные постоянные токи — морские течения. Они сильнейшим образом влияют на растительный и животный мир пелагической области, вызывая его перемещения, в частности, как мы увидим, обуславливая в значительной мере и миграции рыб.

Обширность пространств, каковые требуется покрыть в поисках рассеянной в море пищи, изменчивость условий, то благоприятных, то опасных для жизни, непрерывное движение водных масс, с которым иногда приходится бороться,—все это требует от обитателя пелагической области большой подвижности, хорошей приспособленности к возможно более быстрому и совершенному плаванию. Вместе с тем, постоянная подвижность среды вызывает развитие потребности в длительных перемещениях, требует выработки миграций. Потому среди рыб, населяющих пелагическую область моря, мы встречаем формы, наиболее приспособленные к миграциям, находящиеся в постоянном движении, всю жизнь почти не знающие отдыха. Их подвижный образ жизни начинается нередко еще на стадии пловучей икры, которая уносится течением далеко от того места, где была отложена. Личинки, вышедшие из икры, обыкновенно также сперва несутся пассивно, и, только достигнув определенного возраста, рыба меняет этот пассивный способ передвижения на активный, связанный с затратою большого количества энергии, направленный к определенной цели, часто к возвращению в ту область моря, где ее родина.

Наиболее типичная группа таких пелагических морских рыб, находящихся всю жизнь в состоянии почти непрерывной миграции, — это семейство сельдей (*Clupeidae*), и среди них самым характерным представи-

телем, миграции которого лучше всего изучены, является морская сельдь (*Clupea harengus* L.), с которой мы теперь и познакомимся (рис. 1).

По своему образу жизни морская сельдь—типичная пелагическая рыба открытого моря, держащаяся обычно вдали от берегов. Ее веретенообразное, сжатое с боков тело, с мощным хвостовым отделом и сильно вырезанным хвостовым плавником, превосходно приспособлено для плавания. Оно покрыто гладкой, легко скользящей в воде циклоидной чешуей, которая на брюхе образует острый киль («килевые чешуи»), об-

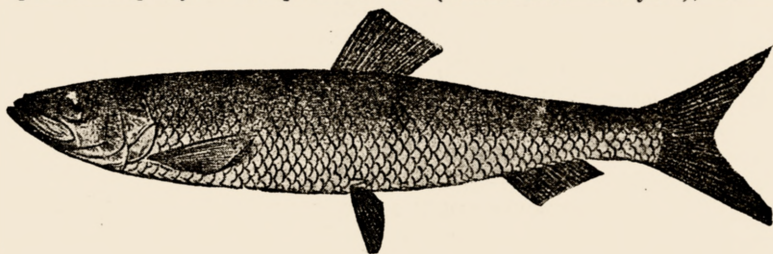


Рис. 1. Морская сельдь (*Clupea harengus* L.) (по Б. Бенеке).

легчающий передвижение. Голова снабжена довольно крупными глазами, рот вооружен рядом мелких зубов, а жаберные дуги—тонкими и частыми жаберными тычинками, образующими густое сито для отцеживания планктона. Окраска сельди, темносиняя или темно-зеленая сверху и серебристая снизу, также является приспособлением к жизни в поверхностных слоях воды. Она сливается с цветом морской воды, когда сельдь у поверхности, а серебристая брюшная сторона сливается с тем блестящим фоном, какой представляет собою поверхность воды при взгляде на нее снизу благодаря полному внутреннему отражению.

Сельдь держится преимущественно в самых верхних слоях воды, но при случае может опускаться и на глубины до 100—300 м. Пищей ей служит планктон, особенно мелкие рачки-копеподы, но нередко в желудках сельдей случается находить и различных донных животных, червей и моллюсков, икру и мальков рыб. По природе своей сельдь—стадная рыба. Стаи ее образуются в местах икрометания вследствие более или ме-

нее одновременного выхода из икры огромного количества молоди, которая первое время держится кучно вместе. Этому способствует и питание планктоном, так как огромное скопление мелких живых существ в поверхностных слоях моря не требует отдаленных экскурсий в сторону, — при избылии пищи не возникает острой конкуренции между отдельными особями стаи, добычи на всех хватает. Раз образовавшаяся стая держится нередко долгое время вместе, иногда лишь, в силу случайного столкновения, смешиваясь с другими стаями.

Одна из особенностей сельди отличает ее от других родственных представителей семейства сельдевых: она мечет икру на мелких местах у берега, икра опускается на дно и, обладая клейкой оболочкой, прилипает к камням, гальке или водорослям, так что развивается на дне, а не свободно плавая в воде, как у других сельдевых. Места нереста и икрометания сельди бывают очень различны; чаще всего они находятся у самого берега, на небольших глубинах, но в других случаях могут быть и вдали от берегов, на банках, притом на глубине до 100 м. Очень разнообразны также и условия, при которых сельдь мечет икру: так, атлантическая норвежская сельдь совершает акт икрометания при температуре $+4—7^{\circ}\text{C}$ и $33—35\text{‰}$ содержания соли, тогда как весенняя балтийская сельдь мечет при $+12—15^{\circ}\text{C}$ и при солености $7,5—10,08\text{‰}$.

Температуры окружающей воды имеют, однако большое влияние на развитие икры, — так, по опытам Мейера (Meuer, 1878) в Кильской бухте, при $+14—19^{\circ}\text{C}$ для развития икры требуется лишь 6—8 дней, тогда как при $0—1^{\circ}\text{C}$ личинки выходят из икры через 47—50 дней.

Вышедшие личинки, длиною в 5,3—7,0 мм, сперва лежат на дне, пока не рассосется их желточный мешок, затем переходят в свободно плавающее состояние и претерпевают ряд превращений (рис. 2). Первоначально (а) их рот закрыт, тело прозрачно, кровь не содержит красных телец и вертикальный плавник не разделен на отделы, — этот период продолжается несколько дней. Второй период (b) наступает с исчезновением желточного мешка, с прорывом ротового

отверстия и с началом самостоятельного питания, но тело личинки еще остается прозрачным, чешуйный покров отсутствует и образовавшиеся непарные плавники сильно отставлены назад. По мере дальнейшего роста личинка вступает в переходную стадию (с), тело ее утрачивает прозрачность, приобретает чешую, становится выше и получает форму сельди, причем и плавники перемещаются и занимают свое окончательное положение.

Все развитие по данным Гейнке продолжается около трех месяцев, но при мало благоприятных ус-

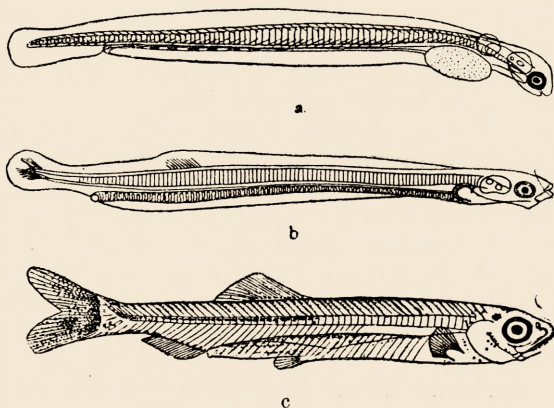


Рис. 2. Личинки сельди: *a* — только что вышедшая из икринки, длина 7,0 мм; *b* — двухнедельная, длина 10,5 мм; *c* — переходная стадия к мальку, длина 41,0 мм (по Эренбауму).

ловиях температуры и питания может растянуться и на 6—7 месяцев. В годовом цикле жизни взрослой сельди наблюдаются три периода: 1) период откорма после икрометания, длящийся 3—4 месяца, — это время наиболее энергичного питания сельди планктонном открытом море; 2) период созревания половых продуктов, продолжающийся 6—7 месяцев, когда сельдь питается менее энергично, и 3) период нереста и икрометания, продолжающийся около двух месяцев, в течение которых сельдь почти вовсе не питается. Продолжительность этих периодов и сезон, к

которому они привязаны, как мы увидим далее, очень различны.

Миграция сельди с давних пор привлекала к себе внимание человека. Ежегодно, в определенные сроки, большей частью весной или осенью, к берегам северной Европы подваливают огромные стаи сельди и через некоторое время опять бесследно исчезают, неизвестно в каком направлении. Появление и исчезновение сельди, совершающееся из года в год с большой регулярностью, казалось всегда явлением природы, столь же закономерным, как наступление весны, распускание почек или созревание плодов,— оно по примитивному представлению рыбаков «посылалось богом», и если сельдь не приходила и промысел падал, вызывая голод и разорение, то это было «божье наказание за грехи населения».

В XVIII веке, однако, мы встречаем уже первые попытки научного объяснения появления сельди. В 1728 г. англичанин Додд (Dodds, 1728) высказал теорию, которая затем была развита и изложена гамбургским бургомистром Андерсеном (Anderson, 1746), другом Лёвенгука и других выдающихся натуралистов того времени. По этой теории родина сельдяных стай — арктические воды за полярным кругом, покрытые льдами. Оттуда ежегодно направляются на юг огромные массы сельди, разбиваясь на два мощных потока — один идет вдоль берегов Норвегии, другой направляется к островам Великобритании. Они соединяются в Немецком море, доходят до Ламанша с одной стороны и Бельтов и Балтийского моря — с другой. Осенью стаи сельди вместе с молодью возвращаются обратно на север. Теория эта отнюдь не являлась чистым плодом фантазии, хотя сейчас мы и должны признать ее неверной. Она основывалась на целом ряде наблюдений, именно — как у берегов Норвегии, так и в Англии сельдь всегда появляется сперва на севере, и только позднее стаи ее приближаются к более южным частям побережья. Притом северные стаи многочисленнее, южные — беднее. Все это делает на первый взгляд продвижение стай сельди с севера на юг вероятным.

Эта полярная теория миграции сельди, позднее еще подробнее развитая Пеннентом (Pennant, 1776), гос-

подствовала в науке в конце XVIII и в начале XIX века. Ее придерживалось большинство выдающихся натуралистов того времени — Окен, Блуменбах, Кювье и Валансьен были ее сторонниками. Марсель де Серр объяснял даже миграции сельдей тем, что в полярных водах они столь сильно размножаются, что им становится там тесно, и из-за этого они двигаются на юг. Линней и Ласепед считали, что родиной сельди являются глубины океана.

Допущение полярной теории требовало, однако, признания, что сельдь вся представляет собой одну породу. Исследователи более внимательные, как талантливый германский ихтиолог Блох (Bloch, 1782), уже в те времена видели, что это не так, что имеются местные породы сельди, сильно различающиеся. Блох отстаивал ту мысль, что отдельные породы сельдей живут в очень ограниченных районах и совершают лишь незначительные миграции из открытого моря к берегам.

Позднее эта идея была развита подробнее и подтверждена шведским ихтиологом Нильсоном (Nilsson, 1832), который описал уже целый ряд отдельных местных рас сельди у берегов Норвегии и разделил их на крупных сельдей открытого моря (*haffsild*) и береговых сельдей (*skärgardsild*).

В той или другой степени поддерживали и развивали эту мысль позднее и другие скандинавские ученые, занимавшиеся сельдью, как Экштрем, Сендевалль, Кройер, Мальм, Аксель Бёк, Сарс и др. В течение ряда десятилетий, однако, не удавалось доказать с точностью, что имеются местные расы сельди, так как обычные приемы описания рыб, которыми пользуются систематики, были для этого недостаточны.

Эпоху в истории исследования сельди и ее миграции составили работы германского ихтиолога Ф. Гейнке (Heincke, 1878, 1898), директора Биологической станции на острове Гельголанде. Он отказался от методов прежних систематиков, основывавших различия между отдельными видами и между низшими систематическими группами на резком расхождении прочных постоянных признаков, проявляющихся у наиболее характерных, «типичных» представителей. В то время

учение Дарвина об изменчивости форм животного и растительного царства как основе происхождения видов давало уже прочный фундамент, и Гейнке взял за исходную точку именно непостоянство и вариирование животных форм и применил к исследованию изменчивости сельди впервые в широком масштабе те статистические методы, которые уже в то время нашли себе широкое применение в антропологии для различения человеческих рас и племен. Он исходил из положения, что отдельные группы — породы или расы — сельди отличаются не какими-либо постоянными, резко обособленными признаками, а комбинацией варьирующих признаков, особенностями их отклонений от средних величин. Он избирал при этом такие признаки, вариирование которых находится в возможно меньшей зависимости от пола и возраста, — таковыми у сельди является, например, расстояние от конца рыла до начала плавников, спинного и брюшных, расстояние до анального плавника, а также длина основания этого последнего. Для удобства изучения вариирования этих признаков он разбивал их на классы, обозначал каждый класс условным знаком и создавал таким образом удобосравнимые формулы. Производя измерения большого количества особей и выводя средние величины, он получал характеристику отдельных рас в виде коротких, легко запоминаемых формул. Позднее этот метод различения рас был им значительно развит и усовершенствован (Heincke, 1898), к отмеченным признакам была присоединена длина основания спинного плавника, число позвонков, длина головы, туловища и его отделов и пр.

Применение такого метода на обширном материале примерно из 6 000 сельдей, полученных из Немецкого и Балтийского морей, с берегов Голландии, Норвегии, Исландии и даже из Белого моря, позволили Гейнке установить целый ряд местных рас сельди, отличающихся как строением, так и биологией — временем подхода к берегам, местами икрометания, внешними условиями существования и размерами и направлением миграций. Хотя позднейшие исследования, как мы увидим далее, заставили во многих отношениях отойти от схемы, данной Гейнке, мы все же остановимся не-

сколько на последней, чтобы ближе познакомиться с миграциями сельди в водах северной Европы.

По определению Гейнке раса — это группа особей, живущих при одинаковых внешних условиях, постоянно между собой скрещивающихся, потому находящихся между собой в близком кровном родстве. Эти-то два обстоятельства — одинаковые условия жизни и скрещивание — ведут к тому, что вырабатываются некоторые общие комбинации признаков, определенные отклонения от средних величин. И несмотря на имеющиеся внутри расы колебания каждого данного признака комбинации их представляют некоторый идеальный постоянный тип, свойственный расе, по ним можно узнать принадлежность особи к расе, применяя упомянутый выше статистический метод.

При дальнейшей разработке вопроса о расах позднее пришлось отказаться от некоторых положений, принятых в свое время Гейнке, — так, в настоящее время мы отдаем предпочтение «меристическим», т. е. числовым признакам (числу позвонков, лучей и т. п.), перед пластическими (форма тела, головы и т. п.) и считаем последние способными лишь подкреплять определение расы, но не обуславливать его. Точно так же сейчас гораздо большее значение придается биологическим различиям (т. е. разному образу жизни) в смысле характеристики расы, чем прежде, но в общем и теперь раса определяется как некоторый комплекс генотипов (наследственных форм), вырабатывающийся и поддерживающийся определенными условиями внешней среды.

Если начать рассмотрение атлантических вод с севера, то Гейнке прежде всего отличает две своеобразные северные расы — исландскую сельдь, характеризующуюся крупными размерами, большим числом позвонков (57 в среднем), немногочисленными килевыми чешуями на брюхе, коротким рылом и большими глазами, и нашу беломорскую сельдь, которая настолько уклоняется от всех остальных рас, что по мнению Гейнке ее можно причислить даже к другому виду. Она отличается чрезвычайно малым числом позвонков (52 в среднем) и килевых чешуй,

коротким туловищем и хвостом и целым рядом других признаков.

Южнее у берегов Норвегии, омываемых северо-восточной ветвью Гольфстрима, так называемым Атлантическим течением, встречается в весенняя норвежская сельдь (*vaarsild*), отличающаяся крупными размерами, большим числом позвонков (57,5 в среднем), короткой головой и хвостом и относительно длинным туловищем. Она подходит к берегам для икрометания весной в феврале и марте, тогда как летом там ловятся принадлежащие к той же расе молодые неполовозрелые сельди, приходящие для откорма. Эта одна из наиболее типичных и легко узнаваемых рас сельдей.

Более сложные условия имеются в Немецком море. В северной его части весной подходят к берегам крупные сельди, похожие на норвежских весенних (*vaarsild*), но они отличаются меньшим числом позвонков. Гейнке различает среди них три расы: одна мечет икру у западных и восточных берегов Шотландии, другая — в проливе Фирс-оф-Форс, третья — у берегов Богуслена, в Швеции.

В южной части Немецкого моря весной подходят типичные береговые сельди с малым числом позвонков (55), мечущие икру в солоноватой воде бухт и устьев рек. Среди них Гейнке различает три расы: южная солоноватоводная сельдь, идущая в Зюйдерзее, западная балтийская из устья Шлей и весенняя сельдь Бельтов. К ним же примыкает и весенняя сельдь острова Рюгена.

Осенью в Немецком море наблюдаются другие расы. В северной его части, у берегов Шотландии и на Доггербанке, летом и осенью наблюдаются огромными массами крупные сельди с длинным туловищем, с не слишком большим числом позвонков (56,5) и большим числом килевых чешуй. Они составляют предмет крупного промысла, как здесь, так и в Скагерраке и Каттегате. Держась в открытом море, сельди эти идут метать икру на банки, расположенные со стороны Шотландии, у самого берега, а на востоке в 40—60 милях от берега. Здесь же выводится и их молодежь, так что это настоящие банковые сельди. По местности и времени икрометания Гейнке различает среди них

несколько рас; в южной части Немецкого моря имеются соответствующие группы осенних банковых сельдей, отличающихся, однако, рядом признаков.

Балтийское море с его мелководностью, малой соленостью и совершенно иным распределением температур обладает собственными расами сельдей. Здесь на банках, в открытом море, мечут икру с середины сентября до конца октября сельди средней величины с небольшим числом позвонков (55,5) и с сильно отодвинутыми назад спинным и брюшным плавниками. Они имеются в Бельтах, в западной части Балтийского моря и в его средней части, между островами Рюген, Борнгольмом и Готландом.

В восточной части Балтийского моря встречается несколько мелких рас весенней сельди, известных под название штрёмлингтов, — их относят даже к особому подвиду сельди. Они резко отличаются малым числом позвонков (50—55,5) и килевых чешуй, отодвинутыми назад спинным и брюшными плавниками и длинной головой. Для икрометания они подходят близко к берегам весной и в начале лета.

Наконец, в качестве особой расы Гейнке рассматривает сельдей Ламанша, примыкающих к осенним сельдям южного Немецкого моря, но отличающихся многими особенностями. Подводя итоги этой на первый взгляд сложной схемы рас, Гейнке находит, что сельдей северных европейских вод можно разделить на две основные группы: на морских сельдей, мечущих икру осенью на банках и в остальное время года держащихся в открытом море, и на береговых сельдей, живущих вблизи берегов, мечущих икру зимой или весной и нередко заходящих в опресненные бухты. Во внешнем строении каждой из обеих групп можно найти черты, общие свойственным ей расам, так что береговую сельдь всегда можно отличить от морской. Эти особенности, характеризующие береговую и морскую группы сельдей, стоят, без сомнения, в связи с внешними условиями — с соленостью и температурами воды, которыми обе области резко различаются. Правда, связь эту мы пока не можем еще объяснить, но она бесспорно существует.

Вполне понятно, что окончательное установление от-

дельных рас сельди в различных участках воды Северного Атлантического океана заставляет совершенно отказаться от полярной теории миграции сельди. Если местных рас так много и они так сильно различаются между собой, то, конечно, каждая из них должна иметь свой район миграции, более узкий или более широкий, примыкающий непосредственно к месту икрометания. Миграции сельди бывают трех родов: 1) миграции молоди с мест выхода из икры к местам откормки — чаще всего от берегов и банок в открытое море или вдоль берегов по течению; 2) миграции на места откормки, совершаемые недостижими половой зрелости особями или вполне взрослыми сельдями, по окончании периода размножения, в разное время и в различных направлениях, иногда также к берегам или в бухты, в других случаях, наоборот, от берега в открытое море, и 3) миграции в целях размножения, совершаемые половозрелыми особями сельди в направлении из открытого моря к берегам или к банкам, удобным для икрометания и расположенным на большем или меньшем расстоянии от берега.

Миграции молоди сельди совершаются в значительной степени пассивно, — личинке или мальку трудно противостоять силе морского течения, которое подхватывает и несет их. В бухтах нередко наблюдается особенно сильное скопление молоди сельди как раз в те времена, когда туда заходит течение. Личинки, вышедшие из икринок, отложенных у берегов, обыкновенно увлекаются течением и все свое дальнейшее развитие проходят в пути.

Миграции кормовые, предпринимаемые молодой сельдью или половозрелыми особями до и после периода размножения, оказываются уже активными и в меньшей степени зависят от силы и направления течения, так как рыбы могут ему сопротивляться и способны двигаться ему навстречу. Однако и в этом случае сельдь часто идет по течению в погоне за своей пищей, планктоном, в особенности за массовыми скоплениями веслоногих рачков-копепод («аат» — норвежцев), а эти последние зависят в свою очередь от скоплений еще более мелкого растительного планктона, увлекаемого течением.

Миграции в целях размножения, или нерестовые, совершаются половозрелыми сельдями, без сомнения, под влиянием особых внутренних раздражений, производимых выделяемыми в кровь половыми гормонами. Направление движения в этом случае едва ли определяется органами зрения или обоняния, скорее можно думать, что для распознавания пути сельдь пользуется органами чувств, с помощью которых может определять степень солености воды и ее температуру. Руководствуясь ими, она может распознавать близость берега. Наблюдения над совпадением времени подхода сельди с наступлением температурных изменений и с появлением определенной солености подтверждают такое предположение.

Гейнке приводит следующий пример относительно весенней сельди Кильской бухты. Эта сельдь держится и откармливается в бухте и весною, в марте—апреле, идет метать икру в сильно опресненное устье реки Шлей, откуда возвращается в бухту в июне—июле. Девятилетние наблюдения над температурой и соленостью показали, что в среднем за месяцы март—июль температуры в устье Шлей на $1,5^{\circ}\text{C}$ выше, чем в бухте, а удельный вес воды с марта по май самый низкий и достигает в местах нереста сельди лишь 1,0025, тогда как в бухте он 1,0118—1,0132. Имеются все основания думать, что сельдь для отыскания места нереста руководствуется именно этой разницей в температуре и в удельном весе, тем более что к моменту обратного хода сельди температурные условия в устье реки и в бухте становятся обратными—в бухте вода оказывается более теплой.

Точно так же осенняя сельдь Кильской бухты, по описанию Гейнке, мечущая икру в сентябре—октябре в открытом море, направляется в августе к месту нереста. В это время в открытом море на глубине 10 м, на обширных песчаных и галечных пространствах температура наиболее высокая и вода наименее соленая.

Наблюдения, сделанные у берегов Шотландии (Day, 1880), показывают, что сельдь сильнее всего скопляется во время хода в августе—октябре в тех участках, где температура поверхности моря ниже,—наилучшие уловы производились при $+13,1^{\circ}\text{C}$. Если тем-

пература воды на поверхности была высока, а на глубине ниже, то сельдь держалась глубже.

Кроме регулярных длительных миграций сельдь совершает некоторые суточные движения, также с известной правильностью. Эти движения обуславливаются сменой дня и ночи, чередованием ветров и другими условиями погоды. Сельдь избегает яркого света и днем держится в более глубоких слоях, а ночью поднимается на поверхность, хотя при сильном сучивании стай наблюдается иногда и днем в поверхностных слоях. Точно так же сельдь избегает резких изменений воды и сильных движений ее, — в бурю она опускается в более глубокие и более спокойные слои. Особенно необходимо спокойное состояние моря для сельди во время икрометания у берегов. Вертикальные миграции совершаются также и молодью сельди — личинками и мальками, — они ночью поднимаются на поверхность, а днем держатся в более глубоких слоях, следуя в данном случае за такими же перемещениями планктона, которым питаются.

Относительно направления и протяженности миграций сельди материал, имевшийся в распоряжении Гейнке, в конце прошлого столетия, был недостаточен. Однако за последние три десятилетия усилиями всех государств северной Европы, объединившихся путем образования международного постоянного Совета по изучению моря (*Conseil Permanent pour Exploration de la Mer*), была проделана огромная работа по уточнению и углублению вопроса о миграциях сельди.

Исследования преимущественно скандинавских, британских и германских ученых — Иорта (Hjort, 1910), Иогансена (Johansen, 1927), Леа (Lea, 1927), Даля (Dahl, 1909), Шнакенбека (Schnackenbeck, 1931) и др. — значительно изменили и до некоторой степени упростили картину распределения рас и миграций сельди в водах северной Европы, данную Гейнке. По Мику (Meek, 1916) и Шейрингу (Scheuring, 1929) в настоящее время надо признать, что сельдь в этих водах распадается прежде всего на две основные группы: атлантическую норвежскую сельдь и сельдь Немецкого моря. Границей, разделяющей области

распространения этих двух групп, служит линия, проходящая по 60° с. ш., огибающая южную оконечность Норвегии и направляющаяся к берегам Богуслена (рис. 3). Особые группы составляют исландская сельдь на севере и сельдь Ламанша на юге. Сельди Немецкого моря представляют собою один общий огромный комплекс форм банковской сельди, границы которого проходят через Шотландские острова и через Ярмоус. Внутри этих пределов имеется несколько местных рас, но второстепенного значения; они незначительны по численности и смешиваются с банковской сельдью. К таким расам, частично совпадающим с расами Гейнке, принадлежит раса Доггербанки, осенняя сельдь Немецкой бухты, сельдь Ютландской банки и глубоководная сельдь Немецкого моря (Broch, 1908). В Скагерраке и у берегов Богуслена происходит сильное смешение различных рас, но имеется, во всяком случае, также шведская зимняя сельдь, мечущая икру на Ютландской банке. В Каттегате имеются осенняя и зимняя расы. Балтийское море населено в своей западной части весенней балтийской сельдью, мечущей икру у берегов в солоноватой или в соленой воде, и летней или осенней банковской сельдью, отыскивающей для икрометания воду с большим содержанием соли на банках, например на Ферманской. Восточнее острова Борнольма простирается, как мы видели уже выше, область штремлинга, признаваемого подвидом сельди (*Clupea harengus subsp. membras*). Районы и время икрометания, а также направление дрейфа личинок, вышедших из икры, изображены на прилагаемой карте (рис. 3).

Картина миграций сельди в северных европейских водах вырисовывается в настоящее время следующим образом.

Атлантическая норвежская сельдь подходит к берегам Норвегии весной, в феврале — марте, и идет на свои нерестилища. Последние по новейшим данным (Runnström, 1934) располагаются в трех местах западного побережья: на юго-западе, между 58 и 60° с. ш., у Мере, под 62 — 63° с. ш. и на севере, у Рёста, Лофотенских островов и Вестеролена, между 67 и 69° с. ш. Эти северные нерестилища были открыты лишь совсем недавно. Нерест сельди происходит у самых берегов

и икра выметывается там массами и приклеивается к водорослям и камням. Вышедшие из нее личинки частью остаются в фиордах и достигают там зрелости, большую же часть подхватываются мощным потоком



Рис. 3. Места икрометания и направление движения личинок различных рз сельди у западных берегов Европы (по Шейрингу).

северо-восточной ветви Гольфстрима, омывающей побережье Норвегии, и несутся на север. Они начинают свое пелагическое существование иногда даже еще с

нерассосавшимся желточным пузырем. По пути личинки частично рассеиваются, останавливаются между шхерами и попадают в отдельные фиорды, но значительная часть их все же достигает самой северной провинции Норвегии, Финмаркена, совершая за 3—4 месяца пути, до конца июля — начала августа, 1 600—2 100 км.

Скандинавским ученым благодаря одному совершенно случайному обстоятельству удалось с довольно большой точностью проследить за дальнейшим продвижением молодой подрастающей сельди. Дело в том, что в 1906 г. у берегов Норвегии количество вышед-

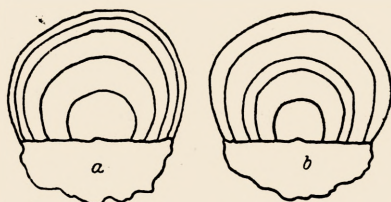


Рис. 4. Чешуи пятилетней сельди с годовыми кольцами. *a* — чешуя нормальной сельди; *b* — „меченная“ чешуя с узким промежутком между кольцами, соответствующим неблагоприятному для сельди, голодному году (по Леа из Иорта).

ших из икры мальков было очень незначительно, и год этот, как показали наблюдения, являлся очень неблагоприятным для сельди в смысле питания из-за недостатка в море планктона. В результате на чешуе сельди, вышедшей из икры на два года ранее, т. е. в 1904 г., образовалась отметка, соответствующая «голодному» году, в виде узкого кольца нарастания (рис. 4, *a*, *b*), по ней легко было узнать сельдь, родившуюся в 1904 г. и голодавшую в 1906 г., где бы она ни находилась (*b*). И вот исследования, произведенные в 1907—1909 гг., показали, что эта сельдь 1904 г. встречается в значительном количестве среди неполовозрелой («жировой» — *Fetttheringe*), а в 1908 г. среди крупной весенней сельди, ловившейся у берегов Нордланда. Еще позднее она появляется у берегов Ромсдаля и на южнее расположенных местах

икрометания, уже среди половозрелой сельди, подходящей к берегам для размножения. Наконец, пятилетняя и еще более старая сельдь с отметкой голодного

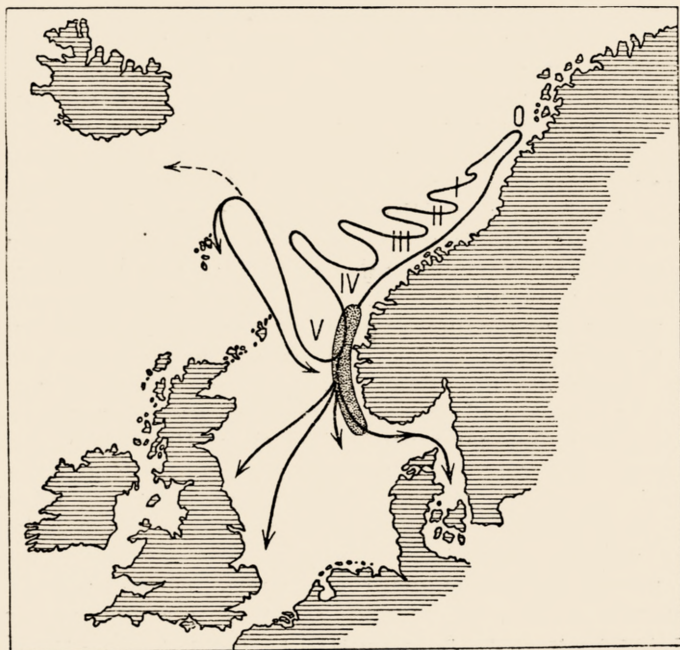


Рис. 5. Область икрометания (заштрихованное пространство) и предполагаемое направление пути молоди норвежской сельди, рождения 1904 г., узнаваемой по метке на чешуе. Личинки занесены на север течением. Римские цифры изображают местонахождение молоди на первом — пятом году жизни. Стрелки указывают распространение взрослой сельди в Немецком море (по Мику).

1906 г. была встречена в северном Немецком море, в Бельтах, у берегов Англии, у Шетландских и Фарерских островов и даже далеко на севере под $69^{\circ}37'$ с. ш. Из этих наблюдений было совершенно ясно, что сельдь эта продвигалась на юг постепенно, этапами, с года на год, ведя преимущественно океанический образ жизни, но иногда приближаясь к берегам, так что, если нанести ее путь на карту, полу-

чится волнообразная кривая (рис. 5). Ясно также, что на четвертом или на пятом году своей жизни сельдь достигает зрелости и в то же время доходит до своего нормального района икрометания. Таким образом завершается некоторый цикл, — она мечет икру в тех местах, где сама увидела свет. Этим не заканчивается, однако, жизнь атлантической сельди; достигнув полной зрелости, она начинает ежегодно совершать миграции от места нереста к местам кормежки, находящимся в более северных водах, и эти миграции по наблюдениям норвежских ученых (Lea, 1929) могут простираться даже до вод Шпицбергена и до Медвежьего острова (рис. 6). Выметавшая икру тощая сельдь направляется по течению на север, там она кормится в открытом море и, запасшись силами, на следующий год весной возвращается на свое нерестилище, идя уже против течения. Так продолжается из года в год, пока сельдь не погибнет. Самая старая сельдь, которую удавалось наблюдать, имела 25-летний возраст.

Позднее наблюдениями Э. Леа (Lea, 1929) было установлено, что сельдь у западного берега Норвегии в южной части своего распространения держится вблизи берегов в течение лишь первых трех лет своей жизни, тогда как в северной части — в течение четырех. Затем она начинает «океаническую» часть своей жизни и приходит к берегам только для икрометания, держась остальное время в открытом океане. Шнакенбек (Schnackenbeck, 1931) путем точного расового анализа на новых им разработанных основаниях доказывает, что у берегов Норвегии имеются две расы сельди, южная и северная, различающиеся по числу позвонков и лучей в плавниках, а также и по местам икрометания. В недавно вышедшей работе Руннстрёма (Runnström, 1933), однако, расовым анализом еще более обширного материала это мнение опровергается и окончательно устанавливается единство расы норвежской сельди. При этом Руннстрём отмечает, что благодаря влиянию гидрологических особенностей отдельные места побережья все же образуют очень незначительные, но устойчивые местные разности, выражающиеся в десятых долях процента среднего числа позвонков, и эти местные группы сельдей, «оставляя свои в раз-

личных местах находящиеся нерестилища, различными путями уходят в море и во время своих кормовых миграций между собой смешиваются лишь частично. Едва ли можно предположить, что существует один общий поток выметавших икру сельдей на север, как

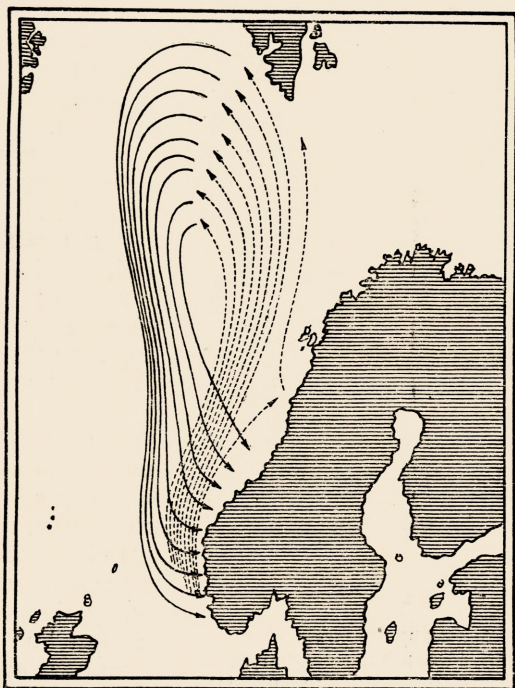


Рис. 6. Годовые миграции взрослой сельди от берегов (прерывистой чертой) и к берегам (сплошной чертой) Норвегии (по Леа из Брюля).

это несколько схематически представлял себе Леа. Разъединение нерестовых стай не настолько, однако, значительно, чтобы вызвать образование отдельных рас». Взгляд этот в общем не расходится с приведенной выше теорией миграции к северу молоди сельди Э. Леа. Руннстрём говорит о миграциях взрослых сельдей, — они по его мнению совершаются не одним об-

щим потоком, а из каждого пункта побережья направляется к северу свой поток. Что личинки норвежской сельди достигают вод крайнего севера Норвегии и Баренцова моря, облегчается еще тем обстоятельством,



Рис. 7. Области и время икрометания сельди и направление пассивной миграции личинок ее. Римские цифры соответствуют месяцам, когда происходит икрометание (по Мику).

что, как мы уже говорили, за последнее время были открыты нерестилища сельди у берегов Норвегии под 63 и 69° с. ш.

В области Немецкого моря картина миграции сельди должна быть сходной, но более сложной, так как различные части этого моря далеко не однородны по своим условиям глубин, температур и течений. Районы икрометания сельди располагаются здесь, главным образом, в западной части моря, у берегов Шотландии и Англии, а также на Доггербанке, в Немецкой бухте и у Ютланда (рис. 7).

У берегов Шотландии время икрометания сельди с мая по август — сентябрь, южнее, у берегов Англии, — с июля по ноябрь. Течение в Немецком море, как показывают исследования с выбрасывавшимися бутылками, по западному берегу направляется с севера на юг, против движения часовой стрелки (рис. 8). В результате личинки сельди, вышедшие из икры как весной, так и осенью, движутся в том же направлении (см. стрелки на рис. 7). Принесенная

течением в юго-восточную и восточную часть моря
молодь сельди там развивается и отсюда направляется



Рис. 8. Течения в Немецком море на основании опытов
с выбрасываемыми бутылками
(по Йоргу).

обратно, двигаясь теперь уже против течения, к северу,
к местам своего возникновения, причем так же, как и
у берегов Норвегии, сельди за время своего роста по-
очередно приближаются к берегам летом и отходят
в открытое море на зиму. Об этом свидетельствует
уже то обстоятельство, что в более южных и западных
частях моря преобладают молодые стадии, на севере
же — взрослые. Размахи миграции сельди от берега
и к берегу (рис. 9) становятся по мере вырастания сель-

ди и по мере того, как она возвращается на север, все более и более значительными.

Состав неполовозрелых и взрослых сельдей в Немецком море бывает различен, наблюдаются как чистые стаи, состоящие

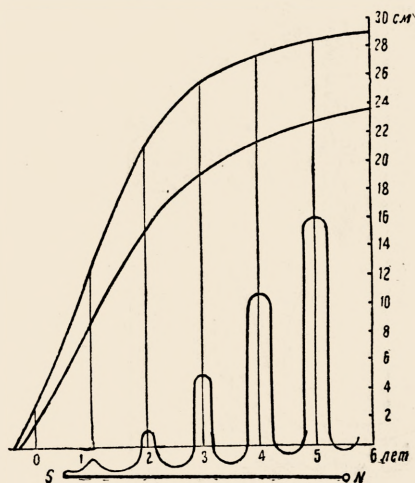


Рис. 9. Схема роста и последовательных миграций от берега в море и обратно сельди, мечущей икру у берегов Нортгумберленда. Верхние кривые изображают максимальную и минимальную длину тела сельди, нижняя—путь, который сельдь проходит при своем возвращении к месту икрометания за пять лет своей жизни (по Мику).

из сельдей почти одного возраста, так и смешанные, из сельдей разных возрастов. Иногда в стае тот или иной год рождения обнаруживает заметное преобладание, доказывая тем, что потомство в одном году может быть гораздо многочисленнее, чем в другом,— иначе говоря, бывают хорошие и плохие, урожайные и неурожайные годы сельди. Нередко в определенном районе в течение ряда лет приходится наблюдать такое преобладание какого-нибудь года рождения, и из этого можно заключить, что стаи сельди одного происхождения в течение значительной части своей жизни держатся зам-

кнуто, не расходятся и не перемешиваются.

Где зимуют стаи сельдей Немецкого моря, пока не удалось еще в точности выяснить, но, повидимому, они проводят зиму за пределами этого моря, в более северных областях Атлантического океана, откуда и подходят ранней весной к берегам Шетландских островов, Шотландии и Англии.

Впрочем сельди Немецкого моря, мечущие икру поздней осенью и зимою, совершают миграции, повидимому, в более узких пределах. К таким сельдям от-

носятся зимние сельди Ламанша, Ирландского моря, Фирс-о-Форса, Оркнейских островов. Сельди Ламанша в неполовозрелом состоянии не покидают этого пролива, и только взрослые, повидимому, мигрируют на время в Атлантический океан. Все эти зимние расы сельдей обнаруживают более резкие колебания в численности по отдельным годам, чем весенние сельди, и уже это доказывает, что они являются чисто местными расами, которые легко поддаются влиянию изменчивых условий данного узкого района моря. Ряд неблагоприятных лет может повлечь за собою даже полное исчезновение той или другой расы, на что имеются указания в английской литературе.

Из всего изложенного ясно, что вопрос о миграциях морской сельди у берегов северной Европы выяснен пока лишь в самых общих чертах. В нем много еще непонятого, и потребуется большая работа, чтобы разъяснить до конца это сложное явление.

Еще менее разъяснен другой связанный с миграциями вопрос — о причинах колебаний в количестве подходящей к берегам сельди и, следовательно, колебаний уловов, от которых зависит благосостояние берегового населения.

Некоторая периодичность в уловах сельди давно уже обращала на себя внимание рыбаков и была известна исследователям. Еще Бек (Boeck, 1861) отметил на основании исторических данных, что подход норвежской весенней сельди (*vaarsild*) как к южному побережью Норвегии, так и к Богуслену (в Швеции у Гетеборга), подвержен периодическим колебаниям и обнаруживает «сельдяные периоды», т. е. периоды повышения и понижения лова. Таким периодом весенней сельди было у западных берегов Норвегии время с 1808 по 1871 г.: с 1808 г. сельдь начала, вместо февраля, приходиться все ранее и ранее и в 1850 г. приходила уже 25 декабря, причем количество уловов постепенно возрастало. Затем постепенно приход сельди стал возвращаться к прежнему сроку, и численность его при этом значительно убывала. Когда в 1871 г. сельдь пришла опять в феврале, ловилось ее так мало, что промысел совсем упал. Такой же период у берегов

Богуслена наблюдался по историческим данным с 1750 по 1808 г. Бек считает, что причины этого явления лежат в каких-то невыясненных еще общих условиях жизни моря, не зависящих от промысла, и что сельдь на самом деле не исчезает, а меняет место своего нереста и икрометания. Ввиду совпадения времени исчезновения весенней сельди у берегов Богуслена (в 1808 г.) с появлением ее в более значительных массах у берегов юго-западной Норвегии, многие исследователи считали, что те массы сельди, которые покинули берега Богуслена, стали подходить к берегам Норвегии. Бек высказывался, однако, против этого мнения, так как нередко в прежние времена усиление хода сельди наблюдалось одновременно у тех и у других берегов, а кроме того сельдь Богуслена представляет собою особую расу.

Льонгманн (Ljungmann, 1879) дает следующую таблицу периодов обильных и скудных ловов сельди у берегов Богуслена:

Годы богатых ловов	Годы скудных ловов
1307—1362	—
—	1363—1418
1419—1474	—
—	1474—1530
1531—1586	—
—	1587—1642
1643—1698	—
—	1699—1747
1748—1808	—
—	1809—1877
1878—1896	—

Периоды эти охватывают около 50 лет каждый, но иногда и более продолжительное время. Насколько колебания в уловах сельди бывают значительны, показывает диаграмма уловов за последние 60 лет (рис. 10), приводимая Иогансеном.

Мнения о причинах таких колебаний очень различны. Льюнгманн утверждает, что они совпадают с периодичностью солнечных пятен, тогда как Петтерсон (Pettersson, 1922) находит зависимость между уловами

и периодами изменения силы приливов. Эти последние имеют большие периоды в 1800 лет и меньшие периоды в 111 лет. Когда приливы достигают большой силы, они вгоняют в Скагеррак, к берегам Богуслена, большое количество северной холодной воды и препятствуют проникновению теплой воды Гольфстрима. Вследствие этого места икротетания сельди перемеща-

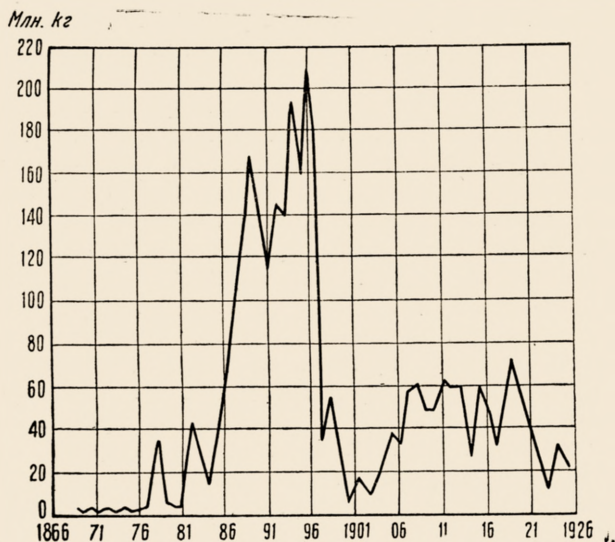


Рис. 10. Уловы сельди в Богуслене с 1868 по 1925 г. (по Льюнганну из Иогансена).

ются с западного берега Норвегии к востоку и значительно большее количество сельди подходит к Богуслену. Иогансен (Johansen, 1927) соглашается с тем, что периоды обильного и скудного лова зависят от колебаний количества холодной и теплой воды, входящей в Скагеррак вследствие колебаний в силе приливов, но полагает, что эта вода действует главным образом на перемещение мест икротетания с Доггербанка на Ютландскую банку, и это вызывает более обильный подход весенней сельди к берегам Богуслена.

Все эти гипотезы, конечно, пока еще недостаточно прочно установлены. Ясно лишь одно — что мы имеем здесь какую-то периодичность внешних условий, зависящих от космических или физико-географических причин. Явление периодичности усиления и ослабления подходов сельди остается все же пока загадкой, которая ждет своего разрешения от более углубленного исследования биологии сельди, связи ее с физико-географическими условиями, а равно от изучения периодических колебаний этих условий в зависимости от космических причин.

Имеющиеся у нас в настоящее время сведения совершенно недостаточны для того, чтобы выяснить, как исторически сложились миграции сельди в атлантических водах, по этому поводу можно высказать лишь несколько предположений.

Судя по близости беломорской и карской сельди с тихоокеанской (о чем нам придется еще говорить далее), можно думать, что, по крайней мере частично, в Атлантический океан — особенно в самую северную его часть — сельдь пришла из Тихого, как это полагает и Л. С. Берг, причисляющий ее к «амфибореальным» видам (1933). В настоящее время, однако, вдоль северных берегов азиатского материка, от Карского моря до Берингова пролива, сельдь отсутствует, и распространение ее является прерванным. Пройти это расстояние она могла лишь при более теплом климате, в конце третичной эпохи или в межледниковый период. Произошла ли, однако, вся сельдь Атлантического океана от тихоокеанской, пока сказать трудно. Надо помнить, что семейство сельдевых вообще представляет собою одну из наиболее древних групп и широко представлено в тропических и субтропических водах как Тихого, так и Атлантического океанов.

Что касается современных миграций сельди, то они могли сложиться лишь в еще более позднее время, так как в разгар ледникового периода Скандинавский полуостров, острова Великобритании и вся северная часть центральной Европы находились под толстым покровом глетчерного льда, а окружающие воды представляли собою воды Гренландии или Антарктики с пловучими льдами и айсбергами (см. рис. 68). Вся

фауна умеренных вод была оттеснена к югу, и сельдь, как рыба, не выносящая низких температур арктических вод, должна была также находиться значительно южнее своей современной области распространения. Лишь с началом окончательного отступления ледников и с перемещением Гольфстрима, принявшего современное положение, могли создаться условия, поведшие к образованию тех миграционных движений сельди, которые мы сейчас наблюдаем. При этом под влиянием течений сложились три самостоятельных области миграций сельди: Балтийское море, Немецкое море и атлантические воды побережья Норвегии. Балтийское море, имевшее сложную историю и подвергавшееся сильному опреснению, затем почти замкнувшееся, заселилось совершенно особыми расами сельди, приспособившимися к его своеобразным условиям. Возможно даже, что сельдь проникла сюда непосредственно из северных вод, в период соединения Балтийского моря с Ледовитым океаном. Миграции балтийских рас сельди, как мы видели, не выходят за пределы Балтийского моря и коротки, так как сводятся главным образом к перемещению из открытого моря в те или иные заливы и бухты или просто к подходу к берегам.

В Немецком море благодаря создавшемуся в нем круговому течению миграции сельди также не получили большого развития и ограничиваются преимущественно перемещениями в пределах моря. Проводят ли сельди Немецкого моря часть своей жизни в открытом океане, с точностью пока выяснить не удалось. У побережья Норвегии мощный поток Атлантического течения создал условия, благоприятные для отдаленных миграций сельди, и здесь, мы видим, они достигают своей максимальной амплитуды. Сельдь, поставленная первоначально в необходимость вернуться на место своей родины, продолжает и в остальную часть своей жизни совершать отдаленные путешествия по океаническому простору.

Недавность возникновения миграций сельди в атлантических водах, быть может, и является причиной недостаточной устойчивости их, миграционные навыки не прочно закреплены наследственностью, полное

равновесие не достигнуто и миграции находятся еще в периоде становления. Быть может, именно в этом причина и тех колебаний в подходе сельди, о которых мы говорили выше.

В наших северных водах сельдь распространена вдоль всего Мурманского берега в Баренцовом море, в Белом море, в Чешской губе, у острова Колгуева и в западной части Карского моря. До недавнего времени, впрочем, она была известна лишь из западной части этого района, с Мурманского берега и из Белого моря, но в 1925 г. экспедиция Е. К. Суворова открыла присутствие сельди в Чешской губе (Суворов, 1925; Рабинерсон, 1927), а в 1929—1933 гг. сельдь была найдена в юго-восточной части Баренцова моря, получившей название Печорского моря, и именно в районе мыса Русский заворот, у устья реки Индиги, в открытой части Чешской губы, близ устья реки Северной Камбальницы и в бухте Ременга на острове Колгуеве (Макушок, 1934). Позднее она была найдена и в Карском море — в Югорском Шаре и в Карской губе (Макушок, 1935).

Промысловое значение сельди мурманских вод в до-революционный период считалось совершенно незначительным, и хотя было известно, что сельдь заходит как летом, так и зимой в заливы и в бухты, и Мурманская научно-промысловая экспедиция многократно констатировала в своих отчетах такие заходы (Макушок, 1932), но эти подходы сельди считались случайными и незначительными. За последние годы, однако, в связи с мощным развитием на севере промыслового дела было обращено внимание и на сельдь, и как раз с этим временем, повидимому, совпало и такое усиление подходов сельди и заходов ее в бухты, какого не наблюдалось ранее. Начало крупного лова сельди на Мурманском берегу надо отнести к 1933 г., когда впервые были применены огромные запорные невода для закрывания входа в бухту, куда зашла сельдь, и созданы специальные организации для ловли, транспорта и обработки сельди. Насколько велики были

результаты этих первых опытов лова, показывают следующие цифры (Иванов, 1935):

Выловлено в центнерах:

	Зимой	Летом	Всего
1933 г.	630 068	63 332	679 400
1934 г.	1 009 601	21 852	1 031 453
1935 г. (до I.VIII)	871 255	83 230	954 485

Мурман вышел таким образом сразу на первое место в Союзе по добыче сельди, и несомненно сельдяному промыслу там предстоит блестящее развитие. Это обстоятельство сделало необходимым поставить надлежащим образом также и научное исследование сельди, и уже в 1933 г. была организована Наркомснабом и Главрыбой Северная сельдяная экспедиция под начальством С. В. Аверинцева, а с 1934 г. изучением сельди занялся новый Полярный институт рыбного хозяйства и океанографии имени Н. М. Книповича, который и в настоящее время значительную часть своих сил посвящает исследованию сельди, — появление ее в столь огромном количестве поставило перед наукой трудно разрешимую задачу.

Еще А. И. Рабинерсоном (1925), который первый исследовал ее подробнее, мурманская сельдь была признана тождественной с норвежской сельдью, позднее это тождество было подтверждено исследованиями С. В. Аверинцева (1934) и с некоторыми оговорками признается М. П. Сомовым (1934). Сельдь эта, действительно, относится к группе многопозвонковых сельдей, обладающих 57—58 позвонками, чем она отличается от главной массы беломорской сельди и от сельдей Печорского и Карского морей. Ни по своим измерениям, ни по меристическим (числовым) признакам она неотличима от той сельди, которая водится у берегов Норвегии и прекрасно изучена норвежскими учеными. Особенностью этой сельди на Мурмане является то обстоятельство, что ни в губах, куда она заходит, ни в открытом море не встречается особей старше 5-летнего возраста, главная же масса состоит из сельдей 2—4 лет и даже годовичков. Половозрелых сельдей с текущей икрой до сих пор не было найдено, и места нереста и икрометания остаются в наших во-

дах совершенно неизвестными. Все сельди, ловающиеся в открытом море плавными сетями, оказываются средней и крупной сельдью, ни разу еще не нерестившейся. Эти обстоятельства заставляют С. В. Аверинцева (1934) прийти к выводу, что «наша многопозвоночная неполовозрелая сельдь не что иное, как молодь норвежской расы, икромечущей в феврале — марте на очень большом протяжении, именно от Кристиансанда и Флеккифиорда до Лофотен и Вестеролена. Не исключена возможность примеси к этим сельдям особей, икромечущих где-либо гораздо севернее указанных мест». Эта молодь держится и подрастает в наших водах, подходя летом и зимой к берегам и заходя в бухты, а с наступлением половой зрелости направляется к берегам Норвегии для икрометания. С. В. Аверинцев считает возможным также, что ее появление в наших водах за последние годы в таком большом количестве стоит в связи «с общими изменениями в распределении различных животных в западной половине Баренцова моря и в связи с изменениями в относительных количествах числа особей сельдей, икромечущих у юго-западного конца Скандинавского полуострова и в районе Лофотен — Вестеролена».

Против такого мнения, поддерживаемого С. В. Аверинцевым, энергично возражают другие исследователи (Макушок, 1932; Сомов, 1934); они считают, что несмотря на несомненную принадлежность мурманской сельди к норвежской расе она все же составляет особое население, живет исключительно в водах Баренцова моря и там же мечет икру и проходит первые стадии развития. Правда, они не могут указать сейчас мест нереста или хотя бы массового нахождения молодых личинок сельди, но объясняют это техническими трудностями и малой изученностью сельди. В доказательство приводится также и ссылка на изложенные выше взгляды на миграции норвежской сельди Руннстрема, которые по нашему мнению, однако, вовсе не опровергают теорию Леа о миграции молодежи сельди к северу. К тому же недавнее открытие у берегов Норвегии новых нерестилищ сельди под 63 и 69° с. ш. делает еще более вероятным занос личинок с этих нерестилищ в мурманские воды.

Вопрос о миграциях и о происхождении мурманской сельди, во всяком случае, пока нельзя считать решенным в ту или другую сторону, он требует дальнейших тщательных и научно поставленных исследований. Пока не будут найдены в мурманских водах половозрелые или выметавшие икру сельди, пока не будут открыты нерестилища и массовые скопления личинок, все же приходится признать более вероятным ее норвежское происхождение.

Более изученным является вопрос о беломорской сельди, которая является предметом сравнительно скромного промысла. Изучением ее занимаются уже с 1924 г. (Рабинерсон, 1924, 1925; Аверинцев, 1925, 1927, 1928), и в основных чертах состав, распределение и миграции беломорских сельдей можно считать выясненными. В Белом море водятся как многопозвонковые сельди, так и малопозвонковые, содержащие 53—54 позвонка, и последние значительно преобладают. Многопозвонковые появляются немногочисленными косяками, подходящими осенью к берегам, и не имеют большого значения для промысла. Они исключительно неполовозрелые, не старше 3-летнего возраста, обыкновенно даже сеголетки или двулетки, принадлежащие все к одной расе. С. В. Аверинцев удачно назвал их «океаническими», — не подлежит никакому сомнению, что они представляют собой ту же мурманскую сельдь, входящую косяками в горло Белого моря и заходящую в Кандалакшский, Онежский и Двинский заливы. Сельди эти являются здесь лишь временными гостями, они не остаются в Белом море, и дальнейшая судьба их не выяснена, она стоит в связи с судьбой мурманской сельди.

Малопозвонковая сельдь Белого моря распространена не только по всему морю, но и занимает всю юго-восточную часть Баренцова моря (Печорское море) и встречается в западной части Карского моря. Своею главною особенностью — малым числом позвонков, — а равно и многими другими признаками, эти сельди приближаются к тихоокеанским (*Clupea harengus pallasi* C. V.), и нахождение их в этой части моря убедительно доказывает, что некогда, в период более теплого климата, тихоокеанские сельди водились у

северных берегов азиатского материка и имелась прямая связь между ними и атлантическими сельдями.

Малопозвонковые сельди делятся прежде всего на две группы: мелких и крупных сельдей, а каждая из этих групп делится на расы. Может показаться странным, что в таком сравнительно небольшом водоеме, как Белое море, мы находим ряд отдельных рас сельди, тогда как, например, на всем протяжении западного побережья Норвегии признается в настоящее время лишь одна раса. С. В. Аверинцев дает этому вполне естественно объяснение: гидрологические исследования в Белом море показали, что большие заливы его — Кандалакшский, Онежский и Двинский — имеют каждый свою систему течений, причем в каждом из них образуется круговой ток воды в определенном направлении. Личинки сельди и молодь ее не выходят вследствие этого из пределов залива, и в первые периоды своего развития сельдь подвергается действию своеобразных температурных и иных условий данного залива, что и накладывает на нее особый отпечаток и ведет к образованию расы. Правда, взрослые сельди выходят за пределы залива в открытое море и стаи их могут даже несколько перемешиваться, но когда наступает пора икрометания, они возвращаются в тот залив, в котором начали свою жизнь, и чистота расы таким образом поддерживается. Другая особенность малопозвонковой сельди Белого моря — ее недолговечность. По данным С. В. Аверинцева среди десятка тысяч особей восьмилетки встретились единицами, десятилетка попалась только раз, а девятилетки не было ни одной. Между тем у тех же сельдей в Печорском и в Карском море встречается большой процент 7—9-летних сельдей и попадаются даже 11—12-летние (Макушок, 1935).

Среди малопозвонковой сельди Белого моря С. В. Аверинцев различает пять отдельных рас, из которых три представляют собою мелкие расы Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов и две — крупные расы Кандалакшского и Двинского заливов. Расы эти не только различаются достаточно хорошо числовыми (меристическими) признаками, но и темпом роста и временем икрометания. Так, мелкая раса сельди

Кандалакшского залива подходит к берегам его для икрометания в апреле, когда залив покрыт еще неподвижным льдом, и мечет икру подо льдом на водорослях в течение одной-двух недель. Местные жители называют эту расу «егорьевской сельдью». Крупная раса Кандалакшского залива подходит к берегам в разгар лета, в конце июня или в начале июля, и мечет икру также почти у самого берега между водорослями. Поморы называют ее «ивановской сельдью». В Онежском заливе мелкая раса сельди приходит весной, когда залив уже совсем свободен от льда, и мечет икру в течение мая. Сельди этой расы держатся почти исключительно в Онежском заливе или поблизости от берега, или отходя на более глубокие места. В Двинском заливе сельди отличаются наименьшими размерами по сравнению с сельдями из других заливов и некоторыми особенностями темпа роста. Они подходят к берегам весной после таяния льда и мечут икру в мае, а может быть и позже. Во время икрометания вместе с ними попадают и сельди крупной расы Двинского залива, также занятые икрометанием, но отличающиеся не только размерами, но и вариированием признаков.

Нерестовые миграции всех этих рас беломорских сельдей, повидимому, не очень велики, так как сельди держатся в том же заливе или около него и с наступлением половой зрелости подходят стаями к берегам, и двигаются вдоль берегов без какого-либо определенного направления. Где они зимуют, неизвестно, но надо думать, что на более глубоких местах в заливе или около него. Выметав икру, тощая сельдь мелкими стайками расходится для откормки.

Кроме нерестовых совершаются, однако, и кормовые миграции, особенно осенью и зимою, когда сельдь уже откормится и станет жирной. В это время стаи сельдей подходят к тем же местам, где они весной или летом будут метать икру, и здесь часто составляют предмет промысла. Так, мелкая онежская сельдь в первой половине зимы подходит стаями к селению Сорока и вылавливается здесь жителями в большом количестве. Эту осеннюю сельдь поморы называют «успенскою». Точно так же и мелкая кандалакшская

сельдь осенью, собираясь на зимовку, подходит к берегам и заходит в отдельные губы залива, где ее ловят.

Встречается ли сельдь стаями в самом Белом море, вдали от берегов, пока неизвестно, хотя можно подозревать, что она там зимует на более глубоких местах. Точно так же неизвестны в точности и пути миграций. Вообще говоря, жизнь сельди в Белом море представляет довольно пеструю и сложную картину, и для того, чтобы ее выяснить в точности, нам предстоит еще много поработать, — исследование сейчас находится лишь в самом начале. Выяснение же жизни сельди очень важно не только в научном отношении, но и в практическом, без него нельзя себе составить ясного представления о количестве запасов сельди в Белом море и о возможности развития существующих промыслов.

Миграции тихоокеанской сельди представляют собою картину, не менее сложную, чем миграции атлантической, но в этой сложности мы пока только что начали разбираться. В то время как на Атлантическом океане жизнь сельди интенсивно изучается уже почти в течение столетия целым сонмом первоклассных ученых, на Тихом океане к изучению сельди приступлено лишь с начала нынешнего века, притом с ничтожными средствами.

Тихоокеанская сельдь считалась американскими ихтиологами первоначально особым видом, каковым ее признали в свое время Кювье и Валансьен, описавшие этот вид по экземплярам Палласа с берегов Камчатки под названием *Clupea pallasii* C. V. На основании своих исследований пишущий эти строки (Шмидт, 1904, 1905) доказал неосновательность такого отнесения к отдельному виду и высказался за признание тихоокеанской сельди лишь разновидностью, близкою к беломорской сельди (*Clupea harengus* var. *pallasii* C. V.). Позднейшие более подробные исследования Павленко (1914), Рабинерсона (1928), Аверинцева (1927) и особенно обстоятельная работа А. И. Амброза (1931) обнаружили еще более близкое отношение ее к атлан-

тической сельди и в особенности к беломорской расе, так что в настоящее время всю тихоокеанскую сельдь приходится считать просто подвидом *Clupea harengus subsp. pallasii* C. V., комплексом рас, оторванным от атлантического по своему распространению, так как в Ледовитом океане у берегов Сибири, повидимому, сельди нет.

В тихоокеанских водах сельдь распространена достаточно широко. Она встречается по обоим берегам Берингова моря, в более южной его части, и по берегу Северной Америки доходит до Сан-Диего. В нашей западной части Тихого океана она населяет Охотское и Японское моря, причем по материковому берегу в Японском море доходит до Фузана в Корее, тогда как по побережью Японии—лишь до северной части Нипона, в изобилии встречаясь, однако, как по западному, так и по северному и восточному берегам Иессо. На восточном берегу Нипона она распространена до Таширожима, заменяясь южнее более тепловодными видами сельдей.

Японские исследователи Фужита и Кокубо (Fujita а. Кокубо, 1927) считают, что у берегов Японии наблюдается 6 отдельных рас сельди, в том числе 3 морских расы и 3 «озерных», мечущих икру в сообщающихся с морем озерах, глубоких опресненных бухтах и заливах. Последние представляют собою, с практической точки зрения, расы второстепенные, они относительно малочисленны и занимают лишь небольшие районы. Из морских рас главной является хоккайдская, которая подходит весною к берегам самого северного из островов Японии, острова Иессо, и к западному берегу Сахалина. По мнению исследователей эта раса распространяется и в Охотское море. Из икры, отложенной сельдью у берегов Хоккайдо, выходят личинки, которые теплым Цусимским течением несутся на север и через пролив Лаперуза попадают в залив Анива (на юге Сахалина), к восточному берегу Сахалина и к северному берегу Иессо (рис. 11). Здесь молодь сельди смешивается с сельдью охотской расы, и эти смешанные стаи подходят затем к берегам. Часть молоди заносится течением даже на восточный берег Иессо до Куширо и дает здесь вследствие неблаго-

приятных условий мелкую сельдь, не более 2—3-летнего возраста¹.

Вторая раса сельдей Японского моря — чосенская (Чосен = Корея) — мечет икру у восточного

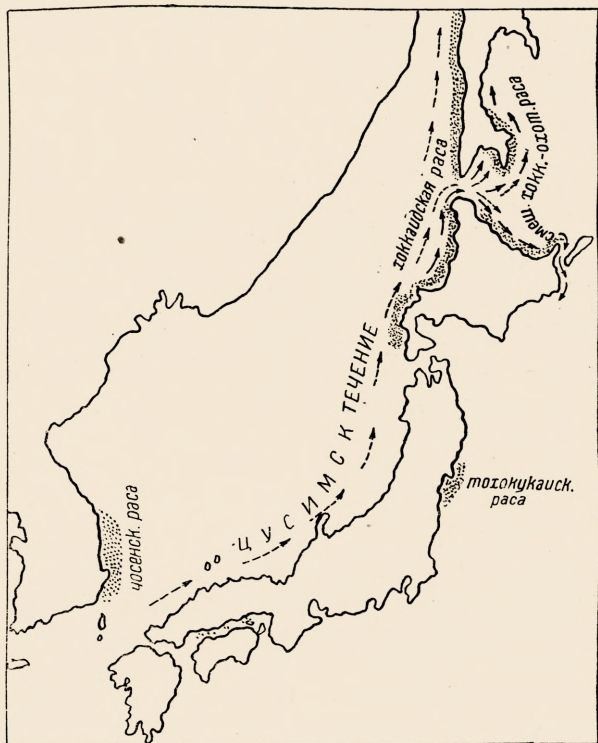


Рис. 11. Распространение сельди и расы ее у берегов Японии (по Фужита и Кокуб, ориг.).

берега Кореи, а третья раса — тохокукайская — представляет собою расу открытого Тихого океана и подходит к восточному берегу Нипона у Таширожима. Все эти три расы характеризуются определенными морфологическими особенностями, выявленными путем

¹ Эти выводы японских исследователей возбуждают, однако, некоторые сомнения и требуют подтверждения.

биометрических измерений по методу Гейнке, а также временами своих ходов, возрастным составом стай и другими биологическими признаками.

Таковы пока те скудные сведения, которыми мы располагаем о японских сельдях. Можно думать, что при более подробном и полном изучении рас сельди у берегов Японии выводы Фужита и Кокубо придется сильно изменить, так как представления их о смешанности стай у восточного берега Сахалина и у северного берега Иессо едва ли соответствуют действительному положению вещей.

Главную родиную тихоокеанской сельди является, повидимому, Северное Японское море,— здесь она находит наиболее благоприятные условия для своего развития и огромными стаями подходит к берегам нашего Приморья и особенно большими массами подваливает к берегам Сахалина и Иессо. На южном Сахалине пишущему эти строки удалось в 1901 г. лично познакомиться с биологией и промыслом сельди (Шмидт, 1905) и положить начало ее научному исследованию. Это дает возможность несколько ближе остановиться на миграциях сельди у сахалинских берегов.

По представлениям японских рыбаков «сельдь обыкновенно живет около самого Иессо на больших глубинах и лишь во время икрометания приближается к отмелым берегам. Это происходит по достижении ею трехлетнего возраста» (Такао Хоккен, 1897, стр. 13—14). Японские рыбаки, промысляющие на Сахалине, думают, что весной сельдь идет вдоль западного берега Сахалина с юга на север, вероятно с острова Иессо. Эти установившиеся мнения не подтверждаются, однако, фактами. Сельдь и здесь, конечно, живет не на глубинах, а в поверхностных слоях моря, вдали от берегов и приближается к последним для икрометания или для кормежки. Весною она подходит к берегам огромными стаями в целях размножения, но при этом вовсе не идет сплошным потоком вдоль берега с юга на север. Собранные мною сведения о дне первого прихода сельди к берегам Сахалина и Иессо за три года, нанесенные на карту, показали, что часто сельдь почти одновременно подходит к самым северным и самым южным промыслам и появляется раньше

или позже у промыслов, расположенных посредине. Точно так же нередко время прихода сельди у двух близко расположенных промыслов различается на несколько дней. К таким же выводам относительно подхода сельди к берегам пришел и М. Н. Павленко (1914) на основании своих наблюдений в Татарском проливе. Все это показывает, что сельдь прямо подходит с моря к берегам и что она зимою держится не в дальнем расстоянии в открытом море.

Первый ход сельди на Сахалине представляет собою грандиозное явление. В тех областях, где море у берегов зимою замерзает, он начинается обыкновенно вскоре после освобождения моря от льда. Сперва, по словам японцев-промышленников, за два-три дня до начала хода появляются «передовики» («юки-баши-ри» по-японски) — крупные, ярко окрашенные сельди, в небольшом числе. Затем появляются сразу у самого берега огромные стаи сельдей, — приближение их замечается промышленниками уже по цвету и движениям воды и по поведению морских птиц, — тучи чаек и моевок начинают кружиться над водою, оглашая воздух своим криком. Сельдь сразу начинает ловиться в выставленные ставные невода-ловушки. Ход обыкновенно начинается и достигает наибольшей интенсивности ночью, и чем ночь темнее, тем сельдь ловится в большем количестве. Если погода хорошая, то и ночью хорошо заметно, когда появляется сельдь: вода особенно плещет, и по этому звуку рыбаки угадывают, что ход начался. День или два сельдь густыми стаями гуляет около берега, на глубине 4—8 м, не подходит к самому берегу и не мечет икры, — в это-то время главным образом она и ловится в выставленные невода. Затем, отыскав подходящие для икрометания места (рис. 12), сельдь приваливает к отмелям и банкам у самого берега, поросшим фукусами и ламинариями, и выпускает здесь икру и молоки, причем икра откладывается главным образом на водоросли, к которым прикрепляется благодаря своей клейкости. Икрометание совершается на самых мелких местах, до метра глубины, так что когда приваливают массы сельди, то головки и спинки рыб в верхних рядах выставляются на поверхности. Самцы сельди выпу-

скают молоки в таком количестве, что вода нередко на много сот метров от берега становится белою, молочною, и так как молоки жирные, то волнение на банках прекращается, как от пролитого масла, и поверхность моря становится гладкою. Чувствуется и своеобразный запах молок.

Обыкновенно икрометание происходит днем, и в течение тех одного-двух дней, когда сельдь мечет



Рис. 12. Место нереста сельди в Советской гавани, Северная бухта (по М. Н. Павленко).

икру, она попадает в ставной невод сравнительно немного,—вся масса сельди находится под самым берегом. Погода очень влияет на икрометание,—холода и присутствие льдов могут задержать его и даже вызвать полное отсутствие хода сельди. Если погода бурная и у берегов сильное волнение, то сельдь совсем не гуляет у берега, а прямо направляется к мелким местам, выметывает икру и уходит. Улов в этом случае плох,—рыба не попадает в невод. Если разыгрывается сильный шторм во время икрометания, то, случается, волны наметывают на берег целые валы сельди. Так, в апреле 1899 г. в Корсаковском посту огромное коли-

чество сельди было выброшено на берег, — образовался большой вал, и японцы наполняли сельдью ведра и корзины, а поселенцы приезжали с телегами и нагружали их до верху (рис. 13). Если буря наступает после икрометания, то волны выкидывают на берег массу икры, смывую со дна и с водорослей. В июне 1901 г. пишущему эти строки пришлось итти на западном берегу Сахалина у промысла Осойконт-



Рис. 13. Сельдь, выброшенная бурей на берег у поста Корсаковско-го, в заливе Анива, на южном Сахалине, в 1899 г. (по Шмидту).

мари несколько километров по сплошному ковру из мягкого слоя уже высохшей икры, — слой этот был в несколько шагов шириною и тянулся сплошной лентой по берегу моря. Японцы на промысле Осойконт-мари рассказывали, что из этой икры, выброшенной во время первого хода сельди, они наварили 900 пудов тука.

По окончании икрометания сельдь так же быстро исчезает, как появилась. Затем следует перерыв совершенно неопределенной продолжительности — иногда лишь несколько дней, иногда же две или даже три недели. Поскольку позволяет погода, невода на промыслах

остаются выставленными, но сельдь не ловится вовсе или ловится в небольшом количестве. Но вот приближаются к берегам новые стаи сельди, и начинается ее второй ход. Он растягивается обыкновенно на несколько более продолжительный срок, чем первый, и продолжается дней 5—6, иногда как бы разбивается на несколько мелких ходов. Затем следует опять затишье на неопределенное время, когда сельдь ловится в водах слабо, и наступает третий ход, еще более слабый, чем второй. Иногда в середине лета наблюдается и еще один подъем уловов, который называют четвертым ходом.

Что касается времени этих миграций сельди к берегам, то оно очень различно для каждого отдельного пункта побережья, колеблется по годам в довольно широких пределах, как мы уже говорили выше, и не обнаруживает такой последовательности, которая свидетельствовала бы о продвижении общей массы сельди вдоль берега. На острове Иессо, на западном берегу, первый ход сельди начинается в течение первой половины апреля, с 3—4-го по 13—15-е, тогда как на восточном берегу, в Немуро, он наблюдается около конца апреля. На западном берегу Сахалина первый ход сельди приурочивается обыкновенно к последней декаде апреля, между 17 и 28-м, тогда как в заливе Анива запоздывает еще на неделю и бывает между 25 апреля и 7 мая. На восточном берегу Сахалина, в Охотском море, благодаря более суровым условиям температуры воды и воздуха и нередко поздно расходящимся льдам первый ход сельди наступает лишь во второй и третьей декаде мая и бывает с 12 по 27 мая. Второй и следующие ходы точно так же варьируют и по местностям и по годам в одном пункте.

Состав стай сельди во время этих трех-четырёх ходов очень различен: первый ход состоит исключительно из крупных и вполне половозрелых рыб, при втором ходе сельдь мельче и не вся половозрелая, тогда как при третьем она еще мельче и содержит иногда более половины или даже 98% незрелых особей. По аналогии с тем, что наблюдается в заливе Петра Великого, где состав стай исследован подробнее, можно думать, что во время первого хода идут сельди стар-

ших возрастов, тогда как последующие ходы содержат значительную примесь молодых или даже исключительно состоят из последних.

Все эти наблюдения производились в той части западного побережья Сахалина, которая по Портсмутскому договору перешла во владение Японии, почему

для нас более подробное исследование миграций сельди в этих водах сделалось невозможным. В более северной части, которая осталась в нашем владении, к северу от 50° с ш. пишущему эти строки удалось познакомиться с ходом сельди в 1933 г., на

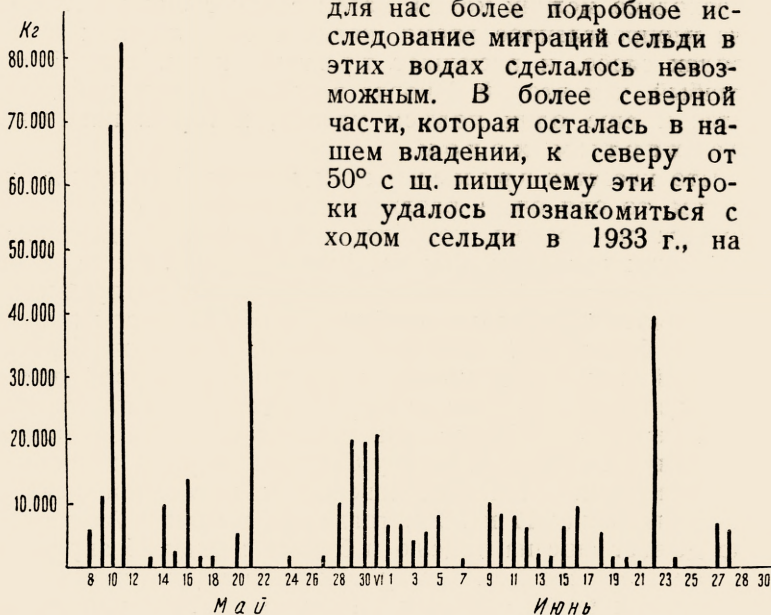


Рис. 15. Уловы сельди четырьмя ставными неводами в районе Широкой Пади, на западном берегу Сахалина, в мае и июне 1933 г. (ориг.).

промысле Широкая Падь (рис. 14), являющемся в настоящее время главным из наших сельдяных промыслов на этом побережье.

Первый ход сельди и здесь несмотря на значительно более северное положение происходит около 20 апреля, и в 1933 г. наблюдался между 20 и 23 апреля, когда у берегов еще был лед, и ставные невода на промысловых участках, прилежащих к Широкой Пади, не были поставлены. Ход этот был, таким образом, пропущен промышленниками, и начать лов удалось



Рис. 14. Промысел Широкая Падь на западном берегу Сахалина в 1933 г. (оригинал).

лишь с 8 мая, когда на одном из участков начал действовать ставной невод. Диаграмма уловов на этих четырех участках (рис. 15) обнаруживает три подъема (10—11, 28—31 мая и 22 июня), которые, может быть, соответствуют второму-четвертому ходам сельди на юге Сахалина, так как и время приблизительно совпадает, но, вообще говоря, местные русские и корейские рыбаки этих ходов так определенно не различают, как это делают японцы.

В конце июня ставные невода снимаются. Вместе с тем еще с десятых чисел июня наступает время «глу-

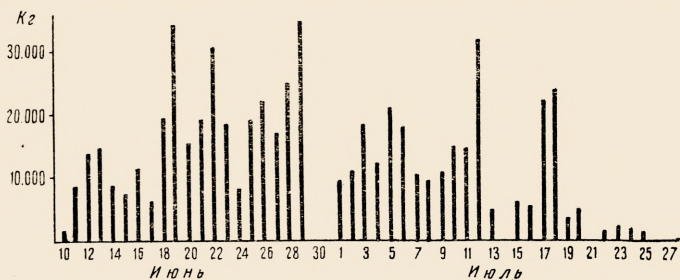


Рис. 16. Уловы сельди плавными сетями (глубьевого лова) в Широкой Пади в июне и июле 1933 г. (ориг.).

бьевого» лова сельди, производимого далее от берегов (однако, не более 5—6 км от них), плавными сетями ночью, в поверхностных слоях воды.

Результаты уловов на промысле Широкая Падь в июне и июле 1933 г. изображены на диаграмме (рис. 16). Колебания уловов и здесь зависят главным образом от подходов сельди, перерывы обуславливаются штормовыми днями. Еще лучше отражается пульсация подхода сельди, если изобразить на диаграмме (рис. 17) улов сельди за дневной выезд на одно промысловое судно (бот или кавасаки). Сельдь в это время уже мало подходит к самому берегу, и этим объясняются незначительные уловы ставных неводов, но она держится в открытом море и время от времени стаи ее приближаются к берегу в целях питания и держатся в верхних слоях над глубинами в 40—70 м, где и попадают ночью в плавные сети. Довольно резкие подъ-

емы и падения уловов обнаруживают и здесь как бы отдельные подходы сельди, но закономерность их удастся нам разгадать, конечно, лишь после продолжительных систематических наблюдений и исследований путем пробных ловов на разных глубинах, сопровождаемых определением температур, солености, течений и распределения планктона. В небольшом масштабе та-

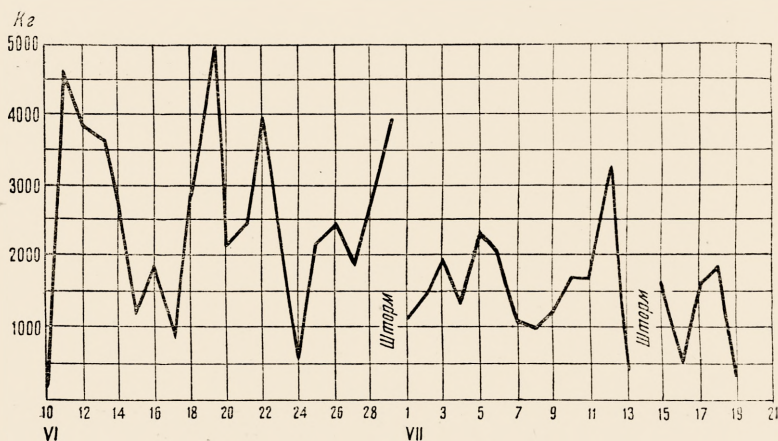


Рис. 17. Колебания уловов сельди на одно промысловое судно за день, в июне и июле 1933 г. при глубьевом лове в Широкой Пади, на западном берегу Сахалина (оригинал).

кие исследования производились в 1933 и 1934 гг. Сахалинской станцией рыбного хозяйства, но результаты их пока не опубликованы.

Более подробно исследованы условия биологии и миграций сельди в заливе Петра Великого благодаря многолетним работам А. И. Амброза (1931). Здесь картина миграций сельди совершенно иная, чем на противоположном берегу Японского моря. Это объясняется прежде всего тем, что и раса сельди здесь, повидимому, другая: по тщательным исследованиям Амброза она тождественна с сельдью корейской расы Фужита и Кокубо, тогда как сахалинская сельдь, а также сельдь северной части Татарского пролива (залива Де-Кастри) не отличается от хоккайдской.

Ход сельди начинается в заливе Петра Великого и в заливе Посьета очень рано: в заливе Посьета в январе или в феврале, в Амурском и Уссурийском заливах — в начале марта, и заканчивается в мае — июне. В это зимнее и весеннее время сельдь идет главным образом для икрометания, причем вначале идут наиболее крупные и старые сельди 8—4 лет, более молодые примешиваются к ним лишь в очень ограниченном числе. Надо думать, что чем старше сельдь, тем раньше у нее созревают половые продукты и тем раньше, следовательно, начинается ее ход. Интересно, что и среди сельдей одной возрастной группы в начале хода идут наиболее крупные особи, затем более мелкие. Подход к берегам начинается несколько ранее полного созревания

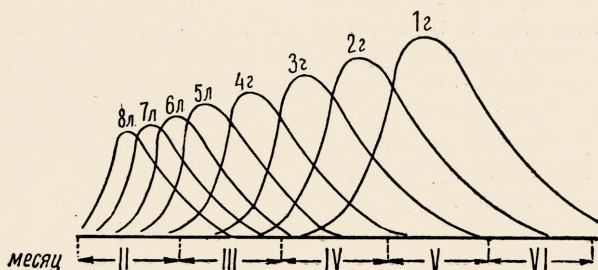


Рис. 18. Возрастной состав сельди в разные месяцы ее хода в заливе Петра Великого (по А. И. Амброзу).

ния половых продуктов, и они достигают окончательной зрелости уже у берегов.

Постепенная смена состава стай сельди, подходящих к берегам в заливе Петра Великого, лучше всего может быть выражена схемою (рис. 18), где ход каждой возрастной категории характеризуется асимметричной кривой, причем максимальный процент содержания данной группы в уловах непрерывно увеличивается от старших возрастов к младшим. Практически и здесь можно различить несколько ходов. Первым ходом, в феврале и в начале марта, надо считать ход восьми-пятiletних сельдей с большой примесью (50—60%) четырехлетних. В это время заливы покрыты еще льдом, и ход совершается подо льдом. Второй ход со-

стоит главным образом из четырехлетних сельдей с некоторой примесью трехлеток. Основное ядро третьего хода составляют трехлетки с примесью некоторого количества двухлеток. Четвертый ход «майской» сельди состоит главным образом из двухлеток, немногих запоздавших трехлеток, изредка особей старшего возраста и часто с некоторым количеством сельдей из более ранних ходов, уже отнерестовавших и приближающихся к берегам для откорма.

В заливе Посьета наибольшие уловы дают второй и третий ходы, тогда как в Амурском и Уссурийском — первый и второй. Сроки ходов по годам несколько различаются, но не более как на 3—5 дней. Первый ход продолжается обыкновенно до 23—25 марта, второй до 1—5 апреля, третий до 15—20 апреля и четвертый заканчивается в конце мая, а то и в июне. В течение лета и осени вблизи берегов остаются только второгодки и сеголетки, — сельди более старых возрастов попадают единичными экземплярами случайно. Сеголетки встречаются в большом количестве и даже составляют предмет промысла, — их ловят под названием «кильки» мелкоючеистыми сетями, и они идут в посол и на приготовление консервов. Промыслу этому, однако, едва ли можно сочувствовать. В конце октября и в ноябре наблюдается еще подход к берегам трехлеток, к которым примешивается некоторое количество сельди четырехлетнего возраста.

Эти ходы сельди стоят, повидимому, в тесной связи с температурами воды. В заливе Посьета, в 1927 г., например, температура воды была в среднем до 10 марта $-1,8^{\circ}\text{C}$, и ход сельди имел в отношении возраста ровный однородный состав с преобладанием четырехлеток, но как только после этого срока температура поднялась в среднем до $-1,13^{\circ}\text{C}$, сразу четырехлетки пошли на убыль и стали увеличиваться в уловах трехлетки. Количество последних постепенно возрастало, пока не достигло максимума при $+3,31^{\circ}\text{C}$ в первую декаду апреля. Слабый ход двухлеток начался при температуре $+1,0^{\circ}\text{C}$, а массовый их ход был приурочен к температурам между $+5,76^{\circ}$ и $+9,99^{\circ}\text{C}$. Годовики появились лишь при температуре $+10,0^{\circ}\text{C}$. С некоторыми вариациями сходные соотношения наблю-

дались и в других частях залива Петра Великого. В общем можно сказать, что сельдь здесь привязана к относительно низким температурам и лишь молодые ее возрасты требуют температур более умеренных.

Сравнительно мало разборчивой тихоокеанская сельдь является по отношению к солености морской воды: она часто заходит в сильно опресненные бухты, подходит к устьям рек и даже заходит в реки. Некоторое влияние на ход сельди оказывает ветер: встречный ветер нередко задерживает и приостанавливает ход, тогда как попутный его усиливает. Однако по наблюдениям Амброза эта связь обнаруживается лишь в зимний сезон, тогда как весной и летом ходы сельди почти независимы от ветров средней силы.

Все обстоятельства ходов сельди свидетельствуют о том, что она не совершает особенно больших миграций, а держится тут же стаями в открытом море, и различные возрасты ее в разное время и при различных условиях подходят к берегам, смешиваясь в разных комбинациях. Нет никаких оснований думать, чтобы сельдь к нам шла откуда-нибудь с юга, например от берегов южной Кореи. Можно скорее предполагать, что часть молоди, вышедшей из икры, отложенной у наших берегов, увлекается течением на юг. Таким образом сельдь залива Петра Великого и прилежащих вод материкового побережья напоминает по своим миграциям те условия, которые мы наблюдаем в Немецком море, у берегов Англии и Шотландии и в Немецкой бухте — там также сельди не совершают больших миграций и держатся в открытом море, подходя к берегам то для икрометания, то для питания и смешиваясь в разных возрастных комбинациях.

В восточной части Японского моря, у берегов северной Японии и Сахалина, как мы видели выше, можно ожидать иных условий. Там проходит с юга на север вдоль берега теплое Цусимское течение (рис. 11), подобное Атлантическому течению, омывающему берега Норвегии, но менее мощное. Взрослая сельдь не подчиняется ему и не идет сплошным потоком с юга на север, как думали ранее рыбаки, но течением, без сомнения, захватывается молодь, вышедшая из икры в более южных частях побережья, и несется на север, постепенно раз-

виваясь и вырастая в пути. Надо думать, что личинки, вышедшие из икры в мае у берегов Хоккайдо, к осени доносятся до узкой части Татарского пролива, где течение сильно ослабевает, охлаждается и заворачивает на запад, направляясь затем вдоль материкового берега к югу. Если бы молодь сельди не обладала инстинктом по достижении известного возраста идти против течения, то она должна была бы скопляться массами в узкой северной части Японского моря, что было бы невыгодно как в смысле питания, так и в смысле размножения, — к одним и тем же местам нереста устремлялось бы огромное количество сельди, они переполнялись бы и условия развития следующего поколения были бы чрезвычайно неблагоприятны. Ввиду этого, надо полагать, здесь сельдь по мере вырастания отходит медленно на юг, и по всей вероятности это совершается так же, как у берегов Норвегии, не сразу, а постепенно, в течение 3—4 лет и не по прямому пути, а при помощи последовательных подходов к берегу и отходов в открытое море (рис. 5). Таким образом, к моменту достижения полной зрелости, на третьем году жизни (по наблюдениям Амброза в заливе Петра Великого двухлетки еще не все созревают) сельдь оказывается, вероятно, близко от мест, где вышла из икры. Продолжается ли такое продвижение сельди на юг, против течения, за время всей ее дальнейшей жизни, или этот инстинкт постепенно угасает и, достигнув определенного возраста, например, 4—5 лет, сельдь остается в той области моря, где она появилась на свет, могут решить лишь дальнейшие исследования. Во всяком случае, лишь путем такого постепенного продвижения на юг в течение периода созревания и роста может быть достигнуто равномерное распределение сельди по удобным нерестилищам, повидимому, не слишком многочисленным.

Вторым биологическим приспособлением, преследующим ту же цель, является одновременное созревание половых продуктов у сельди разного возраста. Двух- и трехлетки созревают лишь в летние месяцы, тогда как более старые возрасты приходят с готовыми половыми продуктами уже весной или даже (в заливе Петра Великого) зимою. Таким образом, период икро-

метания растягивается на 3—5 месяцев и не получается чрезмерного скопления икры на нерестилищах и избытки молоди, нуждающейся в одинаковой пище.

Подводя итоги сказанному о морской сельди, мы можем отметить, что эта типичная пелагическая рыба в своих миграциях всецело связана с окружающими условиями, а из этих условий самой существенной является степень подвижности водной среды. Несколько моментов в жизни сельди оказываются основными и решающими: судьба личинок и мальков после выхода из икры, расположение удобных нерестилищ и распределение скоплений планктона. В тех областях моря, где подвижность водной среды невелика, где она ограничивается перемежающимися приливными течениями, действием ветра и слабыми поверхностными токами воды, миграции сельди невелики по протяжению. Молодь ее не уносится здесь далеко от места, где она вышла из икры, и вырастает до взрослого состояния в ближайших к нему водах открытого моря. Взрослые сельди не имеют настоящей необходимости совершать дальние путешествия, — стаи их ограничиваются перемещениями, вызываемыми температурными условиями и поисками пищи, погоней за скоплениями планктона. Эти последние, однако, не будучи увлекаемы течением, являются также более стационарными. В период размножения сельди без труда находят те нерестилища, на которых сами увидели свет, — до них недалеко, достаточно подойти к берегу, чтобы на них натолкнуться.

Иное дело в тех областях моря, где вся водная среда находится в состоянии постоянного движения в одном определенном направлении, — представляет собою как бы реку, текущую внутри моря. В этом случае, как мы видели на примере норвежской и сахалинской сельди, течение увлекает молодь сельди, вышедшую из икры на нерестилище, первое время неспособную справиться с течением. Молодь заносится им в области неблагоприятные для дальнейшей жизни сельди, особенно для ее будущего размножения. Выработка инстинкта миграции в направлении, обратном течению, оказывает

ся единственным возможным выходом из создавшегося положения. Как только сельдь достигает такого возраста, что может уже бороться с течением, она начинает своеобразное путешествие. Это последнее совершается не по прямому пути, а зигзагами, что вызвано миграциями к берегам и от берегов в связи с температурными условиями и нахождением пищи; возможно, что при этом играет роль и большая легкость передвижения не прямо против течения, а под некоторым углом к нему. В результате, через несколько лет, сельдь попадает на свою родину и в дальнейшем, надо думать, уходит от нее лишь на такое расстояние, что может вернуться обратно ко времени размножения на это столь удобное для нее место, хорошо приспособленное ко всему циклу ее жизни.

Мы имеем таким образом два типа миграции сельди (это обстоятельство не было еще никем надлежащим образом отмечено); их можно назвать о р д и н а р н ы м и и в о з в р а т н ы м типом — биологически они достаточно хорошо различаются.

Если при ординарных миграциях местом нереста сельди является более или менее замкнутая бухта с некоторыми особенностями своей среды, например, сильно опресненная, и если в остальное время своей жизни сельдь держится в открытом море перед ее входом, то, с одной стороны, происходит меньше рассеяния молоди, которая вырастает в бухте, с другой — в бухту не идут сельди, к ней не приспособленные, и потому происходит меньшее смешение сельдей данной бухты с посторонними. В результате создаются как бы условия некоторой изоляции данных стай сельдей, и в течение ряда веков или тысячелетий может выработаться с а м о с т о я т е л ь н а я р а с а, отличающаяся более или менее резкими морфологическими особенностями.

При нерестилищах у открытых берегов эти изолирующие условия сказываются в значительно меньшей степени, и мы встречаем б óльшую разнородность и смешанность расового состава сельдей. В условиях же возвратной миграции, на всем обширном захватываемом ею пространстве мы имеем постоянное перемешивание и личинок и взрослых форм, и на протяжении сотен и тысяч километров наблюдается одна и та же,

морфологически не дифференцирующаяся раса, — тако-
вы условия, наблюдаемые у берегов Норвегии и у бере-
гов Сахалина и Иессо.

Особое положение в семействе сельдей занимает группа видов, ведущая в море пелагический образ жизни, но приспособившаяся также к жизни в сильно опресненных водах устьев рек и даже заходящая в реки и поднимающаяся по ним в целях икрометания. К этим проходным или речным сельдям относится в северном Атлантическом океане род *Alosa*, представленный у берегов Европы видами *Alosa vulgaris* и *Alosa finta*, а у берегов Северной Америки сельдью шэд (*Alosa sapidissima*). Рыбы эти, довольно крупные по размерам (*Alosa vulgaris* достигает 60 см в длину и 6 кг веса), проводят большую часть жизни в море, но в период размножения весной входят в большие реки и высоко по ним поднимаются. Так, в Рейне *Alosa vulgaris* в прежнее время поднималась до его верхнего течения и заходила в Неккар и Майн, в Эльбе доходила до Богемии, в Сене—до Уазы; в настоящее время вследствие вылова эта сельдь так далеко не заходит. Икрометание речных сельдей обыкновенно происходит ночью, в нижнем течении реки, недалеко от границы проникновения солоноватых вод в реку. Икра их после оплодотворения разбухает, опускается вниз и плавает в придонных слоях воды, где держатся долгое время и личинки. Иногда они даже зимуют в реке. К этой же группе сельдей относятся солоноватоводные сельди наших южных морей — Черного и Каспийского. Они принадлежат к особому роду *Caspialosa*, установленному Л. С. Бергом (1915) и отличающемуся от *Alosa* присутствием зубов на сошнике и меньшим числом позвонков. Геологическая история этих морей такова, что сельди, действительно, имели полную возможность обособиться и выработать иные формы, отличные от западных. Как известно, в течение третичного периода, в миоценовую и плиоценовую эпохи на юге Европейской части Союза простирался обширный замкнутый Сарматский бассейн, совершенно отделенный от моря и представлявший собою огромное солоноватое озеро, занимав-

шее гораздо большее пространство, чем современные Черное и Каспийское моря, взятые вместе. Эти два моря разделились лишь в среднеплиоценовую эпоху, и только в ледниковый период Черное море пришло в соединение со Средиземным, так как до того времени на месте Эгейского моря была суша. Род *Caspialosa*, приспособившийся к сильно опресненной морской воде, без сомнения, возник еще в Сарматском бассейне и с того времени разбился на ряд форм, отдельных для каждого моря.

В самом Черном море имеются два вида: черноморская сельдь (*Caspialosa pontica* Eichw), входящая весной для икрометания в Днепр, Днестр, Буг, Дунай и Дон, и дунайский пузанок (*Caspialosa nordmanni* Ant.), входящий также преимущественно в реки западной части Черного моря, от Днепра до Дуная. Азовскому морю, представляющему собой лишь гигантский залив или лиман Черного, свойственны азовский пузанок (*Caspialosa tanaica* Gr.) и керченская сельдь (*C. maenotica* Gr.), встречающаяся, впрочем, также в Днепровско-Бугском и в Днестровском лиманах.

Миграции черноморских сельдей пока слабо изучены и не представляют особого интереса, почему мы на них не будем останавливаться и перейдем к рассмотрению каспийских сельдей, имеющих огромное практическое значение. Промысла Волжско-Каспийского бассейна занимают вообще первое место в Союзе: общее количество рыбных продуктов, добываемых там, в 1931 г. достигло 6 118 100 ц, и среди них добыча сельди составляла 1 100 800 ц (Чугунов, 1926).

Каспийское море, огромный замкнутый и сильно опресненный бассейн, по размерам лишь немного уступающий Черному морю, представляет очень удобные условия для существования сельдей. Оно сравнительно мелководно, так как 70% его поверхности имеют глубины менее 180 м, сильно прогреваются летом и чрезвычайно богаты планктоном, который составляет пищу сельди. Среди его рыбного населения имеется также мелкая селедочка — анчоусовидная сарделька (*Clupeonella engrauliformis* Bor.), служащая превосходной пищей для более крупных хищных видов сельди.

Вместе с тем в Каспийском море сравнительно мало таких хищных рыб, которые бы уничтожали сельдь.

Благодаря обширности Каспийского моря и многообразию в нем условий существования, а также, вероятно, и благодаря сложности его геологической истории, мы имеем в нем большое разнообразие пород сельдей, различающихся как размерами, так и строением и образом жизни. Из-за огромной трудности их систематического различения систематика каспийских сельдей до сих пор окончательно не установилась, но

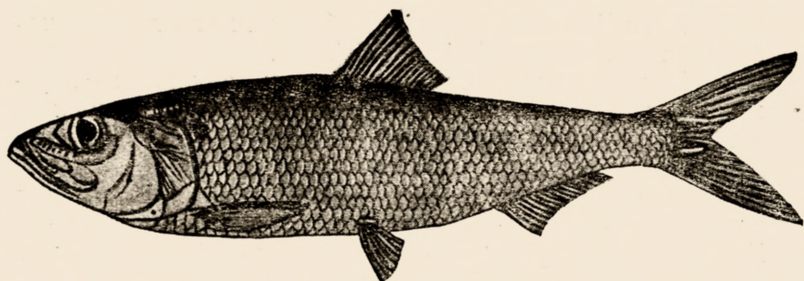


Рис. 19. Южнокаспийская сельдь (*Caspialosa brashnikovi autumnalis* Berg) (по Бергу).

основные формы, наиболее важные в промысловом отношении и обнаруживающие интересные биологические особенности, уже достаточно хорошо известны, их распределение и миграции прослежены, особенно благодаря работам Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции 1931—1933 гг.

Каспийских сельдей по их образу жизни можно разделить на следующие три группы (Чугунов, 1932):

1. Морские сельди, живущие в море и нерестующие в более или менее опресненных частях Каспия, не заходя, однако, в реки. К ним относится прежде всего морская или брашниковская сельдь (*Caspialosa brashnikovi* Borod) с рядом рас, живущих и нерестующих в разных частях Каспия: в северной части держится и нерестует у острова Долгого и в Мертвом Култуке долгинская сельдь, тогда как в южной его части встречается южнокаспийская сельдь (*C. br. autumnalis* Berg, рис. 19), нерестующая

в Прикуринском районе, аграханская сельдь (*C. br. agrahanica*), нерестующая в районе острова Чечня и Тюленьего, и астрабадская сельдь (*C. br. leucoserphala*), нерестующая в Астрабадском заливе.

К настоящим морским сельдям относятся также сельди меньших размеров и с более высоким телом — пузанки. В северном Каспии держится и нерестует обыкновенный пузанок (*C. caspia caspia* Eichw), тогда как в южном нерестует в Энзелийском и в Кизыл-Агачском заливах южнокаспийский пузанок (*C. c. knipowitschi* Iljin). Кроме того в северо-восточной части Каспия нерестует большеглазый пузанок (*C. c. saposhnicovi* Grimm).

2. Полупроходные сельди являются переходными от морских к проходным. К ним относится ильменный или северокаспийский пузанок (*C. c. aestuarina* Berg), — он нерестует в сильно опресненных предустьевых водах дельты Волги и в ильменах самой дельты, но не поднимается по реке. Его икра одинаково хорошо оплодотворяется и развивается и в пресной и в морской воде.

3. К настоящим проходным сельдям принадлежат два каспийских вида — черноспинка (*Caspialosa kessleri* Grimm), нерестующая в средней Волге, в районе Куйбышева—Саратова, и волжская сельдь (*Caspialosa volgensis* Meisn), поднимающаяся только до Сталинграда. Эти два вида, особенно последний, имеют наиболее важное промысловое значение — волжской сельди в иные годы вылавливается до полумиллиарда штук, черноспинки — до 20 миллионов.

Ограничимся пока рассмотрением миграций морских сельдей. Чтобы наилучшим образом ознакомиться с их миграциями, проследим за ними по сезонам, руководствуясь данными, добытыми Всекаспийской рыбохозяйственной экспедицией 1931—1932 гг.

Начнем с зимнего периода, который характеризуется почти сплошным замерзанием мелководного и сильно опресненного северного Каспия и сильным охлаждением более северной полосы средней части моря. В результате сельдь не находит себе там подходящих условий существования, и все северные виды и расы сельди откочевывают на юг, в область, не покры-

того льдами и менее охлажденного среднего и южного Каспия. При этом надо заметить, что зимою сельдь находится в очень подвижном и деятельном состоянии — она усиленно питается. Еще с осени начинается этот процесс откочевки сельди на юг, и к моменту наиболее сильного охлаждения, в феврале — начале марта, сельдь

располагается в Каспийском море так, как изображено на рис. 20. Наибольшее количество сельди почти всех основных пород сосредоточивается в области восточного теплого течения, идущего от берегов Ирана, вдоль восточную берега до параллели Александербая, где течение поворачивает на запад и перестает быть теплым. При дальнейшем своем движении на юг, вдоль западного берега Каспия, это течение, уже охлажденное, является западной ветвью кругового тока воды и оказывается по своей температуре неблагоприятным для сельди. Таким образом, вся западная часть Каспия, так же как и центральная область вне кругового течения, зимой мало населены сельдями, — сельдь скопляется в восточной части моря.

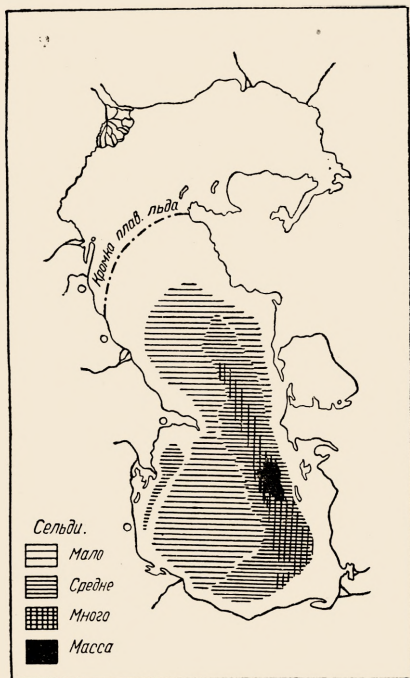


Рис. 20. Схема зимнего, предвесеннего распределения сельдей в Каспийском море (по Н. Л. Чугунову).

В частности, в зимнее время отдельные виды и расы сельди распределяются следующим образом: настоящие морские сельди — бражниковская сельдь и большеглазый пузанок — обнаруживают наибольшую выносливость к холоду и являются главными обитателями всей

менее охлажденной части среднего Каспия. Однако в больших количествах они встречаются лишь в области теплого восточного течения. Вместе с тем они распространяются и на часть Каспия, вплоть до побережья Ирана. Сельди, свойственные вообще южному Каспию, как южнокаспийский и обыкновенный пузанок, сосредоточиваются главным образом в области теплого восточного течения, в пределах от Астрабадского залива до мыса Куули, — местами они образуют здесь большие скопления. Распределение сельдей в количественном отношении связано всецело с температурами: у восточного берега Каспия температура воды зимой на $2\text{--}2,5^\circ$ выше, чем у западного, и уловы сельди там несравненно выше. Там, где температура воды $+5^\circ\text{C}$ или ниже, сельди нет совершенно.

На основании наблюдений экспедиции 1932 г. можно сказать, что сельдь зимою встречается в разреженном состоянии, начиная с температур $+5\text{--}6^\circ\text{C}$; при $+7,5\text{--}8,5^\circ\text{C}$ наблюдается более значительная концентрация ее, и при $+8,0\text{--}8,5^\circ\text{C}$ она попадает уже в промысловых количествах. Это относится и к холодолюбивым видам сельди, как бражниковская; в то же время южные сельди — типичный пузанок, астрабадская сельдь и др. — избегают даже вод с температурами ниже $+7,0^\circ$ и начинают попадаться лишь при $+7\text{--}8^\circ\text{C}$.

В южном Каспии, у западного берега, от Апшеронского полуострова до Ленкорани, зимою температуры воды между $+4,3^\circ$ и $+6,5^\circ\text{C}$ и сельди очень мало; еще южнее — от Ленкорани до берегов Ирана температуры всюду довольно повышенные, около $+7\text{--}8^\circ$, и сельдь разреженно распределяется на всем этом обширном пространстве, концентрируясь только в восточном районе, от Астрабада до Челекена, где в феврале бывает $+8,5\text{--}9,6^\circ\text{C}$.

Когда зима приближается к концу и начинается весеннее прогревание, стаи сельди приходят в движение, и весенний период на Каспии характеризуется массовым подходом сельди с мест зимовки в среднем и южном Каспии к западным берегам (рис. 21, 22). Частично сельдь движется и к восточным берегам с последующим передвижением в северный Каспий.

Как только температура воды повысится от $+5,0^{\circ}$ до $+7,0^{\circ}$, начинают подваливать к берегам стаи сельдей, в первую очередь, наиболее холодолюбивые породы — бражниковская сельдь, большеглазый пузанок и проходные сельди. Раньше всего начинается подход сельдей у восточного берега Каспия, у Александербая, 15 марта наблюдался ход кильки, а 20 марта появилась в области теплого течения. Там в 1932 г. уже 15 марта наблюдался ход кильки, а 20 марта появилась бражниковская сельдь. По мере того, как прогревание вод здесь продвигается на север к Мангишлаку, бражниковская сельдь также идет вдоль берега на север. 7 апреля начался ее ход у форта Александровска при $+6,3^{\circ}$, 17 апреля наблюдался уже максимум хода. К 25 апреля ход там закончился.

В береговой области южного Каспия вода прогревается раньше, и ход сельди начинается еще в первую половину марта. С другой стороны, на западном берегу, в силу господства еще охлажденной воды, ход сельди запаздывает и начинается во второй декаде апреля, и чем севернее, тем сельдь появляется позже. Только в Апшеронском районе, из-за местных условий, вода прогревается ранее, и там ход и лов сельди в 1932 г. начался уже в первую пятидневку апреля.

Первый подход сельди происходит преимущественно за счет той массы рассеянной в море рыбы, которая зимою держалась в открытом море, вдали от берегов. Вместе с тем, однако, приходят в движение и стаи сельди, зимовавшей в восточной половине моря вдали от берегов.

Появление первых ходовых косяков бражниковской сельди было отмечено на параллели Кендерли еще в половине марта, а 25 марта в районе острова Жилого наблюдалось на глубине 48 м движение стай бражниковской сельди, большеглазого и обыкновенного пузанка, а также проходных сельдей, при температуре воды $+9,6^{\circ}\text{C}$.

Наиболее выраженный массовый ход сельди в открытом море в восточном теплом течении, против Огурчинского — Челекена, наблюдался в начале апреля, когда двинулся с мест своей зимовки пузанок: при температуре $+9,8^{\circ}\text{C}$ дрефтерные сети ловили его в большом

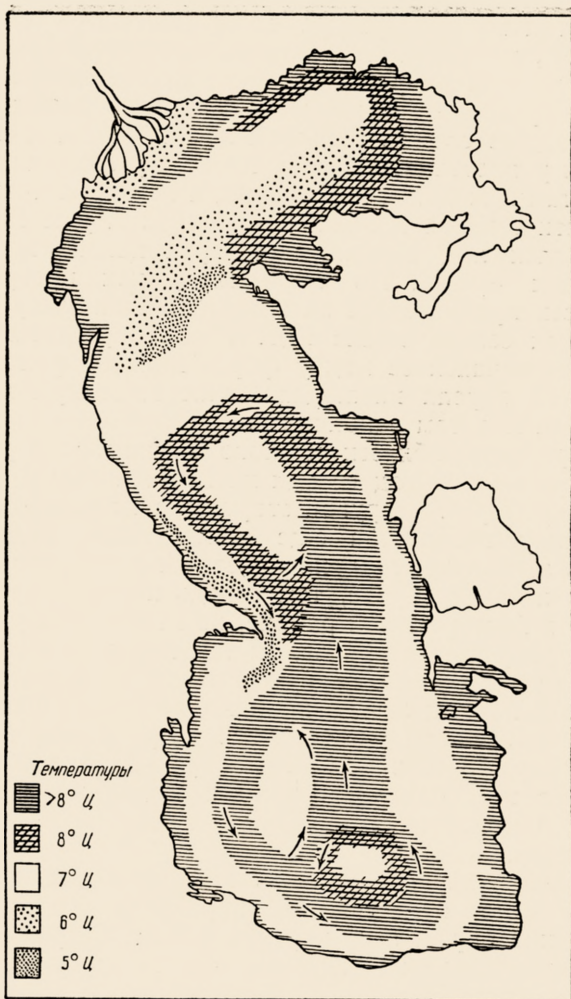


Рис. 21. Карта распределения температур воды в Каспийском море в весенний период 1932 г. (по Н. Л. Чугуну).

количестве на глубине 89—146 м. Из распределения уловов было ясно, что пузанок двигался, главным образом, с востока на запад, а не с юга на север. Вместе с ним попадалась и бражниковская сельдь и другие хо-

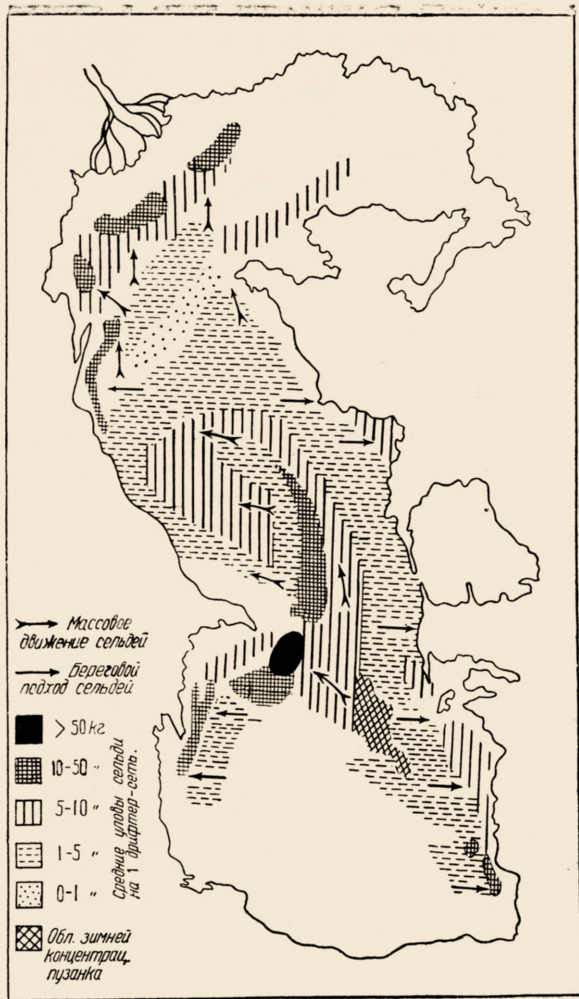


Рис. 22. Карта распределения и движения сельди в Каспийском море в весенний период 1932 г. на основании уловов дрейферными сетями (по Н. Л. Чугунову).

лодолюбивые породы. Несколько позднее (8—14 апреля) пузанок двинулся на север по восточному теплому течению, придерживаясь температур воды $+7,5—8,5^{\circ}\text{C}$.

При дальнейшем прогревании воды в конце апреля пузанок, находящийся в восточном теплом течении Каспия, широким фронтом, на всем протяжении течения, до его заворота на севере, поворачивает круто на запад и направляется поперек Каспия к его кавказским берегам, — он подходит там в сравнительно ограниченном районе, между Апшеронским полуостровом и Махач-Кала, и здесь начинается массовый неводной лов его (рис. 22).

Что касается северного Каспия, то в апреле там также начинается движение холодолюбивых пород сельдей в районе островов Куалы, Морской, Долгий, — часть их движется на восток в район реки Урала, другая часть по прогретому мелководью подходит к предустьевому пространству Волги.

При подходе сельди к берегам, во второй половине апреля, ход ее может быть задержан гидрологическими причинами. Так, в 1932 г. вдоль Кавказского побережья, севернее Апшеронского полуострова залегала полоса холодной воды, спустившаяся с севера и являвшаяся остатком зимнего ледового охлаждения (рис. 21). Эта полоса образовала настоящий гидрологический барьер и не пускала сельдь к берегам, около которых, на мелководье, температура была уже благоприятнее. Лишь в последнюю декаду апреля это препятствие исчезло, и пузанок, державшийся вместе с другими породами сельди в море, подвалил к берегам и стал ловиться закидными неводами. Такой же подвал пузанка, но несколько ранее, наблюдался и на южном Каспии.

Приближение сельди к берегам продолжается до тех пор, пока температура воды не поднимется настолько, что для сельдей это становится уже перегревом, — на среднем Каспии, у западных его берегов, это произошло в 1932 г. во второй декаде мая, когда у берегов вода нагрелась выше $+12^{\circ}$ Ц, а в открытом море в области подхода сельди достигла $+9-10^{\circ}$ Ц. Встречая слишком теплую воду у берегов, сельдь уклоняется и идет вдоль берегов на север, держась в открытом море. В это же время на южном Каспии, где береговые воды прогреваются еще сильнее, наблюдается ход местных, южных, теплолюбивых пород сельди, — они не боятся перегрева и нерестуют при относительно высо-

ких температурах воды. Имеющиеся в южном Каспии проходные сельди — черноспинка и волжская сельдь — направляются на север и, надо полагать, достигают устья Волги в июне и даже в начале июля, в качестве самых последних стай сельди, входящих в реку.

В среднем Каспии около половины мая проход сельди к берегам заканчивается, половозрелая сельдь отходит, и вместо нее появляется молодь сельди, бычки и частичковая рыба.

В северном Каспии, как мы видели, ход сельди начинается сперва в его восточной части, так как на западе располагаются еще массы холодной ледовой воды (рис. 21), — эта вода продвигается постепенно на юг и на юго-запад. Она препятствует некоторое время сельди проникать из среднего Каспия в северный, и лишь к началу мая вода прогревается, достигает $+8,0^{\circ}\text{C}$ и становится благоприятной для хода сельди. Тогда широким фронтом начинается движение сельди из среднего Каспия в северный и в западный районы, и как проходные сельди, так и пузанок направляются в предустьевое пространство Волги западным путем. В этом пространстве наблюдается максимум хода черноспинки в конце апреля — в начале мая, и второй максимум — во второй половине мая. Пузанок, нерестующий в предустьевом пространстве, несколько запаздывает, и его максимумы хода приходятся на начало и на конец мая. Этот второй максимум черноспинки и пузанка и соответствует подходу сельди из среднего Каспия широким фронтом в западную половину предустьевого пространства Волги, тогда как первый максимум хода его — результат первой подвижки сельди вдоль восточного берега, о которой было говорено выше. В остальных частях открытого моря сельди идут и весною не густыми массами, а разреженно.

Следует отметить также, что все весенние миграции сельди на Каспии — смешанного типа, т. е. к берегам подходят одновременно, как половозрелые рыбы, идущие для нереста, так и незрелые и даже молодые, ищущие пищи. В качестве такой пищи для многих хищных пород сельдей особое значение имеет килька (*Clupeonella delicatula* Nord.), которая подходит к берегам для нереста перед приходом сельди, так как

она более холодолюбива, — незрелые сельди и подходят, главным образом, из-за кильки, которой питаются.

По мере прогревания береговых вод половозрелые сельди отходят на север, направляясь к местам своего нереста около устьев Волги и Урала, тогда как незрелые, пришедшие для кормежки, еще долгое время держатся в береговых водах, пока высокая температура не заставит их отойти от берегов и распределиться по всему морю. В течение летнего периода жизнь сельди в Каспии пока мало исследована. В северном Каспии после спада вод сосредоточиваются огромные массы мальков проходной сельди, скатившейся из Волги и Урала в море. Вместе с мальками кильки, нерестящейся здесь же, они привлекают хищных сельдей, и поэтому долгинская, аграханская сельдь и большеглазый пузанок после нереста в северном Каспии не уходят оттуда и проводят там весь летний период, усиленно питаясь. К ним присоединяются и проходные сельди, а также среднекаспийский пузанок.

В открытом море, в пределах среднего и южного Каспия, сельдь держится разреженно, и некоторые области моря в это время даже поражают своей пустынностью.

Осенью наступает новый период концентрации сельдей и образования ими густых стай, движущихся в том или ином направлении, — этот период начинается с охлаждения вод в сентябре и заканчивается в декабре.

Начало осеннего периода характеризуется дружным отходом сельди из более быстро охлаждающегося мелководного северного Каспия в пределы среднего Каспия, где более глубокие воды не так быстро отдают свое тепло. Первыми из северного Каспия в начале сентября направляются на юг килька и молодь сеголетки сельдей, а за ними отходят и питающиеся ими хищные породы сельдей. В конце сентября кильки и молоди сельди в северном Каспии почти уже нет вовсе.

В среднем Каспии наблюдается также постепенно отход бражниковской сельди, пузанка и проходных сельдей как вдоль западного, так и менее обильно — вдоль восточного побережья. Как в среднем так и в южном Каспии сельдь при этом концентрируется у бе-

регов и в бухтах и заливах, где все время усиленно питается благодаря обильному развитию планктона в прогретых водах, а также благодаря обилию рыбьей молоди. Наибольшей интенсивности такая концентрация достигает у берегов в середине осени. Общая картина распределения сельди осенью представлена на рис. 23.

По мере дальнейшего похолодания воды наблюдается постепенное продвижение сельди к югу, где вода не так сильно охлаждается. Это движение сельди непохоже, однако, на весенний ход ее, — оно совершается далеко не так быстро и занимает период в 4 месяца. Миграция эта имеет чисто кормовой характер и потому происходит с задержками в местах, наиболее обильных кормом. Сельди идут ближе к берегам, в пределах береговой зоны, так как воды здесь более прогреты и обильны кормом.

Во второй половине октября и позже, когда с севера начинает двигаться холодная вода, происходит в зоне западного течения отход из среднего Каспия в южную его часть наиболее теплолюбивого пузанка как взрослого, так и молоди. Сходное движение сельди наблюдается и в восточной части моря. Наибольшая концентрация сельдей у берегов южного Каспия получается в области острова Челекен, где собирается бражниковская сельдь, пузанок, проходные сельди, приходящие с севера, а также астрабадская



Рис. 23. Схема осеннего распределения сельди в Каспийском море (по Н. Л. Чугуну).

сельдь и южный пузанок, идущие с юга. Интересной особенностью осеннего хода сельди является еще то, что он происходит главным образом в поверхностных слоях, как это видно по уловам плавными дрейфтерными сетями — большая часть сельди, до 90—100% ее, попадает в верхнюю половину сети. Это объясняется тем, что осенью прогреваются лишь верхние слои воды, на 15—25 м, тогда как ниже вода холодная.

Когда в начале зимы, в ноябре—декабре, опресненные части северного Каспия замерзают, распределение сельдей в Каспии начинает меняться. Из северной части моря сельдь к этому времени давно уже ушла. В средней части она начинает отходить от берегов вглубь моря, в зону течений и в центральную часть, а затем наиболее теплолюбивые породы отходят в южный Каспий. Районы концентрации сельдей отмечены на карте (см. рис. 20). В декабре все области вдоль западного берега беднеют сельдью, — она перемещается на восток и получает то исходное зимнее распределение, с рассмотрения которого мы начали.

Такая картина распределения сельдей в Каспии по сезонам и схема их миграционных движений, конечно, не является абсолютно постоянной, — она была изложена нами по наблюдениям Всекаспийской экспедиции в 1932 г. и, как ясно уже из той тесной зависимости движений сельди от температур и течений, какая при этом обнаруживается, она должна с года на год меняться, в соответствии с изменением метеорологических факторов. Даты прихода сельди и отхода ее от берегов всецело стоят в связи со степенью нагревания водных слоев; на эти даты могут также влиять упорные ветры, задержка льдов или образование таких непроходимых для сельдей барьеров из холодной воды, как отмеченный выше. Надо думать, однако, что общая основная схема движений отдельных пород сельди, приуроченных к тем или иным внешним условиям, остается без крупных изменений. От нее возможны лишь некоторые отклонения в ту или другую сторону.

Таким образом, благодаря замкнутости Каспийского бассейна, нашему довольно уже хорошему теперь знанию его гидрологии, а также благодаря применению

энергичных и целесообразных приемов исследования моря—именно благодаря охвату его одновременно несколькими отрядами экспедиции и многочисленными на его берегах исследовательскими станциями, с применением как плавных дрейфтерных сетей, так и береговых неводов, экспедиции 1932 г. удалось довольно полно установить общую картину миграций сельди и выяснить зависимость их от внешних условий. В Каспийском море дело облегчалось, конечно, еще тем, что и сами миграции здесь не являются столь отдаленными, сложными и неуловимыми, как в открытом океане и в соединенных с ним морях. Все же нам на Каспийском море предстоит еще в дальнейшем большая и трудная работа по детализации всех этих зависимостей и закономерностей путем более углубленных исследований.

В семействе сельдей имеется группа мелких сельдочек, ведущих почти такой же образ жизни, как и крупные, и при своей чрезвычайной многочисленности имеющих иногда огромное практическое значение. В северных водах Западной Европы, местами вместе с сельдью, местами ее замещая, встречается шпрот или килька (*Spratella sprattus* L.)—форма очень близкая к сельди, хотя и относимая теперь ихтиологами в особый род. Шпрот отличается от сельди, кроме меньших размеров, более далеко отставленным назад спинным плавником и меньшим числом позвонков. Он распространен от Лофотенских островов до устья Гаронны и встречается в Немецком и в Балтийском морях, образуя в последнем особый подвид *S. sprattus baltica*, живущий там в очень сильно опресненной воде.

По своему образу жизни шпрот привязан тесно к береговой полосе, — он не уходит далеко в море, питается планктоном и держится преимущественно в верхних слоях воды. Он мечет икру на небольших глубинах, в Немецком море, например, на 20—40 м, причем его икра, в отличие от сельдяной, не прикрепляется к находящимся на дне предметам, а свободно плавает в воде. Миграции шпрота ограничиваются небольшим районом: весной стаи шпротов приближаются к бере-

гам для икрометания, в более южных областях ранее, в более северных—позднее. В Ламанше ход и икрометание этих рыбок начинается уже с января, около Плимута—с середины января до середины июня, в южной части Немецкого моря оно происходит с марта до августа, у берегов Норвегии и Шотландии—с апреля или даже с мая, а в восточной части Балтийского моря—с июля до августа. Как видно уже из этих данных, ход шпрота для нереста и икрометания растягивается обыкновенно на несколько месяцев, так как стаи шпротов подходят не сразу, а постепенно.

Нередко икрометание шпрота совершается в сильно опресненной воде устьев рек или узких заливов (гафов). Из икры выходят крохотные личинки в 3—3,7 мм, ведущие пелагический образ жизни у берегов и превращающиеся в молодых рыбок при достижении 25 мм. Молодь держится также около берегов и нередко у них зимует, и только в конце второго года уходит в открытое море, где на третьем году уже достигает половозрелости. Очень редко шпрот достигает шестилетнего возраста. В море шпроты держатся стаями, и нередко эти стаи смешиваются со стаями сельди и держатся вместе.

Сходный образ жизни ведет и наша черноморская килька (*Spratella spratella phalerica* R.), стаи которой держатся перед устьями Дуная, Днестра и в Днепровско-Бугском лимане.

В более южных водах Европы шпрота заменяет сардинка (*Sardina pilchardus* Walb.),—она распространена от западной части Ламанша вдоль берегов Франции, Испании, Португалии и Африки до острова Мадейры. В Средиземном море водится несколько отличающаяся раса. У французских и португальских берегов сардинка составляет предмет крупного промысла и превращается там в общеизвестные превосходные консервы.

В отличие от шпрота сардинка мечет икру всегда вдали от берегов, в расстоянии 40—80 км от них, в открытом море. Время ее икрометания различно и приурочивается к тому периоду, когда температура воды в море достигает +12—15° Ц: у Балеарских островов она мечет икру с января по апрель, у берегов западной

Испании — с января по март, на севере Испании — в декабре, в Гасконском заливе — в марте и апреле, в Ламанше — с июня по октябрь, главным образом в июле и августе.

Икра сардинки пелагическая, причем в каждой икринке, в качестве приспособления для плавания, имеется большая жировая капля. Удельный вес икринки таков, что она держится не у поверхности, а в промежуточных слоях воды. Из икры через несколько дней развития выходит личинка длиной в 3,8 мм, она ведет пелагический образ жизни, питается планктоном и превращается примерно через 3 месяца, обыкновенно весной, в малька длиной в 3,5—4,5 см, который сперва гол, затем покрывается чешуей. За летний период малек вырастает до 30 см, и к осени вся масса мальков уходит на глубины.

Взрослые сардинки держатся более или менее густыми стаями: в верхних слоях воды и в Гасконском заливе отходят от берегов лишь зимою, когда температура спускается до $+10^{\circ}\text{C}$, и летом, когда она выше $+20^{\circ}\text{C}$. По наблюдениям де Буэна миграции стай сардинок далеки по протяжению и совершаются под влиянием преследований врагов (хищных рыб, дельфинов) и особенно под влиянием метеорологических условий. Зимой, в декабре—январе, стаи сардинок рассеиваются, и сардинки держатся на глубине у дна, чтобы к весне опять подняться, собраться в стаи и направиться к берегам для икрометания.

В более северных водах стаи сардинок подвижнее и совершают отдаленные странствования; они состоят из более крупных (20—26 см) и притом исключительно выметавших икру особей. У берегов Франции ловятся больше всего с мая по июнь сардинки-годовички, длиной в 12,5—16 см, а в августе — несколько крупнее (15—20 см) — это двухгодовалые с незрелыми половыми продуктами. Откуда они приходят, прямо ли с открытого моря, как утверждают одни исследователи (Ноек, 1912), или идя из более южных частей моря вдоль берега (Pouchet, 1891), пока в точности не выяснено. Эти сардинки в октябре отходят от берегов, и с ноября по июнь их заменяют, особенно у более южных частей французского побережья и у испанских

берегов, стаи сардинок длиною в 20—25 см. Незрелые сардинки держатся летом у берегов, тогда как зрелые ловятся там зимою.

Миграции сардинок, впрочем, до сих пор еще не удалось проследить с полной точностью, и описания некоторых авторов (Меек, 1916), по которым главное место нереста сардинок находится против Бретани и оттуда выметавшая икру рыба направляется будто бы в Ламанш и в Ирландское море, причем икра уносится течением в Ламанш, где из нее выходят личинки, вы-



Рис. 24. Иваси, японская сардинка (*Sardinops melanostictus* Schl.)
(по М. Н. Павленко).

растающие в мальков и затем возвращающиеся на юг, — эти описания основываются скорее на догадках, чем на действительных наблюдениях.

В умеренных водах Тихого океана сардинки заменяются близким видом, который у наших берегов носит название иваси (*Sardinops melanostictus* Schl.), тогда как у берегов Северной Америки водится очень близкая форма — калифорнская сардинка (*Sardinops coeruleus* Gir.), представляющая собой, возможно, подвид или расу японской. Для наших промыслов на Тихом океане иваси имеют совершенно исключительное значение, так как уже сейчас ее вылавливают там, по берегам нашего Приморья и на Сахалине, около миллиона центнеров (рис. 24), что составляет примерно треть всего годового улова рыб на нашем Дальнем Востоке.

Возникновение у нас промысла иваси с 1925 г. окружено некоторой загадочностью. Установилось мнение, постоянно повторяемое в печати, что до 1923 г. иваси в наших водах не было вовсе и что стаи этой рыбы внезапно появились лишь после японского землетрясе-

ния в 1924 г., в результате будто бы произошедших изменений в рельефе морского дна Японского моря, повлиявших на изменение направления теплого течения. Действительно, пишущему эти строки, занимавшемуся в 1900 г. изучением фауны залива Петра Великого, не пришлось тогда ничего слышать об иваси, точно так же, как этой селедочки не видели там и позднее работавшие исследователи-ихтиологи. Однако, скорее всего, это обуславливалось тем, что в те времена никто не ловил иваси с промысловыми целями. Все рыболовство в заливе Петра Великого находилось в руках рыболовов-китайцев, которые промыслили лишь весеннюю сельдь, главным образом для приготовления из нее тука, продававшегося в Японию, и когда кончался ее ход, снимали ставные невода и прекращали промысел. Плавными сетями с мелкой ячеей они не ловили вовсе, и очень возможно, что ход иваси проходил просто незамеченным. По сведениям, собранным А. Г. Кагановским (1932), некоторые жители ловили молодую иваси закидным неводом еще в 1912 и 1913 гг., и точно так же не раз отмечалось, что она заходила в ставные невода (в 1919 г. — на Русском острове, в 1921—в губе Тулама, в 1922—в Поссьетском районе). Никаких изменений в распределении течений после японского землетрясения 1923 г. не было замечено, да и едва ли оно могло отразиться в наших водах, так как происходило на берегах Тихого океана, а не на Японском море.

Как бы то ни было, но как только начали ставить на иваси японские невода-ловушки и в особенности, как только начали ловить эту сардинку плавными сетями, выходя за ней в открытое море, так уловы ее стали год от года возрастать с головокружительной быстротой, промысел стал быстро развиваться и скоро иваси сделалась главным нашим промысловым объектом в водах Дальневосточного края.

Жизнь этой столь важной уже теперь для нас промысловой рыбы в настоящее время еще недостаточно изучена и мало освещена в литературе. Исследованием иваси занимался последние годы в Тихоокеанском научном институте рыбного хозяйства А. Г. Кагановский, но научные результаты его работ еще не опубликованы, и

нам приходится довольствоваться теми сведениями, которые сообщаются им в популярной брошюре (Кагановский и Башкиров, 1932).

Подобно атлантической сардинке иваси всю жизнь проводит в миграциях, но миграции для икрометания совершаются ею не в наших водах, а у берегов Японии. Места нереста и икрометания иваси в точности не известны, по всей вероятности они находятся у юго-западного побережья острова Нипона. В наши воды стаи иваси приходят лишь для откормки в летнее время и, быть может, чтобы избежать слишком высоких температур восточной части Японского моря. Иваси очень чувствительна к температурам и предпочитает держаться там, где температура поверхности воды между $+12$ и 19°C . К нашим берегам в заливе Петра Великого она начинает подходить, когда вода прогревается в конце мая или в начале июня до $8-10^{\circ}\text{C}$, а когда она достигает 12°C , то ловится уже в очень большом количестве. При прогревании воды до $18-19^{\circ}\text{C}$ иваси продвигается к северу для отыскания воды с более низкой температурой.

Предполагается, что зимой иваси держится в южной части Японского моря и даже за пределами его, в Китайском море, и весной стаи этой рыбы начинают двигаться к северу, разделяясь на два громадных стада. Одно из них направляется вдоль корейских берегов, а затем идет и вдоль наших, второе же движется вдоль берегов Японии и Сахалина, давая по пути ветви в Тихий океан (рис. 25). Обе эти стаи доходят до широты залива де Кастри и затем поворачивают обратно на юг, причем японское стадо в этом месте переходит на нашу сторону и к югу оба стада спускаются осенью вместе вдоль наших берегов, но несколько дальше от них, в открытом море. Продвижение иваси с юга на север обуславливает постепенность появления японской сардинки в разных районах Приморья: на юге она всегда начинает ранее ловиться, чем на севере, и, например, в заливе Посъета появляется в последних числах мая, в заливе Петра Великого — в начале июня, в районе бухты Преображения — 12—15 июня, в заливе Ольги — в конце июня; в конце июля иваси доходит до района Датты и в начале августа достигает залива де Кастри.

Обратный ход иваси с севера на юг наступает, когда температура воды начинает быстро падать ниже той, к которой иваси привыкла. Это происходит на севере, у де Кастри, во второй-третьей декаде октября, а южнее, по всему Приморью, в ноябре. При этом иваси отходит от берегов дальше в открытое море, где вода

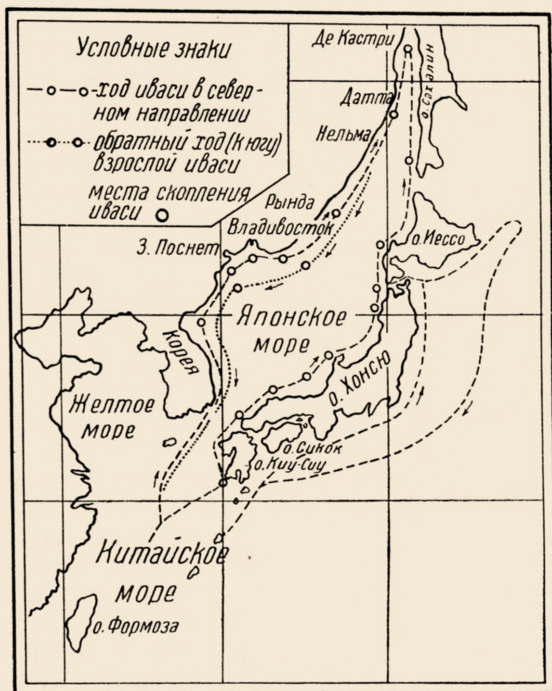


Рис. 25. Пути миграций иваси (по А. Г. Кагановскому).
(залив Поссьета.)

не так быстро охлаждается, и начинает постепенно продвигаться к югу. Холодной воды иваси не переносит, и иногда, при быстром похолодании, рыба в околоченелом состоянии прибывает волнами к берегу, как это лично пришлось видеть на западном берегу Сахалина пишущему эти строки после шторма, сопровождавшегося понижением температуры воды.

Нельзя, однако, не отметить, что такая схема миграций иваси пока является еще мало обоснованной на-

учно. Представления о движении стай рыбы сплошным потоком вдоль берегов на огромные расстояния, как мы видели выше, неоднократно высказывались и относительно различных видов сельдей, но при более подробном и тщательном исследовании позднее они всегда оказывались фикцией. Очень возможно, что в данном случае картина движений стай иваси много сложнее изображенной нами только что, — часто движения эти скорее перпендикулярны к берегу, чем ему параллельны. При современном состоянии наших знаний, однако, мы ничего не можем сказать определенного, так как расы иваси не установлены и вся жизнь этой сардинки за пределами наших вод представляет для нас полную загадку. Самый важный период жизни иваси — период размножения — нам совершенно неизвестен. Лишь дальнейшие более детальные исследования рас иваси, мест нереста и икрометания, судьбы личинок и молоди могут пролить свет на миграции этой ценной рыбки.

Насколько мало мы знакомы с нею, показывает недавнее открытие ее у берегов Камчатки. В 1933 г. иваси была там впервые обнаружена в Кроноцком заливе. Первоначально ее нахождение так далеко от ее нормального местообитания носило как бы случайный характер: было поймано всего 15 экземпляров этой рыбы ставным неводом. Однако в следующем году, когда Камчатской областной рыбохозяйственной станцией было обращено внимание на это явление, иваси была обнаружена уже в целом ряде пунктов на восточном берегу Камчатки: в Кроноцком заливе, в бухте Моржовой, в Авачинском заливе и даже у самого Петропавловска в Ковше. Иваси попадалась как в ставных и закидных неводах, так и при лове плавными сетями, причем иногда уловы закидными неводами давали до центнера, а общий улов в Авачинском заливе составил несколько центнеров. Один из сотрудников станции, К. И. Панин, занялся исследованием этого нового для Камчатки промыслового объекта и выяснил следующие подробности. Оказалось, что стаи иваси состоят исключительно из молодых, неполовозрелых рыб двухлетнего возраста, приходящих исключительно для кормежки. Сопоставление уловов иваси с гидроло-

гическими данными бросает некоторый свет на причины прихода стай этой рыбки. К восточному берегу Камчатки подходит струя теплого японского течения Куро-Сиво, которое соответствует в Тихом океане Гольфстриму. Мощность этого течения не постоянна, она год от году меняется, как бы пульсируя. Если сопоставить уловы иваси со степенью прогревания водных масс у берегов Камчатки этим течением, причем эту степень прогревания выразить средними температурами столба воды от дна до поверхности с января по июнь, то получится следующая картина:

1932 г.	средняя t°	I—VI	+0,45 $^{\circ}$ Ц	— указания на отдельные находки иваси.
1933 г.	„	„	I—VI	+1,05 $^{\circ}$ Ц— находка отдельных экземпляров иваси.
1934 г.	„	„	I—VI	+1,87 $^{\circ}$ Ц— улов несколько центнеров иваси.
1935 г.	„	„	I—VI	+1,04 $^{\circ}$ Ц— иваси не найдены.

Таким образом нахождение иваси в водах Камчатки совпадает с периодом наиболее сильного действия прогревания вод и, следовательно, с усилением струи Куро-Сиво, идущей от берегов Японии. По этой струе и проникают стаи иваси в погоне за пищей. В те же годы, когда приток теплой воды ослабевает, стаи их или совсем не доходят или доходят в незначительном количестве.

Зависимость иваси от температурных условий вообще проявляется очень наглядно: все наблюдения в наших водах Северо-Японского моря показывают, что движения стай иваси в очень значительной степени зависят от температуры воды. В зависимости от прогревания и охлаждения береговых вод или верхних слоев открытого моря стаи совершают миграции в том или в другом направлении. Часто на них влияют и ветры (особенно осенние) тем, что сгоняют поверхностные теплые слои воды, так что под ними выступают нижние более холодные. Если температура последних ниже 10 $^{\circ}$ Ц, то это заставляет стаи иваси уходить от берегов, тем более что вместе с теплой водой отгоняется и планктон, служащий пищей иваси.

Если, наоборот, ветры пригоняют к берегам теплую

прогретую воду, то вместе с нею пригоняется и планктон, а за ним идет и иваси, и тогда лов у берегов повышается, стаи заходят иногда даже в бухты, где их обычно не бывает и где ловить их еще легче. Вертикальные перемещения иваси точно так же определяются температурой воды и распределением и миграциями планктона, — для точного руководства ловом совершенно необходимо уметь учитывать эти факторы и предсказывать их изменения. К сожалению, и в этом направлении сведения наши пока очень ограничены, так как нигде не производилось систематических наблюдений над всеми этими изменениями окружающей среды и параллельно над уловами иваси. Должно, впрочем, заметить, что и миграции калифорнской сардинки (*Sardinops coeruleus* Gir.) до сих пор совершенно недостаточно изучены, несмотря на то что Калифорнская лаборатория рыболовства (California State Fisheries Laboratory) затратила много трудов на исследование этой рыбы (Thompson, 1926).

До сих пор мы рассматривали морских пелагических рыб относительно небольшого размера, питающихся планктоном и в своих миграциях в значительной степени связанных с последним. Внешние условия отражаются на их перемещениях двояко: действуя непосредственно на рыбу и косвенно — влияя на планктон, служащий рыбе пищей. Среди обитателей поверхности моря и толщ его имеются, однако, рыбы с еще более сложной зависимостью в смысле своих перемещений, связанных с откормкою, — это хищники, питающиеся планктоноядными мелкими рыбами и в своих миграциях зависящие от передвижений стай своей добычи, которые в свою очередь зависят от перемещений скоплений планктона. Здесь мы имеем уже как бы тройственную зависимость, разобраться в которой и установить закономерности чрезвычайно трудно.

К такой группе рыб относятся в морях умеренной полосы, прежде всего, макрелевые (*Scombriformes*), — крупные хищные рыбы, превосходно приспособленные к быстрому передвижению, держащиеся преимущественно вдали от берегов, в открытом море, и

избегающие опресненных вод. Их стройное веретенообразной формы тело снабжено мощным хвостовым отделом, который оканчивается полулунным или глубоко вырезанным хвостовым плавником; позади спинного и анального плавника в качестве дополнительных лопастей, усиливающих толчок при плавании, имеется по ряду мелких плавничков. Рот вооружен крупными и острыми зубами, так как должен быть приспособлен для схватывания относительно крупной добычи — рыб, преимущественно из сельдевых. Макрелевые отличаются большой чувствительностью к низким температурам и

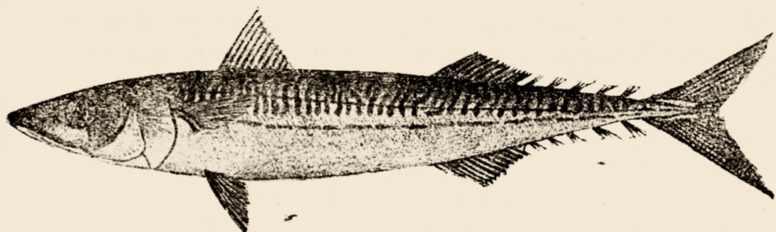


Рис. 26. Макрель (*Scomber scombrus* L.); (по Бенеке).

населяют исключительно моря умеренной полосы и тропиков.

Обыкновенная макрель (*Scomber scombrus* L., рис. 26) распространена в Атлантическом океане у берегов Европы от северной Норвегии до Гибралтара и далее до Канарских островов; она встречается также в Немецком море, заходит и в Балтийское, а равно населяет все Средиземное море и проникает в Черное. У берегов Северной Америки она встречается от Лабрадора до мыса Гаттераса. Еще более широкое распространение имеет близкий к макрели вид *Scomber colias* Gm., отличающийся от нее присутствием плавательного пузыря и другими анатомическими особенностями, из-за которых американские ихтиологи относят его даже к особому роду *Pneumatophagus*. Этот вид распространен от берегов Англии до Азорских островов и населяет все Средиземное море; он водится также у берегов Северной, Средней и Южной Америки и широко распространен в водах Тихого океана, как у американских, так и у японских берегов. Многие авторы

Отделяют тихоокеанскую форму от атлантической в качестве особого вида, *Scomber japonicus* Houtt., но по новейшим данным она не отличается от последней. Эта макрель свойственна и водам Японского моря и вылавливается у нас в заливе Петра Великого.

Миграции макрелей, повидимому, очень значительны и сопровождаются также вертикальными перемещениями с поверхности на глубины, — они нередко появляются внезапно у берегов в определенное время большими стаями и затем быстро исчезают. До настоящего времени, однако, изучение миграций макрели имеет мало успеха, ему препятствует то обстоятельство, что макрель не разбивается на отдельные расы и в различных частях обширной области распространения биологические особенности ее одинаковы.

В прежние времена макрели, так же как и сельдям, приписывалась зимовка в северных водах и мигрирование оттуда весною к югу, к берегам Европы. По Ласепеду французский адмирал Плэвилль наблюдал даже будто бы у берегов Гренландии зимующих макрелей, зарывшихся головой в ил. Эта теория встретила впрочем отрицательное к себе отношение уже в XVIII и в начале XIX века со стороны таких крупных ихтиологов того времени, как Блох, Фабрициус, Г. О. Сарс и Экштрём. Некоторые авторы объясняли появление макрели у берегов просто подъемом ее с глубин, находящихся поблизости; другие шли еще далее и утверждали, что макрель во все времена года находится либо в верхних, либо в нижних слоях моря и не предпринимает сколько-нибудь значительных миграций (Holt, 1895).

Эренбаум (Ehrenbaum, 1912, 1923) отмечает, что в Ламанше и в Немецком море некоторое количество макрели зимует на глубинах, но в других частях моря макрель, без сомнения, появляется лишь на время для откорма, например в Каттегате, в западной части Балтийского моря. В Немецком море на севере макрель ловится на глубинах траулерами в декабре — январе, тогда как в южной его части лишь в апреле — мае, и затем она с глубин исчезает, так как для икрометания переходит в верхние слои воды. С августа по ноябрь макрель опять попадает в тралы в южной и в средней

частях моря, а в северной опускается на глубины в декабре. Эти миграции ее связаны с переменой пищи: после нереста и икрометания она усиленно питается мелкой молодой рыбой, держится в верхних слоях и распределяется у берегов и по бухтам, осенью же переходит на питание ракообразными и собирается на глубинах. В ноябре — январе желудки пойманных макрелей обычно пусты, это период некоторого покоя. Следует притом заметить, что макрели держатся, по-видимому, исключительно в пределах континентальной ступени, т. е. до глубин 200 м, так как в центральных частях океана их ловить не удавалось. В тех местах, где глубины в 1000 м близко подходят к берегу и континентальная ступень, следовательно, очень узка, например у Ирландии, макрель ловится непрерывно в течение всего года. Это говорит за то, что миграции макрели в западном направлении едва ли заходят за границы континентальной ступени.

Впрочем способность макрели совершать довольно значительные путешествия была фактически доказана: на Гельголандской биологической станции однажды были помечены алюминиевыми кольцами на хвосте 350 макрелей. Из них лишь две удалось получить обратно: одна была поймана вскоре поблизости, другая же — через два месяца у Дюнкирхена, на франко-бельгийской границе.

Время икрометания макрели совершенно одинаково как у берегов Англии, Германии и Швеции, так и у противоположных берегов Северной Америки, у мыса Гаттераса и в заливе Лаврентия — везде макрель мечет икру в мае — июне, лишь в Средиземном море это совершается на два месяца ранее. Такая одновременность икрометания свидетельствует о том, что зимний период, когда созревают половые продукты, макрель проводит у европейских и у американских берегов в одинаковых условиях на глубинах, и затем быстро подходит к берегу, так что икра оказывается на одинаковой стадии развития, независимо от влияния совершенно различных внешних условий в самых удаленных областях икрометания.

Самый процесс нереста и икрометания у макрели совершается не в поверхностных слоях воды, а на неко-

торой глубине. Икра выметывается очень мелкая, диаметром всего в 1,00—1,38 мм; в каждой икринке содержится большая жировая капля, благодаря которой она поддерживается в свободно плавающем состоянии. Выходящие из икры личинки имеют всего 3,5—4,2 мм в длину, держатся преимущественно в верхних слоях на глубине 1—12 м. Подрастая, они сперва опускаются несколько глубже, затем приближаются к берегам, держатся там стайками и, энергично питаясь, за лето вырастают до размеров 10 см. Осенью они исчезают, уходя на глубины. Половой зрелости макрели достигают на третьем-четвертом году. Молодые неполовозрелые макрели совершают наиболее длинные миграции: стаи их проникают, например через Каттегат, в западную часть Балтийского моря, появляются в июле — августе в Кильской бухте, оставаясь там до сентября, иногда до ноября. В Балтийском море они иногда доходят до острова Борнгольма.

В Ламанше, у берегов Англии и Ирландии, макрели ведут себя почти так же, но только ход их к берегам начинается в марте — апреле, а иногда и еще ранее. Сперва подходят молодые неполовозрелые самцы, за ними, в апреле — мае, появляются крупные особи, готовые к нересту и икрометанию. В июле они исчезают, но в Ламанше остается некоторое количество, и около самого выхода из пролива, вблизи Булони, образуются у дна скопления макрели, которые составляют предмет промысла осенью и зимою.

Несмотря на довольно большое количество исследований, посвященных макрели, миграции ее до настоящего времени остаются далеко не вполне разъясненными, в них много еще непонятого и связь их с внешними факторами с точностью установить не удастся. Еще менее известны миграции макрелей в Средиземном море и в Черном, а равно и миграции тихоокеанской макрели (*Scomber colias japonicus*) и других южных макрелевых рыб из родов *Sarda*, *Cybium* и из близкого семейства *Carangidae*.

Большое внимание привлекали к себе с давних пор миграции огромных морских хищников из близкого к макрелям семейства тунцов (*Thynnidae*) и особенно миграции главных представителей этого семейства —

обыкновенного тунца (*Orcynus thynnus* L., рис. 27) и белого тунца (*O. germon*). Первый распространен, главным образом, в Средиземном море, но встречается и в водах Атлантического океана; второй живет в океане, но проникает и в западную часть Средиземного моря. В этом море тунцы с древнейших времен составляют один из важнейших объектов рыбного промысла, и появление у берегов стай этих громадных рыб с вкусным красным мясом всегда составляло крупное событие в жизни рыбаков.

Еще Аристотель пытался теоретически обосновать ежегодное регулярное появление тунцов в опреде-

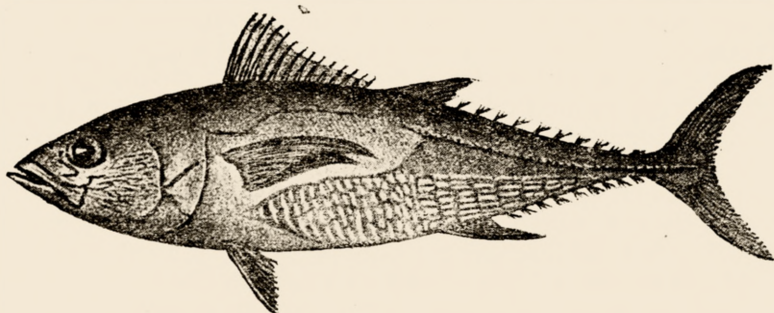


Рис. 27. Тунец (*Orcynus thynnus* L.) (по Бенке).

ленный срок у берегов. По его представлениям весной тунцы входят из океана в Средиземное море через Столбы Геркулеса (Гибралтар), причем обходят все море кругом, двигаясь сперва вдоль южных, затем обратно вдоль северных берегов (т. е. против часовой стрелки), так что берег всегда остается от них с правой стороны. Пройдя вдоль африканских и азиатских берегов, они через Босфор входят в Черное море, там размножаются и возвращаются вдоль европейских берегов.

Эта теория кругового движения тунцов поддерживалась затем всеми натуралистами древности и средних веков и дошла до нашего времени. Гуррэ защищал ее еще в 1893—1896 гг.

Однако уже в XVII веке иезуит Цетти утверждал, что тунцы размножаются не в Черном, а в Средизем-

ном море. В начале XIX века против теории кругового движения тунцов раздавалось уже много голосов исследователей, доказывавших, что размножение этих рыб происходит в Средиземном море, это принималось как факт Валансьенном и де Серром. Павези (Pavesi, 1887) обратил внимание на то обстоятельство, что время прихода тунца к определенным пунктам побережья совершенно не совпадает с теорией кругового движения: он подходит к берегам Адриатического моря в конце марта и в апреле, у Альгарвы (Португалия) — в мае и июне, у Картагена и Аликанте — в январе — феврале, в Марсели и в Тулоне — в апреле, в Сицилии — в мае, в начале июня и точно так же в мае показывается у Смирны, в Дарданеллах и в Босфоре. Давно уже было обнаружено также, что тунец зимует в Средиземном море и что, например, у берегов южной Франции главный улов тунцов происходит в октябре—декабре. Была обнаружена и молодежь тунцов, сперва у Палермо, затем у Генуи, Марсели и Тулона, а также у берегов Туниса и Алжира. Санцо (Sanzo, 1910) открыл также у берегов Сицилии в начале июня пелагическую икру тунца и наблюдал выходение личинок длиной в 10 мм, которые позднее были пойманы также у Палермо и Мессины, — таким образом было окончательно установлено, что тунец размножается в Средиземном море.

Павези и Гуд высказали предположение, что тот период времени, когда тунцы не ловятся, они проводят на больших глубинах, в 2 000—3 000 м, например, в Кадикском заливе, в западной части Средиземного моря и в его восточной части — в Тиренском и Ионическом морях. Санцо нашел этому даже как бы конкретное подтверждение: он заметил, что окраска спины тунцов очень изменчива и бывает от совсем черной до светлоголубой. Темные тунцы по его мнению — те, которые только что поднялись с мрачных глубин, позднее же под влиянием солнечных лучей они выцветают и бледнеют.

Французский исследователь Буньоль (Bounghiol, 1911) подверг теорию кругового движения тунца основательной критике, пользуясь данными по статистике уловов у берегов Франции и Алжира. Он показал, что приходится внести в нее столько изменений и поправок,

что от нее ничего не остается. Буньоль полагает все же, что тунцы не уходят на большие глубины, где нечем питаться, а находят для себя благоприятные условия существования на глубине примерно 150 м, где и держатся все то время, пока их не видно на поверхности. По мнению этого исследователя в Средиземном море имеется собственное население тунцов и миграции их к берегам и на глубины зависят всецело от температуры воды, от местных течений и от действия преобладающих ветров. Притом тунцы по его мнению всегда идут против течения. Эренбаум (Ehrenbaum, 1924) справедливо отмечает, однако, что помимо местных течений в Средиземном море наблюдается мощное течение вдоль берегов против часовой стрелки, так что если бы тунцы всегда шли против течения, миграции их имели бы как раз обратное направление против принимаемого теорией кругового движения. Л. Руль (Roule, 1921) точно так же отвергает теорию Буньоля на основании своих исследований и считает, что миграции тунца обуславливаются его стенотермичностью и стеногалинностью, т. е. приуроченностью к очень узким границам температуры и солености. Тунцы привязаны будто бы исключительно к температурам выше $+18^{\circ}$ и к соленостям 37,52—36,63‰ и оставляют береговые воды даже в том случае, если они слегка опресняются продолжительными дождями. Исключительно от распределения температур и соленостей зависят не только миграции тунцов для откормки, но и их миграции для нереста и икрометания.

Относительно икрометания тунцов существуют два противоположных взгляда: де Буэн (De Buen, 1924) полагает, что тунцы в течение всего года держатся рассеянно в открытом море и лишь незадолго до нереста собираются в стаи в областях моря с высокой температурой и соленостью. Тунцы Атлантического океана собираются на глубинах у берегов Испании, перед входом в Гибралтарский пролив, средиземноморские — у берегов Сардинии, Туниса и Сицилии, а также у Балеарских островов. Области икрометания их у берегов Испании определяются распределением высоких температур, и даже подход их к берегам обуславливается этим фактором, так как в областях с более низкими

температурами уловы тунца менее значительны. Время икрометания — июнь — половина июля — также колеблется в зависимости от температур, ускоряющих, без сомнения, созревание половых продуктов. Икра, отложенная перед Гибралтаром, уносится атлантическим течением в Средиземное море к берегам Марокко, где наряду с личинками встречаются и молодые тунцы в 1,0—4,5 кг. После икрометания тунцы направляются к берегам Испании для откормки, причем внешность их оказывается несколько изменившейся: окраска становится бледнее, форма тела делается более тонкой, плавательный пузырь сильнее расширяется. При этих своих миграциях тунцы не столько руководствуются температурами — их главным направляющим фактором в данном случае является движение стай сардинки и другой мелкой рыбы, служащей пищей.

Л. Руль (Roule, 1917) на основании наблюдений в Средиземном море приходит к обратному заключению: тунцы мечут там икру вблизи берегов в верхних слоях воды, но икры и молоди в этих местах никогда не находится; надо предполагать, что икра опускается на глубину и, по всей вероятности, часть молоди выносятся затем течением через Гибралтарский пролив в Атлантический океан.

Значительная протяженность миграций тунцов крупного размера, т. е. старых, была установлена интересной работой итальянского ихтиолога Селла (Sella, 1926), который изучил случаи поимки тунцов с крючками, с которых они где-то ранее сорвались. Оказалось, что у Сардинии и Сицилии (рис. 28) попадают тунцы с крючками из Тарифа (у Гибралтара), а также из западной части Средиземного моря и даже из Бискайского залива. Позднее ему удалось констатировать также попадание тунцов с крючками из Босфора и из Неаполя. Интересно, однако, что ни разу не были добыты тунцы с крючками с острова Мадеры или с Канарских островов. Притом все эти случаи отдаленных миграций относятся к единичным и самым крупным экземплярам тунцов. Впрочем, Селла вообще отмечает, что в водах Сицилии, Сардинии и у берегов южной Испании встречаются преимущественно крупные тунцы и лишь очень мало мелких, более молодых,

тогда как на периферии Средиземного моря, в Адриатическом и Тиренском морях, у Балеарских островов и у берегов северной Испании, а также у Азорских и Канарских островов и у берегов Марокко мелкие экземпляры тунцов значительно преобладают над круп-

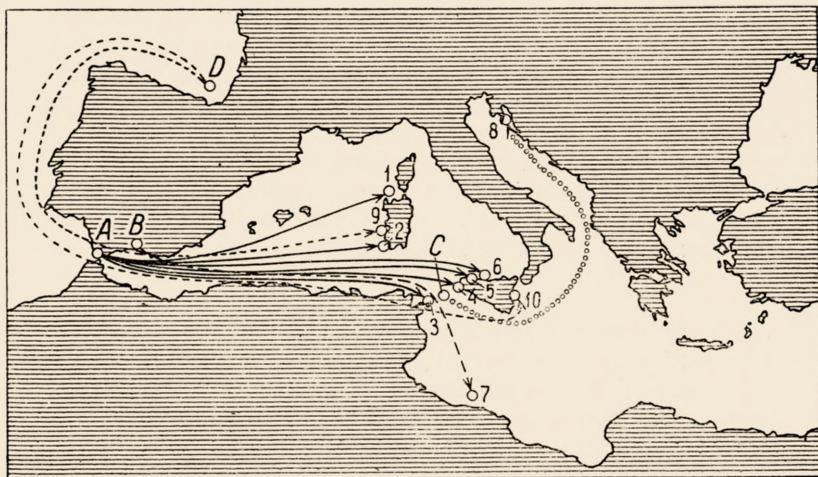


Рис. 28. Миграции тунцов из Атлантического океана в Средиземное море, определяемые по находимым в их теле крючкам. Буквы обозначают место, откуда крючок, цифры — место поимки тунца (по Штейеру).

Объяснение обозначений: A1 — Тарифа — Сардиния (Салина); A2 — Тарифа — Карлофорте (Сардиния); A3 — Тарифа — Сиди-Дауд (Тунис); A4 — Тарифа — Фафиньяна (Сицилия); A5 — Тарифа — Касталламаре-дель-Гольфо (Сицилия); A6 — Тарифа — Сен-Никола у Палермо (Сицилия); B7 — Малага (Испания) — Гаргареш (Триполи); C8 — Сицилия или Тунис — Сен-Мартино; D9 — Бискайский залив — остров Пиана (Сардиния); D10 — Бискайский залив — Бруколи (Сицилия).

ными и встречаются у берегов и зимою. Штейер (Steuer, 1927) связывает эти захождения атлантических тунцов в Средиземное море с наблюдающимся в некоторые годы вторжением атлантической воды в это море и с увлечением вместе с нею скоплений атлантического планктона, за которым следуют стаи мелких рыб, преследуемые, в свою очередь, тунцами.

Относительно миграций тунца в Атлантическом океане наши сведения пока крайне скудны; известно только, что осенью тунцы проникают иногда далеко на север, в Немецкое море и даже в Балтийское море; стаи их наблюдаются также в июне — ноябре у берегов Северной Америки.

Белый тунец (*Ogcoypus getto*) ведет очень сходный образ жизни, и по исследованиям ле Дануа (Le Danois, 1923) передвижение его также связано с температурами и соленостью. У западных берегов Франции белый тунец держится лишь в поверхностных слоях воды, до глубины 50 м, при температуре не ниже $+14^{\circ}$ Ц. Осенью он направляется в более южные воды, избегая температур ниже 12° Ц. Относительно нереста и икрометания этой рыбы известно пока очень мало.

Бросая теперь общий взгляд на миграции пелагических рыб моря, мы видим следующую картину.

Огромные массы воды, заключенные между поверхностью и дном и между берегами и центральной частью моря, подвержены чрезвычайной изменчивости под влиянием внешних физических воздействий. Прогревание лучами солнца, охлаждение льдами, опреснение дождями и впадающими реками, действие приливов и ветров — все это создает более или менее периодические колебания двух основных жизненных условий, влияющих на органический мир: температуры и солености воды, от которых зависят также и содержание газов в ней, степень щелочности, химический состав и т. п. Живым существам приходится применяться к этим изменениям и к их периодичности и приспособлять к ним свои жизненные явления.

Основным моментом жизни у рыб, как и у других представителей животного царства, является питание и присутствие пищи, распределение которой в море всецело связано с внешними условиями. Миграции пелагических рыб в простейшем случае сводятся к периодическим сезонным подходам стай рыб из открытого моря в береговую область, где рыбы также держатся преимущественно в верхних слоях. Этот подход обуславливается, прежде всего, более сильным прогре-

вом вод в береговой области (т. е. в пределах континентальной ступени, до 200 м глубины), и связанным с этим более энергичным развитием планктона, растительного и животного, служащего рыбам основной пищей.

Приток минеральных и органических веществ с суши, более энергичное перемешивание водных слоев и их вентиляция и целый ряд других условий вызывают обильное развитие планктона в береговой области. Кроме того и мощные течения, несущие массы взвешенных в воде растительных и животных организмов, прижимаются к берегам и обогащают береговую область пищей. Все это, вместе взятое, делает береговую область летом особенно благоприятной в смысле питания рыб и привлекает их стаи к берегам.

В другое время года, однако, береговая область становится менее удобной для жизни. С наступлением холодов она сильнее охлаждается, чем центральная часть моря. Это, с одной стороны, является невыгодным и для самих рыб, с другой — уменьшает запасы их пищи. В центральных частях моря, где значительные толщи воды хранят большой запас тепла, похолодание совершается медленнее и не достигает такой степени, — это заставляет пелагических рыб к зиме отходить от берегов и искать более теплого убежища в открытом море, у поверхности или на глубинах, — последние еще меньше подвержены сезонным колебаниям температуры.

Наряду с питанием, как мы видели, могущественным стимулом для миграций пелагических рыб является потребность в размножении. В большинстве случаев и с этой точки зрения береговая область представляет большие преимущества перед областью открытого моря. Прежде всего, в сравнительно узкой и мелкой полосе у берегов основной момент размножения — встреча особей обоего пола может совершиться гораздо легче, чем в безграничной и простирающейся глубоко вниз области открытого моря, где рыбы уже по условиям большого пространства являются более рассеянными. Затем наиболее опасный и совершенно незащитный период жизни — период развития в икринке — вследствие более высоких темпера-

тур проходится рыбою в береговой области в более короткий срок. И, наконец, по выходе из икринки молодая крохотная личинка оказывается тотчас же привязанной к тому запасу пищи, который, в виде микропланктона, в изобилии имеется в ее окружении, а микропланктон, так же как и более крупный планктон, связан с более высокими температурами и прочими преимуществами жизни в береговой области. В силу этих обстоятельств размножение пелагических рыб в большинстве случаев происходит вблизи берегов или, в тех случаях, когда икра не пелагическая, а сидячая, даже у самого берега.

Имеется и еще один момент, вызывающий миграции, — это течения. Как мы видели выше на примере морской сельди, движущиеся постоянно в одном направлении массы воды увлекают личинок, вышедших из икры (в других случаях и самое икру), в этом направлении и удаляют, таким образом, от тех районов моря, где взрослые рыбы находят для себя наиболее выгодные условия существования. Если бы этому влиянию течения не было никакого противодействия, то в результате все сельдяное население данного района моря переместилось бы в области моря, неблагоприятные для жизни. Вполне естественно, что уже в целях сохранения вида в течение тысячелетий у рыб выработался и сложился инстинкт постепенного возвращения в первоначальный район за время их роста и созревания.

Благодаря многим привходящим моментам — сезонным изменениям внешних условий, колебаниям в запасах пищи и т. п., — это возвращение в первоначальный район принимает вид не прямолинейной миграции в обратном направлении, против течения, а ряда колебаний от берегов и к берегам, при постепенном поступательном движении навстречу течения (см. стр. 40).

Без сомнения, в выработке миграций пелагических рыб играет известную и притом немаловажную роль и исторический момент. Современная картина миграций сложилась под влиянием не только теперешних внешних условий, но и тех условий ближайшего к нашим временам геологического прошлого земли, которые наложили свою печать и на распространение современ-

ных животных и на многие особенности их жизни. К сожалению, геологическое прошлое моря, его физические условия в третичную эпоху и в ледниковый период известны нам в гораздо меньшей степени, чем прошлое суши, и пока, особенно в пелагической области, нам трудно связать современные условия миграции рыб с теми, которые были в минувшие эпохи.

ГЛАВА II

МИГРАЦИИ ДОННЫХ РЫБ

Среди морских рыб мы, кроме пелагических, находим категорию рыб, более или менее тесно связанных, по крайней мере в течение части своей жизни, с дном моря и с населяющими его донными животными — бентосом. Одни из этих рыб лишь питаются, в большей или меньшей степени, представителями бентоса, не отказываясь, впрочем, и от свободно плавающей добычи, и держатся преимущественно не на самом дне, а лишь около дна на глубинах, — таково большинство представителей семейства тресковых. Другие еще теснее связаны с дном, так как приспособляются к полуподвижному оседлому образу жизни, вырабатывая для этой цели целый ряд специальных особенностей организации, — они большую часть жизни проводят лежа на дне, часто даже зарываясь в грунт дна, и питаются уже почти исключительно теми животными, которые обитают в грунте дна или плавают непосредственно над дном, — таковы все представители семейства камбаловых. Такая привязанность к дну обуславливает, конечно, что и распространение этих рыб и их миграции определяются не только свойствами воды и ее течения, но и свойствами дна и распределением на дне фауны беспозвоночных, служащих пищей данным рыбам. Это особенно сказывается на распространении и на миграциях тех рыб, которые более тесно связаны с дном, — именно на камбалах.

Начнем рассмотрение миграций донных рыб с двух наиболее важных в промысловом отношении представителей тресковых — трески (*Gadus callarias* L.) и пикши (*Gadus aeglefinus* L.), миграции которых лучше всего изучены.

В Атлантическом океане треска распространена очень широко, — она встречается по всему атлантическому побережью Европы от Бискайского залива до Нордкапа, в Баренцовом море доходит до Медвежьего острова и до Новой Земли, заменяясь в Белом море особым видом или подвигом (*Gadus albimaris* Der.); большие скопления трески привязаны к Исландии, к Шетландским и Оркнейским островам. У Северной Америки треска встречается от мыса Гаттераса на юге, до острова Нью-Фаундленда и до Гренландии на севере, у берегов материка не идет, однако, севернее мыса Код.

Выявить расы атлантической трески на обширном ареале ее распространения долгое время не удавалось, однако, недавно, знаменитый покойный датский ихтиолог Иоганн Шмидт (*Schmidt J.*, 1930) установил некоторое разделение этого вида на группы, имеющие свои определенные области. Группы эти, правда, не совсем отвечают понятию настоящих рас, — они основываются на двух различительных признаках: на числе позвонков и на числе лучей второго спинного плавника. Распределение этих групп отмечено на прилагаемой карте северной части Атлантического океана (рис. 29), на которую нанесены также изотермы средней годовой температуры поверхности моря (по Шотту), что позволяет заметить некоторую связь температурных данных с числом позвонков трески: чем выше температура воды, тем меньше среднее число позвонков (по результатам не менее чем 200 определений). Данные эти основываются на огромном материале, собранном со всех частей океана в количестве около 20 000 тресок, полученных со 114 станций.

В западной части Атлантического океана, у берегов Лабрадора и у северных берегов Нью-Фаундленда, наблюдаются наиболее высокие числа позвонков, от 55 до 55,46, и им соответствуют и наиболее высокие числа лучей второго спинного плавника — 20,5 и даже более в среднем. К югу от Нью-Фаундленда у материкового побережья число понижается с 54,61 до 52,90. В Гренландии число позвонков ниже, чем у американских берегов, — 53,5 на западном берегу и 53,08 на восточном; это доказывает, что треска здесь местная, а не прихо-



Рис. 29. Карта распределения групп трески, различающихся по числу позвонков. Цифры изображают среднее число позвонков из большого числа определений (по Иоганну Шмидту).

дящая от американских берегов, как это предполагали ранее. Мы имеем у берегов Гренландии самостоятельное тресковое население, стоящее в некоторой связи с Исландией. Число позвонков исландской трески колеблется между 52,3—53,3 и число лучей второго спинного плавника также ниже, чем у берегов Америки,— 19,5—20. У европейских берегов ясно сказывается падение числа позвонков от севера к югу, — так, у берегов Норвегии мы встречаем на севере 53,42—53,82, а на юге — 52,44—52,12. Треска Немецкого моря обнаруживает еще менее позвонков — 52,0—52,30, а у западных берегов Англии и в Ламанше число их уже ниже 52. Точно так же у берегов Норвегии число лучей второго спинного плавника колеблется между 19,5 и 20, тогда как в Немецком море и у западных берегов Англии оно спускается ниже 19.

Что касается Балтийского моря, то в нем, очевидно, держится треска, свойственная лишь ему, не связанная с атлантической, как это следует из наблюдений над числом позвонков и в особенности над числом лучей второго спинного плавника. Число позвонков в западной части этого моря относительно низко: 52,16—52,75, но к востоку и к северу оно повышается и достигает 53,02—53,32, а число лучей балтийской трески вообще самое низкое и колеблется около 18, достигая на востоке даже 17,24.

Интересно, что такая же местная треска свойственна глубоко врезающимся в сушу норвежским фиордам. В Трондием-фиорде наблюдается треска, которая там же мечет икру, — среднее число позвонков ее 52,35—52,40, тогда как у трески, водящейся около входа в Трондием-фиорд, в открытом океане, 53,76 позвонка. Точно так же треска эта различается и числом лучей второго спинного плавника: у фиордовой трески их 19,24—19,27, у океанской — 20,13.

Таким образом, исследования Иог. Шмидта показывают, что население трески в Атлантическом океане состоит из нескольких неодинаковых групп, или, по выражению этого исследователя, «представляют собой мозаику популяций, различающихся между собой». Не входя в рассмотрение вопроса, следует ли считать эти группы настоящими расами, можно сказать, что

они вполне устойчивы и соответствуют как некоторым географическим районам, так и внешним условиям, особенно температурным. Действительно, треска с высоким числом позвонков свойственна только северной части американского побережья, с другой стороны — уменьшение числа позвонков наблюдается в направлении с севера на юг, как на американском, так и в особенности на европейском побережье, в полном соответствии с повышением средних температур. Изотерма $+10^{\circ}$ Ц довольно точно ограничивает с севера область распространения трески с наименьшим числом позвонков (51,47—51,99), а треска с умеренным числом позвонков (52,41—53,99) привязана приблизительно к изотерме $+5^{\circ}$ Ц. Области со своеобразными условиями температуры и солености, как глубокие заливы и внутренние моря (Балтийское море), имеют и население трески, отличающееся некоторыми особенностями, и не смешиваются с океаническим.

Переходя к рассмотрению распределения трески в наших северных водах, мы видим, прежде всего, что Баренцево море, омывающее Мурманский берег, является непосредственным продолжением норвежских вод. Треска, появляющаяся в нем временно, представляет собою, как мы увидим далее, ту же норвежскую треску, приходящую сюда на кормежку. Однако еще в начале этого столетия, при обработке результатов Мурманской научно-промысловой экспедиции Комитета для помощи поморам (Л. Брейтфус и Г. Гебель, 1908), высказывалось предположение «о существовании особой мурманской группы трески, мигрирующей лишь из фиордов Мурманна на богатые кормом банки и обратно». На мысль о существовании такой трески наводило нахождение крупной трески в Мотовском заливе задолго до времени прихода стай норвежской трески, а также присутствие там же и в других местах Мурманна тресковой икры, личинок и мальков.

Новейшие исследования мурманской трески подтвердили полное тождество главных масс нашей трески с норвежскою, но в то же время установили, что у нас имеется и своя фиордовая треска, подробно описанная В. К. Есиповым (1931) под местным названием «турянки» (от слова «тура», которое означает морские

водоросли, ламинарии). Она, действительно, держится обыкновенно в зарослях водорослей и, в связи с этим местом обитания, отличается яркою оранжево-красной или желтоватой окраской тела, темной спиной и оранжевой радужиной и плавниками. Она значительно мельче трески, приходящей из Норвегии, и достигает лишь 40 см длины. Вдали от берегов, на глубинах, где ловят треску ярусами, она редко встречается. При всех



Рис. 30. Карта распределения групп трески, различающихся по числу позвонков, в Баренцовом море (ориг.).

этих различиях тщательное сравнение турянки с океанской треской, проведенное Есиповым, показало, что, в противоположность фиордовой треске Норвегии, турянка отличается от океанской трески лишь возрастными признаками и имеет только биологические особенности — живет у берегов и, по всем вероятностям, здесь же мечет икру. С турянкою оказалось совершенно тождественной и мелкая треска, водящаяся у берегов Новой Земли (Есипов, 1933).

Обширные по своему размаху, но оставшиеся незаконченными и лишь в очень незначительной своей части опубликованные, исследования Гос. океанографи-

ческого института по треске (1930—1933) не дали окончательного решения по вопросу о составе мурманской трески. Исследования числа позвонков и лучей спинных плавников, предпринятые сотрудниками института (Т. Ф. Дементьева и др., 1931), подтвердили, во-первых, несомненное тождество нашей океанской трески с норвежской, как это явствует уже из одинаковости¹ числа позвонков (рис. 30) и числа лучей во втором спинном плавнике (их число варьирует у нас от 19,49 до 20,12), и, во-вторых, существование настоящей фиордовой трески, сходной с норвежской, в Мотовском заливе, — она характеризуется понижением числа позвонков и лучей, по сравнению с океанской, примерно в таком же масштабе, как в фиордах Норвегии. Попытка разбить океанскую треску на ряд (8—11) «разностей», привязанных будто бы к определенным банкам или районам Баренцова моря и различающихся между собою черепными показателями, оказалась, однако, бесплодной, тем более что позднее были обнаружены и некоторые методические дефекты при установлении этих «разностей».

В своей недавно опубликованной заметке Т. Ф. Дементьева и В. Ф. Танасийчук (1935) дают подробную характеристику фиордовой или, как они теперь ее называют, «мурманской», трески: она по сравнению с океанической, приходящей из Норвегии и там размножающейся, отличается меньшим числом позвонков (в среднем 51,84, тогда как у лофотенской — 52,46), меньшим числом жаберных тычинок (23,72 против 24,89), меньшим числом лучей в плавниках (ID—14,29, IID—19,45, IA—21,44 против 14,8, 19,86 и 22,08); высокой упитанностью и пониженным темпом роста. Она нерестится у Мурманских берегов, главным образом в Мотовском заливе, и нерест ее в некоторые годы достигает значительных размеров. Зимой она наблюдается главным образом в глубинных частях залива, весной составляет основную массу неполовозрелой «мойвенной» трески, заходящей вдоль берегов восточнее ост-

¹ Ввиду различия в способе счета числа позвонков нашими исследователями по сравнению со Шмидтом к приведенным на карте числам надо прибавить по 1, т. е. считать, например, не 52,40, а 53,40 позвонка.

рова Кильдина. Она вообще всегда присутствует у берегов и примешивается ко всем приходящим косякам, в открытом же море она в чистом виде не была обнаружена. Примешиваясь к лофотенской треске в районе Кильдинской банки и в восточных районах моря, она снижает показатели лучей и позвонков и повышает упитанность проб трески, взятых из косяков. В центральных районах Мурмана, однако, треска обнаруживает нередко показатели по позвонкам и тычинкам, промежуточные между лофотенской и «мурманской», и пока еще остается невыясненным, действительно ли это промежуточные группы трески с самостоятельными местами нереста или это просто смесь лофотенской и «мурманской» трески. Что касается трески, подваливающей к берегам Мурмана с запада в мае — июне, то ее тождественность с настоящей лофотенской треской не подлежит сомнению. В районе Медвежьего острова она держится круглый год и составляет здесь предмет зимнего промысла, а весной некоторое количество ее нерестится в Мотовском заливе, примешиваясь к основной массе «мурманской» трески. Количество этой лофотенской трески, подваливающей к Мурману, бывает различно по годам, в зависимости от большего или меньшего запаса тепла, приносимого Атлантическим течением: в более теплые годы общее количество трески больше, чем в годы с неблагоприятными температурными условиями. В зависимости от этого стоит и преобладание в косяках либо более теплолюбивой лофотенской, либо «мурманской», привычной к низким температурам.

Исследовательницы отмечают и еще две группы трески, которые могут претендовать на значение рас,— это малопозвонковая и многотычинковая треска, входящая в состав летней трески в западной части Баренцова моря, особенно на Медвежинской банке, мечущая икру, по всей вероятности, в северных норвежских фиордах, и медвежинская треска с малыми показателями позвонков, тычинок и лучей, относительно икрематания которой пока ничего не известно.

Таким образом, этими новейшими исследованиями как будто подтверждается неоднородность состава населения трески Баренцова моря, которая подозревалась

многими исследователями и ранее, но которая отрицалась теми, кто определял состав трески на основании биометрической обработки недостаточно обширного материала. Во всяком случае, пока нельзя еще считать вопрос этот окончательно решенным и надо ожидать дальнейших более обстоятельных и всесторонних исследований.

По своему образу жизни треска причисляется Дамасом (Damas, 1909) к группе прибрежных бо-реальных тресковых рыб, так как держится и мечет икру на относительно небольших глубинах в 40—100 м и привязана к водам с температурой $+4—6^{\circ}$ Ц и со значительной соленостью в 34—35‰. В этом отношении она отличается от таких южных видов, как *Gadus pollachius*, *G. luscus*, *G. minutus*, которые требуют $+10^{\circ}$ Ц., или от арктической сайки (*Boreogadus saida*), живущей при 0° и при низкой солености у границы льдов. Точно так же она отличается и от настоящих океанических форм, держащихся на больших глубинах (100—1 000 м) и там же мечущих икру, каковы *Gadus virens*, *G. poutassou*, *Molva molva*, *Brosmius brosme* и др. Главным местом обитания трески являются придонные слои воды, — во взрослом состоянии она редко подходит к самому берегу и попадает на глубинах менее 10 м.

Нерест и икрометание трески происходит также на глубинах, но икра после оплодотворения благодаря своему малому удельному весу всплывает в поверхностные слои, как это происходит и у других тресковых. Местами нереста являются обыкновенно банки у берегов, не слишком, однако, мелководные. Главнейшими нерестилищами в Атлантическом океане являются, повидимому, банки у берегов Норвегии, особенно у Лофотенских островов, — они интересны для нас особенно потому, что на них происходит нерест трески, подходящей к нашему Мурманскому берегу. По описанию Йорта (Hjort, 1914), который их подробно исследовал, у Лофотенских островов имеется 6 банок (рис. 31, I—VI), разделенных между собой и отчасти отделенных от континента глубокими каналами. Глубины на них (на карте они даны в морских саженях) колеблются от 100 до 160 м. Эти банки давно были

известны рыбакам под названием «мэд» как места наиболее обильного лова крупной трески «скрей» в весеннее время. Исследования Иорта показали, что именно над этими банками обнаруживаются большие скопления икры трески: при одинаковом лове планктонной сетью над банками в улове оказывается по несколько тысяч икринок (даже до 60 000), тогда как в промежутке между банками, в глубоком канале, их попадает лишь по несколько штук. При нанесении на карту распределения икры все значительные скопления ее оказываются внутри пределов 100-саженной (185-метровой) линии. За этой линией икры трески встречается очень мало, и то, что попадает, по-видимому, снесено течением с мест над банками.

В начале текущего столетия (Международный) постоянный совет по изучению моря (Conseil Permanent international pour l'Exploration de la Mer), в котором в дореволюционное время принимала участие и

б. Россия, постановил произвести исследование икротеления трески в европейских водах усилиями всех государств, расположенных по берегам этих вод. В течение нескольких лет датские, голландские, германские и норвежские экспедиционные суда и ряд береговых станций были заняты этой проблемой под руководством таких



Рис. 31. Места нереста трески у Лорфотенских островов. Нерестилища трески отмечены римскими цифрами и пунктиром, глубины — в морских саженях (по Иорта).



Рис. 32. Места нереста трески и распределение ее молоди в Атлантическом океане. Области более интенсивного икрOMETания зачернены, менее интенсивного — заштрихованы. Прерывистой линией обозначена граница области распределения пелагических личинок трески. *L* — мальки береговой стадии; *B* — мальки придонной стадии в течение первого года жизни (по Иорту).

крупных специалистов, как проф. Гейнке, д-р Хук (Ноек), Иог. Шмидт, Иорт и др. Результатом этих исследований явилась карта распределения нерестилищ и молодых стадий трески (рис. 32). Из нее ясно, что наиболее интенсивно происходит размножение трески

у берегов Норвегии, где нерестилища этой рыбы расположены от Сёрё в Финмаркене на севере до Скагеррака на юге. Фарерские острова точно так же являются местом нереста трески, тогда как у Исландии нерестилища ее расположены по южному и западному берегу и отсутствуют на северном. У берегов Англии и в Немецком море икрометание происходит на меньших глубинах, чем в норвежских водах, именно на 20—80 м глубины у берегов, в местах, отмеченных на карте штриховкой, а также на банках посреди моря, например на Большой Рыбачьей банке.

В более мелкой восточной части Немецкого моря треска не мечет икры, точно так же как и в Ламанше; икры трески не наблюдается и в более глубоких частях, например, в Норвежском жолобе и в Скагерраке. В атлантических водах у берегов Шотландии и Ирландии места икрометания трески ограничиваются линией 100-метровых глубин.

Время икрометания трески очень различно, и можно сказать, что в течение года почти нет времени, когда где-нибудь не происходило бы ее икрометание. У берегов Северной Америки икрометание начинается уже в сентябре и достигает максимума в феврале и марте; у берегов Норвегии первая икра появляется в декабре, последняя в мае. В некоторые годы, однако, икрометание сильно затягивается и продолжается до октября. В Балтийском море икрометание трески длится с февраля по май, достигая максимума в марте, редко в конце апреля; в более восточных частях моря оно запаздывает из-за низких температур и происходит с мая по август.

Из прозрачных шаровидных икринок трески, диаметром в 1,16—1,89 мм (они крупнее в Балтийском море, чем в Немецком), выклеиваются крохотные, тоже совсем прозрачные личинки, длиной в 4 мм, снабженные небольшим желточным мешком. После исчезновения последнего они достигают 4,4 мм длины. Личинки эти ведут пелагический образ жизни, питаются мелким планктоном, пока не достигнут длины 25—30 мм. За это время они иногда находят себе удобное убежище под колоколом медуз и в плавающих оторванных ветвях фукусов. По достижении указанной

длины они исчезают из поверхностных слоев и через некоторое время появляются уже у дна, преимущественно у берегов, на небольших глубинах. В Немецком море мальки трески уже в июне встречаются близко от берегов и в устьях рек, например Эльбы; главная масса их появляется в июле и августе, причем они об-



Рис. 33. Границы распространения молоди трески у берегов Норвегии. I—граница распространения пелагической икры трески; II—граница распространения пелагических личинок в июне; III—граница распространения мальков в сентябре (по Йорту).

наруживаются не только у берегов, но и внутри моря, например на Доггер-банке, на глубинах до 75—100 м. У берегов Норвегии по исследованиям Йорта (Hjort, 1914) благодаря действию северо-восточной ветви Гольфстрима личинки, вышедшие из икры у берегов, увлекаются в открытое море и оказываются далеко от берегов. На карте их распределения (рис. 33) линия I отмечает границы распространения икры, линия II—

границы распространения молодых личинок в 2—3 см длиной в июне и июле 1900 г., а линия III — границы нахождения молодых тресок в несколько дюймов длиною в августе — сентябре 1900 г. Молодые трески увлекаются, таким образом, течением на сотни километров от тех берегов, где они выклюнулись из икры, и по мнению Иорта попадают даже в Баренцево море, где в 1901 г. экспедиционный пароход «Михаил Сарс» ловил мелкоячеистым тралом тресковых мальков в 10—30 см длиною у острова Медвежьего, в Варангер-фиорде и к востоку от Вардё. Интересно, что они в Баренцевом море встречаются не только на мелководье, но и на глубине 185—370 м.

Миграции трески, как ясно уже из предыдущего, распадаются на 4 группы: 1) пассивные миграции икры, личинок и молоди трески во время периода пелагического существования; 2) миграции, связанные с питанием молоди и подрастающих тресок; 3) миграции половозрелых тресок к местам нереста, и 4) миграции отнерестившихся рыб для целей питания.

Как мы видели, пассивные миграции протекают различно, в зависимости от присутствия или отсутствия течения. Тогда как в Немецком море молодь распределяется довольно равномерно по всему морю и остается, по видимому, в его пределах (это явствует уже из свойственного этому морю низкого числа позвонков, см. карту, рис. 29), у берегов Норвегии икра и молодые стадии трески увлекаются течением и рассеиваются на обширном пространстве, попадая даже далеко на север. Само собою разумеется, что в Балтийском море развитие и вся жизнь трески протекают в еще более замкнутых рамках, чем в Немецком, и в результате здесь выработалась самостоятельная группа трески, отличающаяся низким числом лучей второго спинного плавника.

Мальки трески, образовавшиеся из личинок в течение лета, обыкновенно проводят осень и зиму у берегов, на небольших глубинах, причем в разных районах достигают различной длины. В норвежских фиордах они в октябре достигают в среднем 8,5 см, у берегов Англии в октябре — ноябре — 11,5—13 см, у Гельго-ланда в ноябре — 16 см, в то время как на севере, в Исландии, они в сентябре имеют в среднем лишь

4,3 см длины. Местами наблюдается осенью миграция к берегам мальков, оказавшихся на больших глубинах; в норвежских фиордах они держатся зимою под самым берегом.

Весною следующего года или в начале лета годовики, по мере прогревания береговых вод, начинают отходить на глубины, и в Немецком море, с июня по август, их нет совершенно у берегов. К осени они снова возвращаются к берегам, в сентябре — октябре они появляются у берегов Англии и в норвежских фиордах. Такие же точно миграции на глубины в летний период треска предпринимает и в дальнейшей своей жизни ежегодно. Причина этих миграций, надо думать, лежит в питании, но стимулом является температура, так как при запоздании весны задерживается и отход рыбы от берегов. Эти миграции не являются, однако, значительными по протяжению, — треска из Немецкого моря не выходит, например, в Атлантический океан. Напротив, все наблюдения показывают, что она является довольно оседлой рыбой и совершает лишь небольшие экскурсии в ограниченном ареале. Вейгольд (Weigold, 1913) производил опыты мечения неполовозрелой трески на Гельголанде, причем ему удавалось получать обратно до 75 % меченой рыбы, и около половины этой рыбы попадалось в непосредственном соседстве с теми местами, где она была выпущена. Он приходит к выводу, что треска — «рыба, в некоторых случаях, удивительно мало меняющая свое местообитание, она совершает обычно лишь небольшие вылазки в поисках пищи, и только в исключительных случаях такие путешествия бывают отдаленными».

Опыты мечения трески, предпринятые в датских водах Струббергом (Strubbeng, 1922), показали также, что молодая треска до 50 см длины ведет очень оседлый образ жизни: она совершает лишь небольшие передвижения с глубины на мелководье и обратно. Треска длиной в 47—70 см в течение года ловилась в районе примерно 10 км окружности от места ее мечения. Точно так же треска в Каттегате и в Бельтах совершала лишь очень небольшие миграции. Было отмечено, однако, несколько случаев довольно значительных ми-

граций,— так, одна треска, помеченная в северной части Каттегата, была затем через 74 дня поймана в Ламанше, а другие в 1—3 месяца прошли из Каттегата в Зунд и Бельты.

Хотя молодая треска держится главным образом у берегов, она может встречаться и далеко от них, как это было уже отмечено выше (см. рис. 33). Это особенно наблюдается в северных водах, где молодые формы обнаруживают гораздо более значительную выносливость к низким температурам, чем взрослая треска. Тилеман (Thielemann, 1922) нашел, что в Баренцовом море молодая треска гораздо шире распространена, чем взрослая: трески длиной в 8—30 см встречались им на глубинах 14—278 м при температуре —1,2—4,3° Ц, трески длиной 31—51 см — на 38—285 м при +0,48—2,78° Ц, а взрослые трески в 52—120 см — на глубине 109—308 м при +1,4—2,93° Ц.

Каково происхождение молодых форм трески, встречаемых у нас в Баренцовом море, мы до настоящего времени с точностью не знаем: они могут быть занесены течением в виде пелагических личинок или в виде мальков, ведущих уже придонный образ жизни, но могут возникать и в результате размножения местной трески, так как мы видели уже выше, что в Мотовском заливе и в некоторых других местах побережья происходит нерест фиордовой трески.

В молодом возрасте треска питается почти исключительно мелкими придонными ракообразными, но, начиная с длины в 15 см, постепенно переходит к питанию рыбой и, достигнув длины 30 см, питается уже преимущественно рыбой, лишь при недостатке ее захватывая ракообразных, червей, моллюсков и иглокожих. Погоня за пищей, главным образом за мелкими породами рыб, вроде мойвы и песчанки, и составляет причину миграций трески до ее половозрелости.

Половая зрелость наступает у трески в Немецком море на 4—5-м году жизни, при длине тела в 55—60 см (по исследованиям Грэхэма, при средней длине самца в 64 см, самки—74 см), тогда как у берегов Норвегии по данным Йорта (Hjort, 1914) главная масса «скрей» состоит из рыб, имеющих 7—10 лет от роду и достигающих в длину 62—80 см. Там, однако, встречаются,

хотя и редко, 18—20-летние рыбы, метавшие икру уже 12—14 раз. Если вспомнить, что крупная треска дает до 9 миллионов икринок, то невольно приходится изумляться тому огромному потомству, которое может дать за свою жизнь одна рыба.

Ход половозрелой трески на нерестилища, о которых мы уже говорили выше, совершается не с полной правильностью, — в зависимости от разных условий, наблюдаются различные отклонения и колебания. У берегов Исландии, у Лофотенских островов, у Фарерских островов и у берегов Шотландии половозрелая треска собирается еще с зимы, концентрируясь около этих мест особенно во второй половине зимы. Стаи тресок на нерестилищах достигают иногда большой густоты, занимают слой в несколько метров в высоту над дном и бывают протяжением до километра. Рыбы по несколько дней держатся в одном месте, затем исчезают и на их место приходят другие.

Отнерестившаяся треска становится чрезвычайно прожорливой и тотчас же после нереста отправляется на поиски пищи. К стаям ее присоединяется, однако, и более молодая, еще не нерестившая треска. В Немецком море эти стаи отходят от нерестилищ и распределяются по всему морю, питаются и на банках и на более глубоких местах. У Лофотенских островов главная масса отнерестившейся трески, вместе с примкнувшими к ней молодыми, направляется на север, к берегам Финмаркена и в Баренцево море.

Эта миграция крупной отнерестившейся норвежской трески представляет для нас особый интерес, так как на ней, главным образом, основывается весь наш мурманский промысел. По исследованиям Мурманской научно-промысловой экспедиции (Брейтфус и Гебель, 1908) картина миграции вырисовывается следующая. В зимние месяцы, в декабре — марте, трески у Мурманского берега нет, так как и мелкая треска, держащаяся у берегов, отходит в море, на глубины. Лишь вдали от берегов, в южной ветви Нордкапского течения, на Кольском меридиане, между 74 и 75° с. ш. и между 71 и 72° с. ш., удается иногда находить скопления трески, повидимому, зимующей здесь. По сведениям экспедиции, в 80-х и 90-х годах прошлого столетия уже

В апреле наблюдалось продвижение этой зимующей трески прямо на юг, вследствие чего в водах Рыбачьего полуострова происходил весенний промысел трески. В начале этого столетия такой ранней подвижки зимующей трески не наблюдалось, — миграция начиналась в мае и лишь в июне или даже только в июле перезимовавшая вдали от берегов треска достигала прибрежных вод. В это же время, в июне—июле, подходит к Мурманскому берегу и крупная норвежская треска, движущаяся от Финмаркена к востоку и составляющая главную добычу нашего промысла. По мере того, как новые стаи прибывают с запада, массы трески продвигаются на восток, придерживаясь теплых струй Нордкапского течения и доходя до берегов Новой Земли. В настоящее время доказано, что стаи трески заходят даже через Карские Ворота и Югорский Шар в Карское море. Однако продвижение стай трески происходит не непрерывным потоком, а как бы с некоторой пульсацией и с более или менее продолжительными перерывами. Стаи расходятся по всему морю, начиная от Медвежьего острова, куда они направляются прямо от берегов Финмаркена, до острова Колгуева и Новой Земли. Они продвигаются с банки на банку, задерживаясь для кормежки на самых банках. Впрочем, по некоторым наблюдениям сотрудников Океанографического института, кормится треска главным образом в промежутках между банками, сами же банки служат только местом сбора ее, — так ли это на самом деле, требует еще проверки. Обыкновенно в августе Баренцево море наиболее сильно наполнено треской. В погоне за стаями мойвы и песчанки она приближается и к берегам и становится здесь предметом берегового промысла, производящегося с помощью лова ярусами и удой на поддев. В открытом море ее промысляет наша флотилия траулеров и приходит ловить ее немало иностранных судов, пользуясь тем, что лов в открытом море, вдали от берегов, по международным законам свободен для всех. Пребывание трески в наших водах, однако, не долговременно, — уже в сентябре начинается ее обратное движение, и область, занятая треской, постепенно сокращается. К концу ноября крупная треска исчезает

из наших береговых вод, а средняя и мелкая отходит от берегов и направляется на места зимовки.

Эта общая схема хода трески в наших водах, конечно, могла бы быть в настоящее время значительно уточнена новейшими исследованиями Государственного океанографического института и Полярного института, но, к сожалению, результаты этих работ не опубликованы. Предпринятые Институтом опыты мечения трески в наших водах (Idelson, 1931) подтвердили резуль-

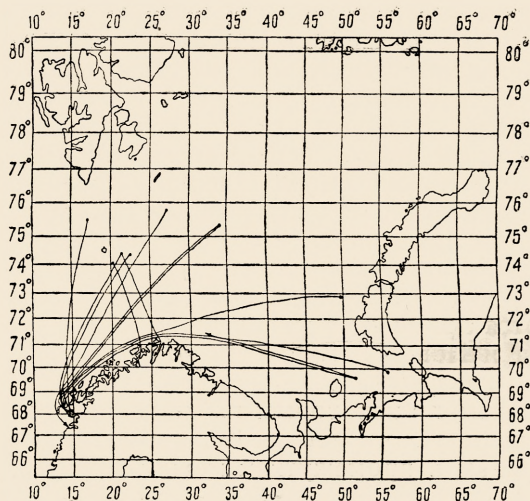


Рис. 34. Пути миграции трески по опытам мечения, предприняты Гос. океанографическим институтом в 1930 г. (по Идельсону).

таты прежних опытов Йорта (Hjort, 1914), произведенных в Финмаркене. Из 4 347 помеченных и выпущенных тресок было поймано обратно лишь 24; часть из них была поймана недалеко от места мечения, другие же были пойманы лишь через несколько месяцев в норвежских водах, частью в области Лофотенских островов. Наиболее интересные из отмеченных таким образом отдаленных миграций нанесены на карте (рис. 34), заимствованной у М. Идельсона. Можно считать таким образом прочно установленным, что норвежская отнерестившаяся треска, действительно, дохо-

дит почти до берегов Новой Земли и возвращается оттуда обратно к Лофотенским островам. Наиболее длинный путь, совершонный трескою в один месяц, при этих условиях можно определить в 1 800—2 000 км.

Как ни удивительна такая способность норвежской трески совершать столь отдаленные миграции, она все же не является единственной и исключительной, так как в водах Гренландии и Исландии известны миграции на такие же расстояния. Датские исследователи П. Ханзен, А. С. Иенсен и А. В. Тонинг (Hansen, 1935) приводят в своем отчете об опытах мечения трески в Гренландии, производившихся в течение 10 лет, следующие данные. За все время опытов на берегах Гренландии было помечено 6 811 тресок, из которых 397 было поймано обратно. Около половины этих тресок были пойманы у западного берега Гренландии, причем обнаружилось, что они совершали лишь небольшие миграции вдоль берега на север или на юг, либо в поисках пищи, либо для икрометания на находящихся у северной части побережья банках. Другая половина вторично добытых тресок отправлялась, однако, от западного берега Гренландии к западному и южному берегу Исландии в целях нереста и икрометания, причем совершала в несколько месяцев путь от 1 000 до 2 000 км, делая в день в среднем 16—24 км (рис. 35). Интересно при этом, что в такие отдаленные странствования не пускаются рыбы молодые, неполовозрелые, или старые, — большинство тресок, мигрировавших к берегам Исландии, имело возраст 9—11 лет, и старше 12-летних рыб не наблюдалось вовсе. Путем мечения тресок в Исландии было обнаружено и обратное путешествие их в воды западной Гренландии. Таким образом, в этом случае мы имеем пример, вполне аналогичный тому, что наблюдается на нашем севере: здесь также нерест и икрометание трески происходит в более теплых исландских водах, а последующий откорм ее — в более холодных водах Гренландии, причем также в этих последних водах откармливается и молодая, неполовозрелая треска и частично происходит икрометание.

Опыты мечения датских исследователей в Гренландии установили еще одно важное обстоятельство, а имен-

но, что миграция трески от берегов Гренландии к Исландии подвержена сильным колебаниям. Из числа меченных в Гренландии тресок в некоторые годы в Исландии вылавливалась лишь небольшая часть — 5,9% в 1927 и 34,3% в 1930 г., тогда как в другие годы более половины (59% в 1931 г.) или почти три четверти (72% в 1933 г.) всех меченных рыб отправлялись в далекое путешествие. Причины таких колебаний пока не разгаданы, но интересно то, что перио-

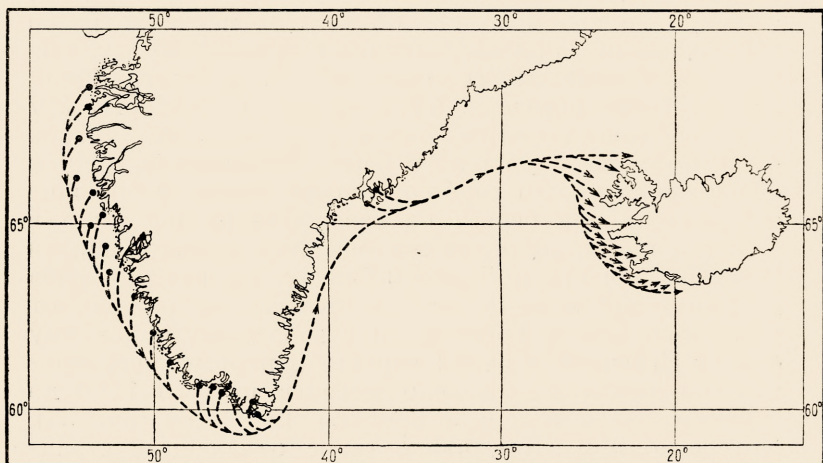


Рис. 35. Пути миграции гренландской трески по опытам мечения, предпринятым датскими учеными в 1924—1933 гг. (по Гансену, Иенсену и Тонингу).

ды усиления миграции совпадают и с увеличением уловов в Исландии. Такие же колебания в интенсивности миграции трески и в количестве ее, появляющейся у берегов, наблюдаются и на нашем севере. Повидимому, эти колебания стоят в связи с колебаниями в интенсивности Гольфстрима и с проистекающими от них изменениями температурных условий. Выяснить причины колебаний притока в наши воды трески и научиться их предсказывать — задача дальнейших исследований.

Такова в общих чертах картина миграции трески в Атлантическом океане. В тех частях океана, которые

не захватываются мощным потоком Гольфстрима, мы видим группы трески мало подвижные, совершающие миграции преимущественно лишь от берегов или от банок на глубины и обратно; там же, где икра и личинки относятся течением далеко от нерестилищ, на которые должны вернуться взрослые рыбы, они уже в первые годы своей жизни совершают большие путешествия, как бы подготавливаясь к тем будущим отдаленным странствованиям, которые ими предпринимаются с наступлением половой зрелости. Побуждающей причиной к таким миграциям в 1 000—2 000 км является особое богатство пищею тех областей океана, где теплое течение сталкивается с холодными арктическими водами. По исследованиям Гос. океанографического института восточная часть Баренцова моря отличается совершенно исключительным богатством бентоса (донной фауны). Вместе с тем относительно теплая вода ветвей Атлантического течения, расходящихся веером в Баренцовом море, делает возможным временное пребывание там трески, родившейся и выросшей у берегов Норвегии. Зимовать в этих водах при господствующих здесь зимою низких температурах, сказывающихся и на уменьшении пищи, эта треска не может, и, руководствуясь температурными раздражениями, она, напитавшись и накопив жир в печени, совершает обратный путь и проходит опять до 2 000 км. Это не препятствует, однако, выработке особых групп трески, более стойких к низким температурам, приспособляющихся к постоянной жизни в холодной воде и при этих же температурах размножающихся. Такая треска выработалась как в гренландских водах, так и у нас в Баренцовом море. К сожалению, мы пока очень мало знаем о биологии и миграциях этой трески и даже не всегда можем ее отличить от трески пришлой.

Не подлежит сомнению также, что современные длинные миграции трески выработались постепенно из коротких, и миграционные пути ее сложились геологически недавно, в течение послеледникового времени. В период максимума оледенения, когда весь Скандинавский полуостров, Великобритания и значительная часть северной Европы находились под ледяным по-

кровом (рис. 68), окружающие их воды имели характер современных вод Гренландии или Антарктики, и струя Гольфстрима была отжата льдами к югу, так что воды с умеренными температурами, при которых могла жить треска, представляли собой узкую полосу у берегов Франции и Португалии. Надо думать, что в них могли сложиться миграции лишь с короткою амплитудой, и в основе своей треска приобрела характер относительно мало подвижной рыбы, какой сейчас мы видим ее в Немецком и в Балтийском море. С отступанием ледников, однако, и с продвижением струи Гольфстрима на север треска получила возможность распространиться вдоль западного побережья Европы, и при этом амплитуда ее миграций постепенно увеличивалась под влиянием двух причин: с одной стороны, по мере того, как продвигалось теплое течение, икра и личинки трески все далее и далее заносились на север, где условия икротетания и развития были мало благоприятны, с другой—все севернее отодвигались и районы, богатые пищей для взрослых рыб. Это заставляло молодежь возвращаться на юг, а взрослую треску побуждало совершать все более и более удаленные путешествия на север. Процесс отступления льдов протекал медленно и постепенно, и столь же постепенно, в течение ряда тысячелетий вырабатывались и те огромные амплитуды миграций трески, которые мы застаем в настоящий момент истории Земли. Отдаленные миграции трески, следовательно,—продукт самого последнего современного геологического периода, и это делает понятным, почему в тех же водах может существовать и треска с короткими миграциями, приспособившаяся к более суровым условиям.

Некоторым подтверждением такого взгляда на происхождение длинных миграций трески являются те условия, которые мы встречаем в Тихом океане.

Тихоокеанская треска была описана Тилезиусом в 1810 г. (Tilesius, 1810) как особый вид *Gadus macrocephalus*, отличающийся будто бы большою головою. Американские ихтиологи позднее, без особой критики, признали этот вид и продолжают считать тихоокеанскую треску особым видом. Пишущему эти строки удалось в свое время показать (Шмидт, 1904,

1905), что видовых различий тихоокеанская треска, при сравнении с атлантической, не обнаруживает, — близость ее к последней такова, что является вопрос, можно ли считать ее подвидом или же надо признать комплексом рас *Gadus callarias*. Впрочем не подлежит сомнению, что в современных условиях тихоокеанская треска является совершенно территориально изолированной от атлантической, и потому правильнее смотреть на нее как на тихоокеанский подвид *Gadus callarias macrocephalus* Til.

К сожалению, до сих пор не было проведено сравнения тихоокеанской и атлантической трески на большом материале и с применением всех современных биометрических приемов (счет позвонков, лучей плавников, жаберных тычинок и т. п.). Те попытки, которые за последние три года были сделаны сотрудниками Тихоокеанского научного института рыбного хозяйства во Владивостоке в смысле выяснения рас тихоокеанской трески и ее отличий от атлантической, не решают вопроса окончательно. К тому же, они остаются пока неопубликованными, за исключением статьи И. А. Полутова (1934), вышедшей в сборнике «Рыбное хозяйство Камчатки», отпечатанном на ротаторе в небольшом числе экземпляров. Автор этой статьи, на основании исследования 185 экземпляров трески из Авачинского залива, приходит к выводу, что по морфометрическим данным она все же сильно отличается от трески беломорской и мурманской, известной ему из описания Михина (1925), но ничем не отличается от трески охотской, с западного берега Камчатки и берингоморской, из Олюторского залива. Он отмечает у авачинской трески большое число позвонков — 54 и 55,93 (у молоди), чем она приближается к треске Нью-Фаундленда и соседних с ним берегов Северной Америки.

Распространение трески в Тихом океане столь же широко как и в Атлантическом, если не шире. Ее северной границей является Берингов пролив, точнее — линия, соединяющая устье реки Анадыри с островом Лаврентия и с устьем реки Юкон. Отсюда она распространена непрерывно к югу, вдоль материка Азии, до мыса Лопатки и вдоль материка Аме-

рики — до побережья Орегона. Берингово море занято ею сплошь, она встречается и у Командорских и у Алеутских островов и у Аляски. В Охотском море треска распространена главным образом по западному берегу Камчатки, от мыса Лопатки до мыса Хайриузова. В северной части моря, вследствие низких температур, если она и встречается, то в небольшом количестве. Стаи трески подходят также к восточному берегу Сахалина, к северному берегу Иессо и к Курильским островам. Наконец, в Японском море, по нашему побережью, треска встречается вплоть до Кореи, а также у западного берега Сахалина и Иессо. Наконец, она известна и в Желтом море.

Несмотря на такое широкое распространение треска нигде в наших тихоокеанских водах не образует таких густых скоплений, как в Баренцовом море, — вместо уловов в 7—8 тонн за час траления, нередких на севере, здесь траулеры добывают в лучшем случае 1—2 тонны трески, да и такие уловы исключение. В Японском море средний улов за час траления едва достигает двух десятков рыб. Это обуславливается прежде всего тем обстоятельством, что все три наши восточные моря — моря очень глубокие и большие глубины в них близко подходят к берегу, оставляя лишь узкую полосу средних глубин (до 200 м), на которых могут держаться и кормиться донные рыбы. Обширные мелководные пространства здесь хотя и имеются (например, в северной части Охотского моря), но они находятся в очень неблагоприятных температурных условиях. Лишь у западного берега Камчатки и в Олюторском заливе, в Беринговом море, треска находит для себя более благоприятные условия существования, но и там она встречается в гораздо более распыленном состоянии и не образует таких скоплений, как в Баренцовом море.

Миграции трески в Тихом океане мы только что начали изучать. В 1934 г. А. И. Полутовым был сделан первый опыт мечения 2 000 экземпляров авачинской трески, причем только 7 экземпляров было поймано обратно в течение одного месяца в том же Авачинском заливе, и было обнаружено, что треска никуда не ушла из залива, а лишь только передвину-

лась несколько на глубины. На основании других наблюдений и косвенных соображений все исследователи тихоокеанской трески (А. И. Полутов, Е. К. Суворов, В. Ф. Шмидт, М. Н. Кривобок) единогласно отрицают существование у нее таких отдаленных миграций, как у мурманской, — ими признаются у нее лишь короткие миграции с глубин, где она зимует, к берегам, у которых она мечет икру весной и кормится летом. Если у нее и наблюдаются иногда продвижения стай вдоль берега (например, у западного берега Сахалина и восточного берега Камчатки), то лишь на небольшом протяжении. К сожалению, нам ничего пока не известно о миграциях трески у западного берега Северной Америки, где условия жизни и размножения, можно ожидать, являются более сходными с теми, которые наблюдаются у берегов Европы.

Если, действительно, дальнейшие исследования покажут, что миграции трески в наших тихоокеанских водах таковы, как они сейчас вырисовываются, то в этом не будет ничего удивительного с приведенной выше точки зрения: как в Японском, так и в Беринговом морях треска скорее находится в таком положении, как в Немецком море, чем в положении, в каком она у побережья Норвегии. Ее икра и личинки не захватываются здесь мощными течениями и не относятся далеко на север, точно так же не создается здесь в северных областях моря и выгодных условий питания, — в Схотском море из-за низких температур и длительного пребывания ледяного покрова, в Японском — из-за сужения моря в его северной части и притока пресной воды через пролив Невельского.

На миграциях трески в Тихом океане могли, впрочем, отразиться еще два исторических момента: во-первых, ледниковый период сказывался здесь гораздо меньшими нарушениями, чем в Атлантическом, и во-вторых, треска, повидимому, является в Тихом океане одним из новых пришельцев, проникших в него, быть может, только накануне или во время ледникового периода из Атлантического океана. Последний, по всем особенностям современного распространения трески, является центром возникновения всего семейства тресковых, а также и местом возникновения вида *Gadus*

callarias L. К сожалению, все эти вопросы для своего хотя бы приблизительного решения пока еще требуют продолжительной исследовательской работы, а эта работа нами только что начата.

С точки зрения миграций едва ли не еще больший интерес, чем треска, представляет близко родственный ей вид — пикша (*Gadus aeglefinus* L.) — рыба, имеющая крупное промысловое значение как в Западной Европе, так и у нас на Мурмане. По своему распространению пикша очень сходна с треской и ее почти везде сопровождает. Однако она является более тепловодной, чем треска, и не заходит так далеко на север: по данным Мурманской научно-промысловой экспедиции (Брейтфус и Гебель, 1908) в Баренцовом море граница распространения пикши проходит южнее и западнее границы трески. Рыба эта не встречается в восточной части моря и у Новой Земли, держится ближе к Мурманскому берегу и не захватывает более северных районов моря, где еще встречается треска.

Места нереста и икрометания пикши, хорошо изученные у западных берегов Европы, расположены также южнее таковых трески: по Йорту (Hjort, 1909) главной областью икрометания пикши является самая северная часть Немецкого моря (рис. 36) между 58 и 60° с. ш.; в центральной части Немецкого моря икрометание пикши происходит в меньшем размере, в южной же его части икры совсем не встречается. Меньшее значение имеют области икрометания пикши в Скагерраке, у южных берегов Норвегии, у Фарерских островов, у западных и северных берегов Шотландии и у южных и западных берегов Ирландии. Наилучшие условия для нереста — глубины от 60 до 200 м, температура воды $+6,0^{\circ}$ Ц и соленость $35,0—35,2\%$. Впрочем, икрометание пикши у южных и западных берегов Исландии, где температурные условия ниже $6,0^{\circ}$ Ц, показывает, что рыба эта может размножаться и в более суровых условиях.

Икра пикши обыкновенно немного мельче икры трески, ее диаметр $1,19—1,67$ мм, она является совершенно прозрачной и не содержит жировой капельки. Нерест происходит на глубине, в придонных слоях



Рис. 36. Области икрOMETания и распространения молоди пикши в Атлантическом океане. Интенсивность штриховки соответствует интенсивности икрOMETания. В— придонные мальки пикши. Прерывистой линией отмечена граница распространения пелагических личинок пикши (о Иорту).

воды и икринки не поднимаются на поверхность, а также держатся в нижних или промежуточных слоях воды. Лишь вышедшие из икры маленькие, прозрачные, в 4 мм длины, личинки поднимаются в поверхностные слои воды и, подобно личинкам трески, мо-

гут захватываться течением и нести им на север. Область распространения пелагических личинок пикши, захватываемых атлантическим течением, отмечена на рисунке прерывистой чертой и почти совпадает с такою же областью распространения личинок трески. Лишь достигнув длины 11 см, молодые рыбки опускаются снова на дно и держатся на глубине 40—100 м. В северной и средней части Немецкого моря встречаются у дна большие скопления таких молодых рыб в конце лета. Личинки пикши доносятся течением до крайнего севера Норвегии, и молодые природные мальки ее встречаются в Варангер-фиорде и у берегов Мурмана. Точно так же течение заносит личинок и в Скагеррак, а оттуда в восточную часть Балтийского моря, притом количество заносимой туда молодежи пикши колеблется в зависимости от того, какое количество океанической воды поступает в Балтийское море в связи с большим напором Гольфстрима (Scheuring, 1930).

В течение первого и второго года своей жизни мальки пикши держатся в Немецком море преимущественно на глубинах; с наступлением третьего года, достигнув 24—27 см длины, они начинают совершать более значительные миграции и появляются в более мелкой, южной части моря. Притом эти миграции связаны с временем года: в южной части моря максимальное количество молодых пикш наблюдается с июля по сентябрь, минимальное — с марта по май. У берегов Фрисландии пикши редко встречаются с марта по май; начиная с июля количество их увеличивается, но они держатся глубже 40 м, тогда как с октября по январь появляются на небольших глубинах, повидимому, в связи с подступом в это время года к берегам более теплой и соленой атлантической воды. Миграции молодых пикш в южную часть Немецкого моря связаны, без сомнения, с поисками пищи. Они питаются преимущественно мелкими донными животными, каковы ракообразные, особенно амфиподы, моллюски, черви и иглокожие, — эта пища в изобилии находится на более мелких местах. С возрастом миграции пикши становятся все более и более удаленными, и взрослые рыбы 5—10 лет и 45—70 см длины не только совершают отдаленные экскурсии в пределах Немецкого моря,

но и идут вдоль берегов Норвегии на север и ловятся там по наблюдениям Эренбаума между Медвежьим островом и Шпицбергенем; стаи их направляются и в Баренцево море и становятся добычей мурманского промысла.

Имеется ли в Баренцевом море местная пикша, которая там размножается и вырастает, до сих пор не выяснено, так как у нас пока обращалось вообще мало внимания на эту ценную рыбу, составляющую значительную часть уловов наших траулеров. Существуют, однако, некоторые указания в литературе на нахождение в западной части Баренцова моря на 71° с. ш. в марте самок с развитой икрой и в июне — самцов с текущими молоками.

Крупные экземпляры пикши в Немецком море, после нереста и икрометания, нередко следуют за стаями сельди, которой питаются, и направляются к сельдяным банкам у восточных берегов Англии и Шотландии. Они иногда избирают и южное направление и ловятся не только в Ламанше, у южных берегов Англии, но и в Бискайском заливе. При своих странствованиях пикша обнаруживает способность проходить гораздо большие расстояния, чем треска, а также и спускаться на значительные глубины: тогда как треска редко идет глубже 500 м, пикша встречается даже и на 1 000 м глубины. К сожалению, до сих пор в водах Западной Европы и у нас производилось очень немного опытов мечения пикши, и миграционные пути ее нам мало известны. Одно можно лишь с уверенностью сказать, — что амплитуда миграций этой рыбы гораздо значительнее, чем у трески.

Если взглянуть на миграции пикши с такой же исторической точки зрения, с какой мы рассматривали выше миграции трески, то можно высказать предположение, что эта рыба, возникшая, повидимому, в более теплых областях моря и, без сомнения, также отнесенная льдами во время ледникового периода далеко на юг, после начавшегося отступления льдов, подобно треске, двинулась за ними к северу. В силу своей потребности в теплой воде, особенно на молодых стадиях развития, она не могла, однако, так далеко продвинуть на север места своего размножения, как

треска, и в настоящее время все еще лишь завоевывает северные воды, совершая отдаленные миграции и, быть может, пытаясь размножиться на севере. Повидимому, однако, до сих пор она не образовала местные северные расы или, во всяком случае, это удалось ей в меньшей степени, чем треске. Возможно, что и конкуренция трески, более легко переносящей холод в любом возрасте, является препятствием к ее успешному распространению.

Относительно миграций других тресковых рыб нам известно очень мало. Навага (*Eleginus navaga* Pall.) не совершает, повидимому, крупных передвижений. Она держится в береговых водах Белого и Карского морей, у Новой Земли и у берегов Ледовитого океана (до Обской губы) и перед икрометанием подходит к устьям рек и даже поднимается по рекам, — впрочем, обыкновенно не выше, чем заходит морской прилив.

Сайка (*Boreogadus saida* Lep.), представляющая собою еще более холодолюбивую, арктическую рыбу, распространенную циркумполярно, держится также в прибрежных водах и у кромки льдов, не совершает крупных миграций, но подходит к устьям рек, впадающих в Ледовитый океан, и иногда заходит в самые устья. Ее биология, впрочем, до сих пор совершенно не выяснена.

Три небольшие представителя тресковых — поллак (*Gadus pollachius*), мерланг (*Gadus merlangus*) и карликовая треска (*Gadus minutus*), распространенные в Атлантическом океане у берегов Европы, повидимому, являются рыбами более или менее оседлыми и не совершающими крупных миграций, но жизнь их пока еще вообще очень мало известна. Четвертый вид, встречающийся и у нас на западном Мурмане и известный под названием сайды (*Gadus virens*), обнаруживает несколько большие миграционные способности, но миграции его пока мало выяснены, точно так же как и миграции других тресковых Атлантического океана.

Тогда как у рыб из семейства тресковых, как мы видели, пребывание у дна или на самом дне состав-

ляет короткий эпизод их жизни и наблюдается преимущественно в молодом возрасте; другая группа донных рыб—семейство камбаловых—является гораздо

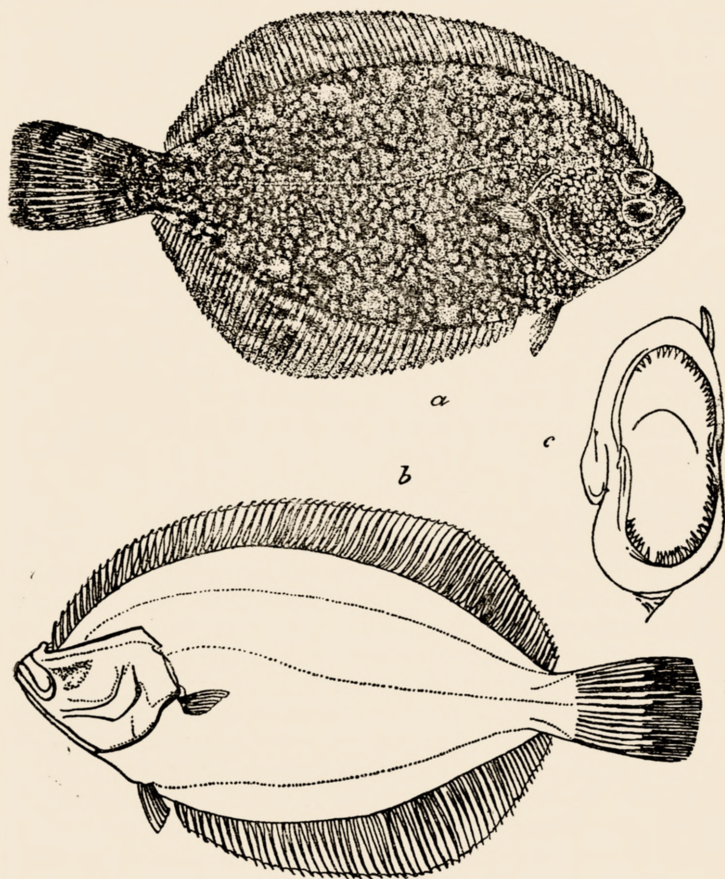


Рис. 37. Молодая морская камбала (*Platessa platessa* L.) *a*—правая зрячая и пигментированная сторона; *b*—левая, слепая и лишенная пигмента сторона; *c*—рот камбалы спереди с несимметричным расположением зубов на челюстях (по Смитту).

более привязанной к дну и по самому своему строению оказывается приспособленной к малоподвижному образу жизни на дне или даже зарывшись в грунт

дна. Действительно, все камбаловые характеризуются целым рядом чрезвычайно своеобразных особенностей, специально выработавшихся у них в связи с таким образом жизни.

Тело камбалы сильно вытянуто в высоту и сжато с боков, так что является плоским (рис. 37). Притом один из боков тела — правый или левый — приспособлен для лежания на дне, часто покрыт чешуей более гладкой, чем бок, направленный кверху, и всегда окazujeется светло окрашенным, иногда даже совершенно белым, в противоположность верхнему, темно пигментированному и иногда способному даже изменять свою окраску в зависимости от цвета грунта дна. Самым замечательным приспособлением для лежания на том или другом боку у камбал является расположение глаз. Тот глаз, который должен находиться на нижнем, прилегающем к дну боку тела, перемещается на верхнюю сторону. Если камбала приспособлена для лежания на левом боку (как это мы видим, например, у обыкновенной морской камбалы), то ее левый глаз перемещается на правую сторону. На самом деле, если бы он оставался в нормальном положении, он был бы обречен на бездействие и должен был бы атрофироваться, — это было бы крайне невыгодно для рыбы, она лишилась бы таким образом всех преимуществ бинокулярного зрения. Такое перемещение глаза по наблюдениям Тракэра (Traquaire, 1865) совершается очень своеобразным способом: вся передняя часть черепа рыбы претерпевает некоторое вращение в правую сторону, благодаря чему левый глаз оказывается перемещенным как бы на правую сторону головы. В действительности, на этой правой стороне благодаря вращению оказывается и часть костей левой стороны черепа, переместившихся вместе с глазом (рис. 38). Само собою разумеется, что череп камбалы становится благодаря этому совершенно асимметричным, причем такая асимметрия у разных родов и видов камбал выражена в большей или в меньшей степени. Она сказывается и на развитии челюстей и зубов (рис. 37, с), на перемещении на правую сторону левых носовых отверстий, на асимметричном расположении слезных каналов на голове и на многих дру-

гих деталях внешнего и внутреннего строения. В результате такого замечательного приспособления, когда камбала лежит на левом боку на дне или даже зарывается в грунт, так что становится совершенно незаметной, оба глаза ее, находящиеся на правой стороне,

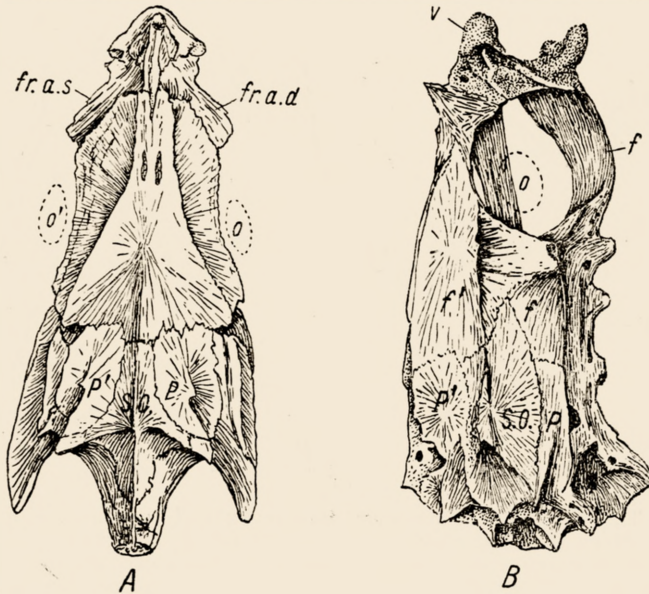


Рис. 38. Череп трески (А) и череп камбалы (В) сверху (по Смитту). *SO*—верхняя затылочная кость; *P*—правая и *P¹*—левая теменная кости; *f*—правая и *f¹*—левая теменная кости; *v*—сошник; *o*—глаз (у камбалы правый глаз находится под легким, по другую сторону *f*). Все кости правой стороны черепа камбалы смещены вправо сильно разросшимися и сместившимися костями левой половины.

смотрят вверх, выступая над поверхностью дна, и зорко следят за приближением добычи.

Пребывание камбал на дне, как было мною показано (Шмидт, 1915), вызывает и еще одно замечательное приспособление их органов дыхания. Рыбы, свободно плавающие в воде, дышат обыкновенно следующим образом: они открывают рот, несколько раздвигают в стороны свои жаберные крышки, увеличивают таким образом объем жаберно-ротовой полости и через открытый рот втягивают в эту подость неко-

торое количество окружающей воды. Затем рот замыкается, ротовая полость сужается, и этим вода проталкивается через открывшиеся отверстия между крышками и телом наружу, омывая по дороге жабры и снабжая их кислородом. Если бы такие же дыхатель-

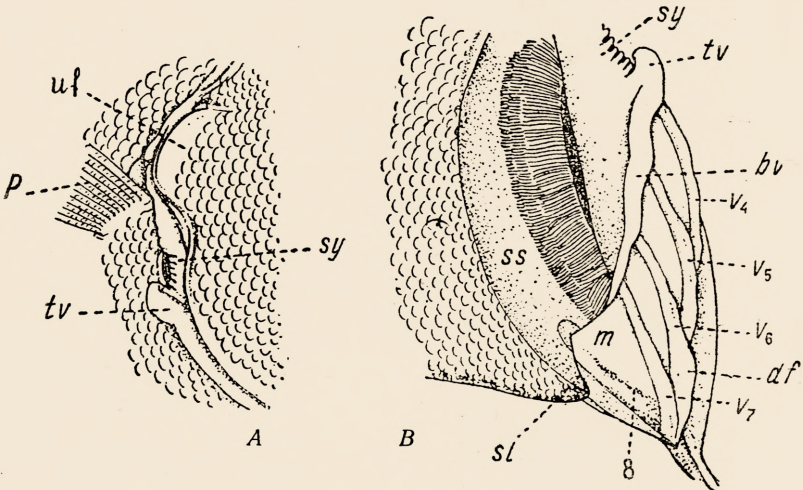


Рис. 39. Дыхательный аппарат палтусовидной камбалы или морского ерша (*Hippoglossoides platessoides* L.). А—верхняя часть жаберной крышки снаружи; *sy*—сифон, из которого выбрасывается струя воды; *P*—грудной плавник; *uf*, *tv*—клапанообразные кожные складки, замыкающие плотно жаберное отверстие сверху и снизу от сифона. В—жаберные перепонки при открытых жаберных крышках; *m*—средняя часть сросшихся перепонок, поддерживаемая сросшимися 8 лучами и скользящая по вырезу *urohyale* (*sl*); *ss*—гладкая поверхность туловищного края, по которой скользят клапанообразные краевые складки жаберной перепонки; *bv*, *V4*, *V5*, *V6*, *V7*—кожные складки по краям лучей жаберной перепонки, образующие скользящие клапаны, которые прилегают к *ss*, *sy*, *tv*, как на А (по П. Ю. Шмидту).

ные движения совершала камбала, лежащая на дне, зарывшись в песок или в ил, то, несомненно, при открывании жаберных крышек, внутрь могли бы попасть частицы грунта, способные ранить нежные жаберные листочки или засорять их осадком. Без сомнения, именно в связи с этим неблагоприятным обстоятельством дыхание камбал осуществляется совершенно иным способом. Вместо расширения жабер-

но-ротовой полости роль накачивающего воду поршня принимают на себя сросшиеся жаберные перепонки, снабженные жаберными лучами (рис. 39, *m*). Они совершают внутри жаберной полости движения назад и вперед, скользя по особому, только камбалам свойственному, вырезу (*sl*), имеющемуся в одной из костей подсвечного аппарата (*os urohyale*). Этими движениями перепонок втягивается и выталкивается вода, причем жаберная крышка не приподнимается, и вода выбрасывается через особое отверстие в ее верхней части, имеющее более или менее ясно выраженное строение сифона (*sy*), т. е. короткой кожистой трубки с бахромчатыми краями. Для еще более плотного замыкания жаберной полости по краям жаберной перепонки и на поверхности ее имеются особые кожные складки, плотно прилегающие к гладкой поверхности тела (*bv*, V_4 , V_5 , V_6 , V_7), — они представляют собою скользящие клапаны, которые не пропускают внутрь полости ни воды, ни грунта несмотря на непрерывное движение перепончатого поршня. Все эти приспособления полностью гарантируют жаберный аппарат от засорения грунтом, тем более что струя воды выбрасывается камбалой обыкновенно лишь с того бока, который направлен вверх, — нижняя жаберная крышка остается плотно замкнутой.

Широкая, плоская форма тела, сильное развитие по краям его непарных плавников и малые размеры парных, равно как и все описанные выше приспособления, оказываются чрезвычайно выгодными для мало подвижного, лежачего образа жизни камбалы и, разумеется, являются в то же время препятствием для ее быстрого и ловкого плавания. Плавает она в таком же горизонтальном положении, в каком лежит на дне, производя волнообразные изгибания своего плоского тела и плавников. Это, казалось бы, должно сильно препятствовать камбалам совершать сколько-нибудь значительные миграции, но в действительности эти рыбы почти всю жизнь проводят в регулярных миграционных перемещениях, и путешествия, совершаемые ими, вовсе не так незначительны, как это можно было бы предполагать. Для того чтобы ближе познакомиться с миграциями камбал, рассмотрим прежде всего по-

ведение морской камбалы (*Platessa platessa* L.), — она широко распространена по берегам Атлантического океана, имеет большое промысловое значение и благодаря замечательным исследованиям прилегающих к этому океану европейских государств, организованным по инициативе и при участии международного постоянного совета по изучению моря, является в настоящее время едва ли не наиболее совершенно изученной промысловой рыбой моря.

Морская камбала встречается вдоль берегов Европы, начиная от Канина Носа до Бискайского залива. Она широко распространена у берегов Великобритании и в Немецком море и через проливы проникает в западную часть Балтийского моря, где доходит на восток до острова Борнгольма. По исследованиям Гейнке, Дункера, Кайля и др. морская камбала образует у берегов Европы несколько рас, но число их пока не твердо установлено. Наиболее важными и наилучше обоснованными являются раса Баренцова моря, северная и южная раса Немецкого моря, раса Бельтов, балтийская раса и исландская раса. По своему образу жизни эти расы однако мало различаются, и мы остановимся на камбале Немецкого моря как наиболее исследованной.

Морская камбала мечет икру не у самых берегов, а на глубине 30—55 м, избирая области с возможно большей соленостью и с высокими температурами. Эти места икрометания определяются легко по количеству икры, вылавливаемой пелагической сетью, и выражаются числом икринок на 1 м² поверхности моря (рис. 40). В Немецком море по Шейрингу места икрометания северной расы находятся у Фарерских и Шетландских островов, против восточного берега Шотландии и на Большой Рыболовной банке; у южной расы главным центром икрометания, где количество икры на 1 м² поверхности превосходит местами 100 икринок и даже достигает иногда 250—570 икринок, является так называемый Глубокий Жолоб (*Tiefe Rinne*) перед входом в Ламанш, где и температуры и соленость являются максимальными. Кроме того, важным местом икрометания является пространство между Доггер-Банком и островом Гельголанд, где по наблюдениям

Милька (Mielk, 1921), за время мировой войны, вследствие прекращения рыболовства, количество икры, выметываемой камбалой, сильно увеличилось. Привязанная к Бельтам раса камбалы мечет икру в южной части Каттегата и между островами Дании, а балтийская

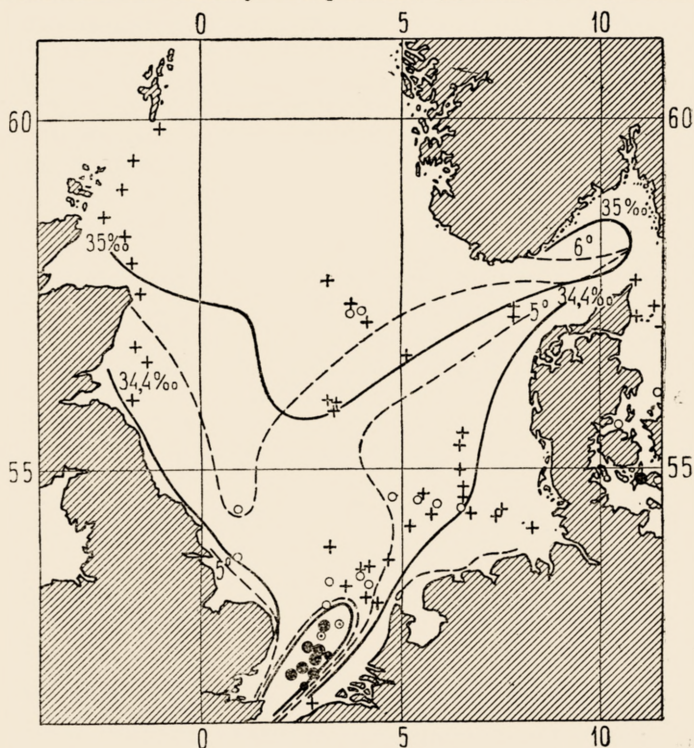


Рис. 40. Распределение икры морской камбалы в Немецком море в январе и феврале. Зачерченные кружки 100 и более икринок на 1 м²; кружок с точкой — 50 икринок; кружок — 25 икринок; крестик — 10 икринок и менее (по Шейрингу).

камбала — в более глубоких частях западного Балтийского моря и на глубинах у острова Борнгольма. Из всех наблюдений вытекает, что морская камбала никогда не мечет икру на глубинах менее 20 м и не спускается также глубже 100 м, притом она избирает такие участки моря, где у дна нет постоянных течений в определенном направлении, а имеется некоторый кру-

10*

говорот, обусловленный столкновением течений. Весьма существенным условием икрометания является также температура — обыкновенно камбала мечет икру при $+4,5 - 8,0^{\circ}\text{C}$, низкие температуры в $0 - 2,0^{\circ}\text{C}$ вызывают ненормальности развития и гибель икры, при более же высоких температурах камбала стремится перейти на более значительные глубины (Reibich, 1911).

Период икрометания морской камбалы в Немецком море растягивается с ноября по июнь, в более южных частях моря — с января по июнь, в Балтийском море — даже с ноября по август. Впрочем, наибольшей интенсивности достигает икрометание в феврале и в марте, в остальное время количество только что выметанной икры в море менее значительно.

Выметанная икра камбалы поднимается, в силу своего удельного веса в верхние слои воды, но по мере развития удельный вес икринок увеличивается и они опять опускаются в более глубокие слои (Franz, 1910). Диаметр икринок камбалы Немецкого моря $1,66 - 2,17$ мм, в Балтийском море икринки несколько меньше; они лишены жировой капельки и представляют собою прозрачные шарики.

Срок развития икры камбалы зависит всецело от температуры и выражается примерно в 100 градусоднях, т. е., например, при $+5,0^{\circ}\text{C}$ развитие продолжается 20 дней а при $+8^{\circ}\text{C}$ — 12 дней. Вышедшие из икры пелагические личинки, длиною в $6,5 - 7,5$ мм, имеют совершенно симметричное строение: два огромных глаза их расположены правильно по бокам головы (рис. 41,2). Они обладают еще первое время небольшим желточным мешком, который утрачивают через 10—12 дней, достигая размеров $7 - 8$ мм. Несмотря на свою слабость и зависимость от течений, которые перемещают их пассивно, личинки камбалы обнаруживают уже с самого первого своего появления стремление мигрировать к берегу, в более мелкие, сильнее прогреваемые и менее соленые воды. Расстояния, которые они при этом проходят, совсем не так малы, как это можно было бы предполагать: с мест икрометания, лежащих к северо-западу от Гельгольанда, они проходят до устья Эльбы и Везера 120 км, делая примерно по 1 км в день (Scheuring, 1930). Еще большие

расстояния проходят личинки, выходящие из икры в Ламанше и оказывающиеся затем в Немецкой бухте.

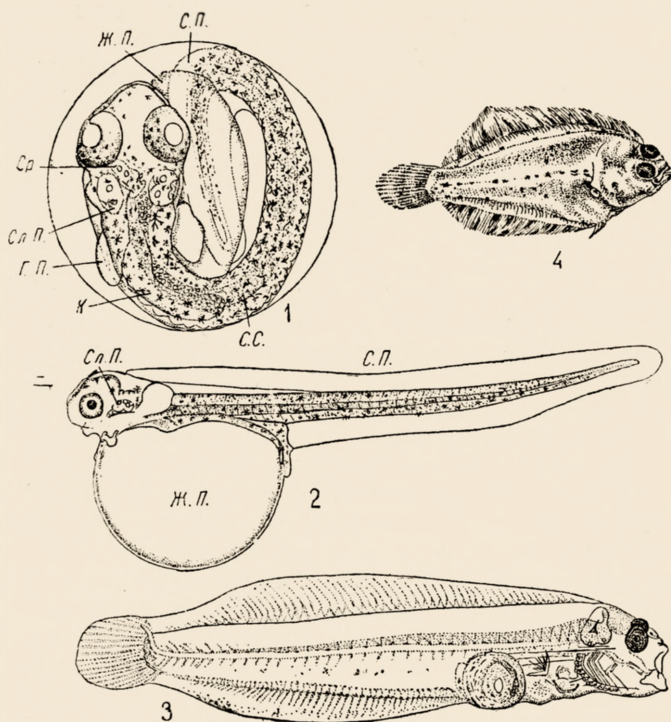


Рис. 41. Развитие камбалы (по Коль и Джонстону). 1—личинка внутри яйцевой оболочки на 17-й день развития, перед выклеиванием, диам. 1,88 мм; 2—выклюнувшаяся пелагическая личинка, длина 6 мм; 3—начало превращения в придонную форму, левый глаз перемещается на правую сторону, желточный пузырь всосался, длина 15 мм; 4—придонная стадия после завершения превращения, левый глаз переместился, тело приняло форму камбалы, длина 13 мм; Ж. П.—желточный пузырь; С. П.—спинной плавник; Ср.—сердце; Сл. п.—слуховой пузырь; Г. п.—грудной плавник; С. с.—спинная струна.

Во время пелагического существования личинок происходит и тот процесс превращения их, который из симметричной личинки делает совершенно асимметричную камбалу (рис. 41, 3, 4),— он начинается,

когда личинка достигает 10—12 мм длины, и заканчивается, когда она достигает 13—17 мм и при этом опускается на дно. Впрочем как время, так и длина тела, при которой личинка становится асимметричной и начинает свое придонное существование, очень различны и зависят, повидимому, от температуры и солености. В Немецкой бухте первые асимметричные личинки встречаются на дне в июне, так что их развитие продолжается ровно 4 месяца, западнее же вдоль побережья Германии они попадают уже в мае и даже в апреле, тогда как в Балтийском море их появление запаздывает, и их находят лишь в конце июня и в начале июля. У тех берегов, против которых находятся места икрометания камбал, донные, превратившиеся или не вполне закончившие метаморфоз личинки встречаются в большем количестве и ранее, чем в других местах. Они держатся на глубине 0,5—5 м, чаще всего на песчаном грунте, в пределах приливов, и вместе с приливным течением совершают ежедневные перемещения с более глубоких мест на более мелкие. Сильнее продвинувшиеся в своем развитии мальки держатся обычно на более глубоких местах, молодые подходят ближе к берегу. Обыкновенно лишь единичные экземпляры этих мальков-сеголеток спускаются глубже 10 м, и ни один из них не встречается глубже 20 м. В зависимости от количества пищи мальки к осени, к августу — октябрю, вырастают до размеров 5—10 см и спускаются несколько глубже, не отходя, однако, далеко от береговой черты. Повидимому, здесь они проводят и зиму, зарывшись в песок и находясь в некотором оцепенении, — за зиму они очень мало вырастают.

Весною камбалы-годовики уже в марте или апреле начинают деятельную жизнь, и со второго года своего существования они приступают и к периодическим, связанным с временем года миграциям в вертикальном направлении. На камбалах эти миграции лучше прослежены, чем на каких-либо других рыбах, благодаря бесчисленным опытам меченья, предпринимавшимся всеми государствами, которые участвовали в международных исследованиях. Эти опыты дали также ценный материал по росту камбал и зависимости роста от различных условий, так как часто предпринимались также

опыты пересаживания камбал из одной области моря в другую.

Весну и лето камбалы-годовики проводят вблизи от берегов, не спускаясь глубже 10 м, к осени же начинают переселяться на более значительные глубины, около 20 м. Камбалы-двухлетки, длиной в 18—20 см, держатся весной и осенью на глубине 10—20 м; летом же, когда вода слишком для них нагревается, и зимою, когда она становится холодной, они спускаются глубже. Камбалы-трехлетки держатся уже весной и осенью на глубине 20—30 м, вырастая до 25—28 см в длину, летом же и зимою спускаются до 40 м. Начиная с четырехлетнего возраста камбалы держатся уже на 40 м и глубже, но не прекращают таких же миграций зимой и летом. В результате камбалы в Немецком море располагаются поясами, сообразно глубинам, как это ясно видно на карте (рис. 42), составленной Гарштангом (Garstang, 1909), где кривые изображают среднюю длину камбал в сантиметрах (отмечены арабскими цифрами), а римскими цифрами обозначен возраст камбал; арабские цифры в скобках изображают густоту населения камбал (улов тралом в час). В горизонтальном направлении миграции молодых камбал короче, более взрослых — значительнее. По опытам мечения камбалы могут проходить до 100 км, в некоторых же случаях отмечены и передвижения их на 160 км в 28 дней, на 220 км в 43 дня и даже на 600 км в 289 дней.

Все эти миграции камбал связаны с поисками пищи и с температурой, — к последней камбалы очень чувствительны, особенно молодые. Когда, однако, самцы достигают 3—4-летнего, а самки—4—5-летнего возраста, то в зимнее и весеннее время прибавляются еще и миграции с целью нереста и икрометания, которое происходит, как мы видели выше, не у самых берегов, а на некоторых глубинах. Многочисленные опыты мечения в нерестовый период дали для Немецкого моря картину миграций, изображенную на рис. 43, заимствованном у Шейринга (Scheuring, 1930). Миграции половозрелых камбал начинаются в разное время, причем более молодые направляются от берегов в открытое море на глубины; более взрослые, напротив, поднимаются с глубин на места, ближе расположенные к берегу.

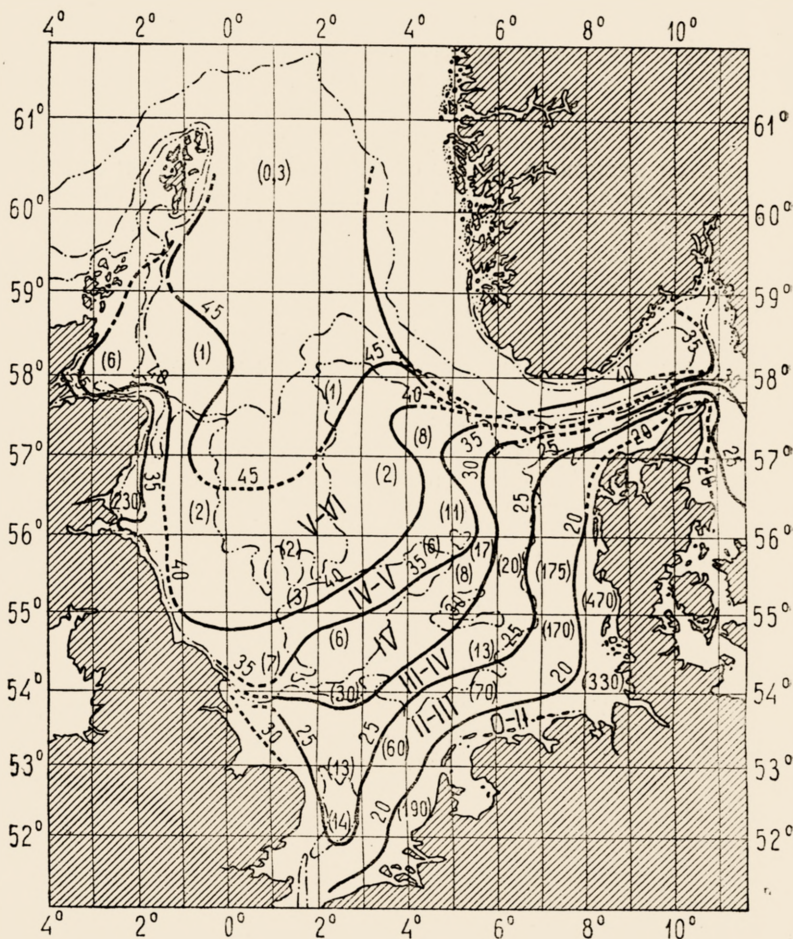


Рис. 42. Распределение морской камбалы в Немецком море по размерам. Изображенные на карте кривые соответствуют средней длине камбал в сантиметрах (арабские цифры над кривыми); в каждой зоне между двумя кривыми преобладают камбалы с длиной, промежуточной между двумя помещенными над кривыми размерами. Римские цифры изображают возрастные классы камбал. Арабские цифры в скобках изображают относительную густоту населения камбал, выраженную в количестве камбал, пойманных за час тра-ления (по Гарштангу из Шейринга).

Особенно ясно обрисовывается главный центр икротетания южной расы камбалы (ср. рис. 40, на стр. 147) в Глубоком Жолобе, против входа в Ламанш. Сюда устремляются на 40-метровые глубины Жолоба камбалы как из пролива, так и от восточных берегов Англии, от голландского побережья и от Доггер-Банка, распо-

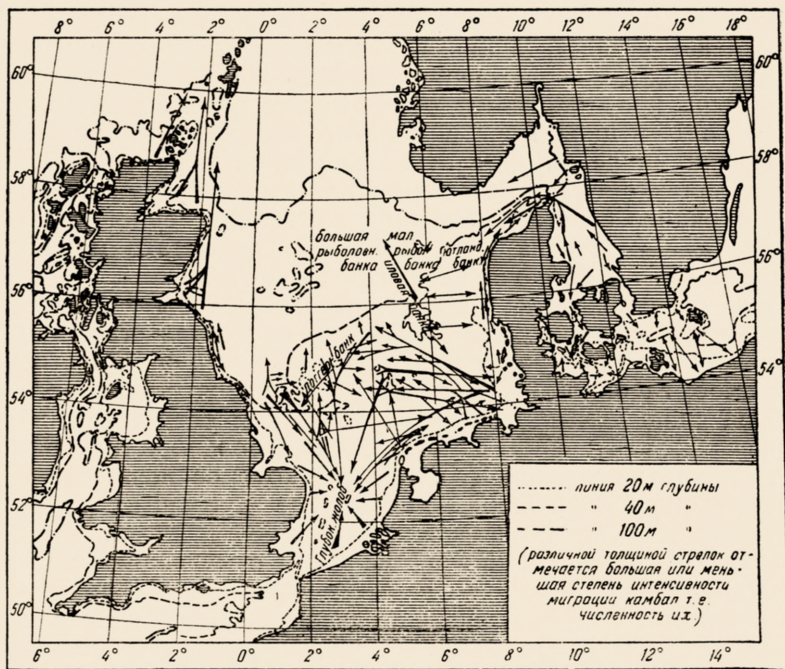


Рис. 43. Нерестовая играция морской камбалы в Немецком и в Балтийском море (по Шейрингу).

ложенного севернее. Частично сюда направляются даже камбалы от острова Гельголанда, но большая часть камбал из Немецкой бухты (против устья Эльбы) движется на северо-запад, в окрестности Доггер-Банка, где также имеется область икротетания второстепенного значения. Обратные миграции отнерестившихся камбал менее прослежены, — повидимому, они совершаются не столь интенсивно, как ход на нерестилища.

У западных берегов Дании камбалы, судя по результатам мечения, большей частью совершают очень короткие миграции на юг, на запад и на север; что же касается проливов, то в них наблюдается довольно сложная картина миграций. Крупная северная раса Немецкого моря проникает через Скагеррак и Каттегат лишь в северную часть Бельтов (рис. 43, более толстые стрелки на карте), тогда как мелкая раса Бельтов совершает странствования в южной части Бельтов и в Балтийском море (тонкие стрелки). Высказывавшееся раньше предположение о миграциях балтийских камбал в Немецкое море и обратно позднейшими исследованиями не оправдалось. Балтийское море обладает совершенно самостоятельным населением камбал. От восточного берега Шотландии камбалы северной расы не идут метать икру на Доггер-Банк, как это можно было бы предположить, а направляются прямо на север, на ближайшие нерестилища. Некоторым объяснением является, быть может, то обстоятельство, что между Доггер-Банком и берегами Шотландии имеется жолоб глубиной в 80 м, который препятствует продвижению камбал на восток. С другой стороны, камбалы идут в данном случае, как и в большинстве других, против течения (ср. рис. 8), которое возвращает затем икру и личинки к местам, где обитали их родители.

К сожалению, мы ничего не знаем о миграциях морской камбалы у берегов Норвегии и в нашем Баренцовом море, где она распространена до Канина Носа и входит в качестве немаловажного элемента в состав уловов траулеров. Биология ее пока совсем не изучена, но надо полагать, что мало отличается от таковой камбалы Немецкого моря, и, вероятно, здесь морская камбала также совершает периодические миграции с больших глубин на меньшие и имеет определенные нерестилища.

Среди других камбал Атлантического океана несколько особое место занимает речная камбала (*Pleuronectes flesus* L.), которая как показывает уже ее название, чрезвычайно легко переносит изменения солености морской воды и не только встречается в сильно опресненных водах устьев рек и эстуариев, но

и держится часто в совершенно пресной воде. Камбала эта широко распространена у берегов Европы, начиная от Белого моря до Средиземного и Черного и заходя в Немецкое и Балтийское. Она образует ряд подвидов и рас, к сожалению, до сих пор не достаточно прочно установленных. Наилучше изучена она в Немецком море, где много занимались ее мечением и где потому хорошо выяснены и ее миграции. Последние во многом сходны с миграциями морской камбалы, и даже главнейшими областями нереста и икрометания речной камбалы являются те же районы Глубокого Жолоба и окрестностей острова Гельгоlanda. Икрометание речной камбалы происходит, однако, всегда ближе к берегам, иногда, например в Финском заливе, на совсем небольших глубинах в 4—18 м. Мелкие икринки камбалы, диаметром в 0,82—1,13 мм, плавают не у поверхности воды, а на глубине, иногда у самого дна, и быстро развиваются. Они требуют для полного развития всего 50—70 градусо-дней. Вышедшие из них крохотные личинки в 4,0 мм длины достигают в более короткий срок, чем у морской камбалы, размера 9—11 мм, при котором начинается превращение. Обыкновенно они в это время находятся уже совсем у берега, в сильно опресненной воде или даже в совершенно пресной. У берегов Германии это происходит в начале мая, в течение этого месяца совершается метаморфоз, и в июне все личинки оказываются на дне. Они держатся у самого берега на песчаном, иловом или смешанном грунте, избегая мест, где движение воды слишком сильно. Особенно замечательно их полное безразличие к содержанию соли: иногда они встречаются в Немецком море в воде нормальной солености в 35‰, в других же случаях держатся при солености от 15 до 0,3‰ или свободно живут в совершенно пресной воде. Гораздо большее значение для личинок и мальков морской камбалы имеет температура: они предпочитают теплую воду и, быть может, именно потому избирают сильно прогреваемые устья рек (Scheuring, 1930).

Рост и развитие речной камбалы сопровождаются такими же периодическими миграциями с малых глубин на более значительные и обратно, как и у морской, с тем отличием, что они менее правильны и прерыва-

ются миграциями в пресные воды, иногда для зимовки, иногда для питания. По исследованиям Эренбаума (Ehrenbaum, 1907) в низовьях Эльбы речная камбала зимует, причем более молодые особи зарываются в песок и впадают в некоторое оцепенение, тогда как взрослые камбалы ведут подвижный образ жизни и охотятся за добычей. С наступлением весны все камбалы приходят в движение и направляются вверх по течению, проходя большие расстояния. Речную камбалу в Эльбе приходилось ловить выше Магдебурга. Точно так же в Рейне она была отмечена у Майнца, у Вормса и в Неккаре у Гейдельберга. В Темзе в прежние времена камбал ловили выше Лондона, но теперь они перестали высоко подниматься из-за загрязнения реки. В наших водах балтийский подвид (*P. f. trachurus Dunck.*) поднимается в Финском заливе до устьев Луги и иногда до устьев Невы, тогда как в Висле он доходит до Варшавы; беломорский подвид (*P. f. bogdanovi Sand.*) заходит в Северную Двину и поднимается по ней выше Архангельска, а черноморская глосса (*P. f. luscus Pall.*) входит в устья рек и поднимается в Днестре до Бендер (Берг, 1932).

Интересно, однако, что в каких бы опресненных или даже пресных водах речная камбала ни держалась, с наступлением половой зрелости и поры нереста она направляется в наиболее соленую воду, какую только может найти. В Немецком море, как уже отмечено выше, камбалы с берегов Голландии и Германии, с устьев Эльбы и, повидимому, даже с устьев Сены, направляются к Глубокому Жолобу, где соленость воды максимальная. При этих миграциях по наблюдениям Эренбаума камбалы ничего не едят и после икрометания настолько тощат, что самцы теряют одну пятую, а самки даже две пятые своего веса. Опыты мечения показывают также, что далеко не всегда после икрометания камбалы возвращаются к тем устьям рек, около которых жили ранее, — так, камбалы с голландских и германских берегов иногда оказывались после икрометания в Ламанше, камбалы из устья Мааса попадали в Зюйдер-Зее.

Имеются среди камбал и почти сидячие формы, обнаруживающие слабые миграционные способности. К

таким формам относится лиманда (*Limanda limanda* L.), широко распространенная у берегов Западной Европы и встречающаяся и в наших мурманских водах. Эта камбала по наблюдениям Гейнке в Немецком море проходит все стадии развития от яйца до взрослой особи одинаково во всех решительно областях моря, за исключением самых мелких береговых районов, — она везде распространена совершенно равномерно и распределяется между другими камбалами. У нее не обнаруживается миграций ни в молодом личиночном возрасте, ни у взрослых рыб. Самое большое, что у нее наблюдается, — это откочевка половозрелых рыб для нереста и икрометания от более мелких мест на глубины около 20 м.

Впрочем такая относительно малая подвижность свойственна лиманде лишь в восточной части Немецкого моря, так как у берегов Англии Мик (Meek, 1916) наблюдал ее правильные миграции, — она появляется в апреле у берегов и в октябре снова опускается на глубины.

Другие атлантические камбалы сравнительно менее изучены с точки зрения их миграций и, поскольку их биология выяснена, не обнаруживают никаких крупных особенностей по сравнению с описанным, — всем им в той или другой степени свойственны периодические перемещения с глубин на более мелкие места и обратно, миграции из открытого моря — к берегам.

Некоторые особые черты обнаруживают в своих перемещениях тихоокеанские камбалы, за последние годы довольно подробно изученные работами Тихоокеанского научного института рыбного хозяйства в Северо-Японском море, особенно в заливе Петра Великого, в ближайших окрестностях Владивостока. Японское море, вообще говоря, мало благоприятно для жизни камбал: большая часть его поверхности занята значительными глубинами в 2 000—3 500 м, которые близко подходят к берегам, оставляя лишь узкую полосу дна у берегов с глубинами до 100—200 м, на которых могут успешно жить, питаться и размножаться камбалы, эти типичные прибрежные рыбы. Лишь два района Японского моря обладают несколько более широкими мелководными пространствами с мягким грун-

том, удобным для камбал,—это залив Петра Великого и Татарский пролив, пространство между материком и островом Сахалином. Впрочем и последнее является вполне мелководным лишь в своей самой северной части.

В заливе Петра Великого в наибольшем количестве встречаются и имеют наибольшее промысловое значение три вида камбал: шероховатая камбала (*Limanda aspera* Pall.), тонкорылая камбала (*Limanda angustirostris* Kit.) и камбала Герценштейна (*Cleisthenes herzensteini* Schm.),—очень своеобразная камбала с левым глазом не вполне переместившимся на правую сторону, а как бы остановившимся на полпути. В летнее время все эти камбалы рассеяны по всему заливу Петра Великого, держатся частью у берегов, частью на глубинах и не встречаются особенно густыми скоплениями. Когда, однако, наступает осень и температура воды понижается, они начинают постепенно отходить от берегов и направляются на глубины, причем к концу осени собираются на определенном месте, к юго-востоку от острова Аскольда, на пространстве с поверхностью примерно в 70 кв. миль, где глубины достигают 110—250 м. Сюда собираются камбалы со всего залива, и здесь они устраиваются на зимовку, зарываясь в ил и находясь в таком количестве, что можно думать даже, что они лежат в несколько рядов друг на друге. Повидимому, какая-то струйка теплого течения поддерживает в этом месте температуру выше нуля, тогда как в окружающем районе она падает ниже нуля. Исследования желудков показывают, что камбалы зимою не питаются, и надо думать они находятся в состоянии оцепенения. Количество камбал на этой камбальной банке так велико, что в первые годы после ее открытия траулеры добывали на ней от 10 до 20 ц камбал за час траления. Однако теперь после нескольких лет эксплуатации количество залегающих на зиму камбал, повидимому, сильно понизилось, и добыча их упала зимой 1934/35 г. до 6 ц за час траления. Это показывает, повидимому, что общий запас камбал в заливе Петра Великого все же довольно ограничен и никакого притока извне не имеется.

В 1935 г., в весенний период П. А. Моисеевым была обследована подробно картина передвижения камбал с банки к берегам. В этом году был впервые развернут в заливе прибрежный лов камбал на 50 кавасаки (моторных лодках японского типа) и 227 шаландах, и это дало возможность проследить за миграцией камбал. Первыми трогаются и приходят к берегам Усурийского залива тонкорылая камбала и камбала

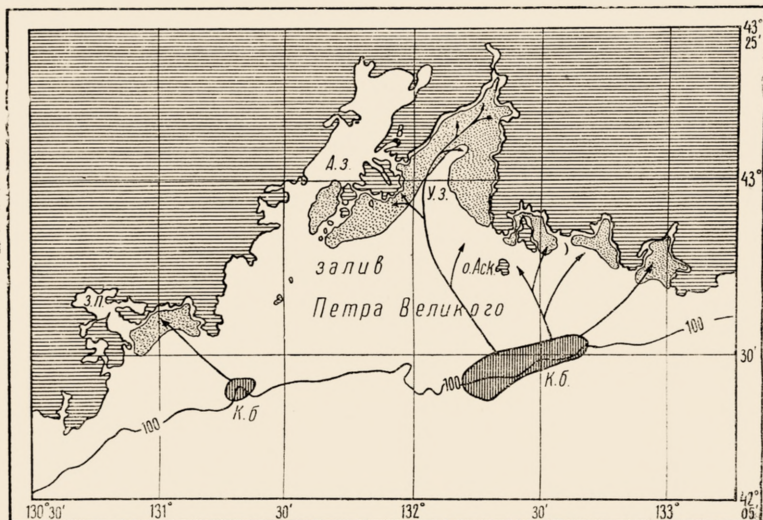


Рис. 44. Миграция камбал весной в заливе Петра Великого с камбальной банки к берегам (оригин. рис. П. А. Моисеева). В—Владивосток; А. з.—Амурский залив; У. з.—Усурийский залив; З. П.—залив Посыета; К. б.—камбальная банка. Область летнего распределения камбал отмечена точками.

Герценштейна, — они оказываются уже равномерно распределенными в заливе 8—10 мая; вслед за ними идет шероховатая камбала. Банку они покидают еще во второй половине апреля и продвигаются на север по более глубоким местам, как бы по жолобам в 40—50 м глубиной. Приблизительный подсчет показывает, что они делают 2,4—3,4 км в сутки. Пути их, нанесенные на карту (рис. 44), расходятся веером по заливу, и камбалы распределяются более или менее равномерно.

Интересно, что такая же камбальная банка была открыта и в западной части залива, но она гораздо меньше по своим размерам, имеет поверхность около 10—15 кв. миль и служит, повидимому, для залегания камбал из залива Посьета.

В летний период протекает и размножение камбал, причем камбалы Герценштейна подходят для нереста и икрометания к берегу. У берегов развивается и молодь камбал, но подробнее ее развитие еще не прослежено. В октябре начинается отход камбал от берегов, и к декабрю они опять собираются на банке.

В Татарском проливе миграции камбал по наблюдениям Д. И. Охрямкина протекают несколько иначе: там неизвестно пока банок, на которых камбалы зимуют, но зато удалось открыть банку вблизи Александровска на Сахалине, где в большом количестве скапливается в летний период для кормежки не только шероховатая камбала, но и чрезвычайно ценная и крупная четырехбугорчатая камбала (*Platessa quadrituberculata* Pall.), являющаяся ближайшей родственницей атлантической морской камбалы.

В Охотском море областью наибольшего скопления камбал является западный берег Камчатки, где кроме шероховатой и четырехбугорчатой камбалы встречаются три вида палтусов. Условия жизни и миграций их здесь еще мало обследованы, но известно, что большинство из них совершает периодические подходы к берегам и обратные перемещения к зиме на глубины.

Подводя итоги сказанному о миграциях камбал, мы можем заметить, что в связи с их приспособлением к малоподвижному, лежачему на дне образу жизни их перемещения в море обладают некоторыми особенностями. Вместо продолжительных и длинных перемещений вдоль берегов, какие наблюдаются, например, у тресковых рыб, мы находим у них короткие миграции от глубин к берегам, большею частью в перпендикулярном к последним направлении. Все же и такие миграции достигают иногда значительных размеров для столь малоподвижных и медленно плавающих рыб, как камбалы. Пересечение южной части Немецкого моря, от Немецкой бухты до входа в Ламанш, составляет уже около 500 км и совершается в течение нескольких

месяцев большим количеством камбал. В опытах мечения палтусов (*Hippoglossus stenolepis* Schm.), принятых у берегов Аляски американскими учеными (Thompson a. Herrington, 1930), наблюдался случай, когда крупный палтус, длиной 85 см, за 174 дня прошел расстояние около 1 700 км.

Оседлый образ жизни камбал, следовательно, надо считать очень относительным, что, впрочем, вполне соответствует условиям придонного существования. Пищей камбал на дне являются животные часто еще менее подвижные, чем сами камбалы, как донные моллюски, иглокожие и черви. Они редко образуют густые скопления, гораздо чаще являются рассеянными. Таким образом, камбала, лежащая на одном месте, в короткий срок истребляет находящиеся в непосредственной близости запасы пищи и уже для поддержания своего существования бывает вынуждена перемещаться.

Какие же причины заставляют камбал совершать вертикальные миграции и подниматься с глубин к берегам, чтобы затем снова спуститься на глубины? По моему мнению эти причины различны в разные периоды их жизни. Пелагические личинки, питающиеся планктоном, направляются к берегам, так как именно в береговой области они в дальнейшем могут найти наибольшее количество пищи. На небольших глубинах у самого берега планктон приносится волнами и находится в постоянном движении, вверх и вниз, вперед и назад, — он легко может стать добычей мало подвижных животных, находящихся на дне, как это ясно уже по богатому развитию у берегов таких сидячих животных, как гидроиды, коралловые полипы, актинии, мшанки и сидячие черви. Конечно, существование у берегов пелагических личинок, не могущих бороться с действием волн прибоя, затруднительно, и, может быть, именно в этом следует видеть причину перехода личинок к лежащему на дне существованию: опускаясь на дно и зарываясь в его грунт, они получают все преимущества питания, связанные с прибрежной полосой, оставаясь в то же время вне влияния движений воды. Надо думать, что самый метаморфоз, который они претерпевают — превращение симметричной рыбы в асим-

метричную — выработался именно под влиянием указанных моментов. Насколько выгодны здесь условия существования, ясно из быстроты роста и развития мальков камбал в прибрежной зоне, а также, например, из того обстоятельства, что мальки морской камбалы предпочитают зимовать здесь, хотя могли бы уйти на глубины. Зимой они не питаются и находятся в оцепенении, но зато, пробуждаясь при первых проблесках весны, находят себе тотчас же богатую пищу. Таким образом, можно думать, что именно в этих преимуществах питания в береговой зоне лежит причина выработки столь оригинальной организации камбалы и их возникновения как обособленной группы рыб.

Миграции молодых, вполне сложившихся и взрослых камбал на глубины связаны с температурными условиями. Для взрослых рыб период оцепенения, вызываемый низкими температурами, является уже труднее переносимым, хотя некоторые виды и приспособляются к нему, как мы видели на примере камбал залива Петра Великого. Обыкновенно они ищут более благоприятных температурных условий и находят их на глубинах. Возможно, что и здесь в основе лежат условия питания, но, к сожалению, они нами пока еще недостаточно расшифрованы.

Наконец, нельзя не отметить, что миграция камбал в целях размножения почти всегда совершается в направлении от берега на глубины. Самый акт нереста и икрометания происходит чаще всего на глубинах, в некотором отдалении от берегов, в условиях большой солености. Объяснение возможно двоякое: во-первых, отсутствие движений воды на глубинах благоприятствует оплодотворению икры, так как семенная жидкость не относится в сторону; во-вторых, камбалы — рыбы по природе морские, и если во взрослом состоянии они вырабатывают способность переносить опреснение, то эта способность является новым приобретением. Развитие икры, однако, должно совершаться у них при прежних условиях в морской воде, возможно более близкой к нормальным условиям в море, тогда как береговая вода всегда является несколько опресненной. В этом отношении чрезвычайно характерным

является факт, что речная камбала, во взрослом состоянии свободно живущая в реках, совершает огромные путешествия для того, чтобы выметать икру в воде нормальной концентрации.

Наконец, нельзя не отметить и еще одну возможную причину нерестовой миграции камбал на глубины: если бы их пелагическая икра выметывалась совсем вблизи у берегов, то пелагические личинки не успевали бы пройти все стадии развития до превращения и подвергались бы всем опасностям, связанным с пребыванием в прибрежной зоне. В этом случае, как и вообще в природе, должно было установиться путем подбора некоторое равновесие,— процессы развития во времени должны соответствовать пространственным отношениям.

ГЛАВА III

МИГРАЦИИ ПРОХОДНЫХ РЫБ

Миграции пелагических и донных рыб протекают в более или менее однородной среде моря, — рыбам при них приходится лишь несколько приспособляться к разностям давления, к различным температурам и изменениям солености воды, но не приходится попадать в совершенно новую среду, которая требовала бы полной перестройки всей физиологической жизни. Совсем не то мы видим при миграциях проходных рыб, которые в целях размножения поднимаются из моря в реки и достигают верховьев последних. Они вынуждены приспособляться к такой среде, которая нормально для морских рыб смертельна. Опыты, поставленные Сёмнером (Sumner, 1906) над целым рядом морских рыб, показали, что перенесение их из морской воды в пресную вызывает более или менее быструю гибель, часто уже в очень короткий срок. Причиной гибели является изменение осмотического давления крови и полостной жидкости из-за извлечения окружающей пресной водой солей из тела рыбы. В этом виновны прежде всего жабры, — их тонкие оболочки не могут сопротивляться осмосу и пропускают соли.

В силу этого проходным рыбам, которые не менее двух раз в жизни меняют среду — в молодости переходят из пресной воды в морскую, в зрелом состоянии совершают обратный переход, — приходится вырабатывать особую способность переносить резкое понижение концентрации солей во внешней среде и удерживать соли в своем теле, не пропуская их через перепонки. Опыты Грина (Green, 1905), определявшего содержание солей в крови чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha* Walb.) путем замораживания крови, пока-

зали, что у рыбы, взятой из моря, точка замерзания крови $0,762^{\circ}$ Ц, у рыбы, пробывшей некоторое время в солоноватоводном предустьевом пространстве, она— $0,737^{\circ}$ Ц, а у рыбы с нерестилища в верховьях реки она— $0,628^{\circ}$ Ц, что свидетельствует о понижении концентрации солей в крови рыбы всего на $\frac{1}{5}$. Чем достигается такая способность лишь незначительно понижать концентрацию соков своего тела, нам неизвестно, но проходные рыбы обладают этой способностью в высокой степени.

Кроме резкого понижения концентрации солей проходным рыбам приходится приспособляться к быстрому и сильному течению рек, к совершенно иным условиям температуры воды, к иному содержанию в ней газов, к иной прозрачности, приходится вырабатывать целый ряд новых инстинктов, связанных с жизнью в реке, с преодолением различных препятствий и с избеганием опасностей. Совершенно изумительным и непонятным для нас является тот направляющий инстинкт, благодаря которому проходные рыбы находят не только ту же реку, в которой они вывелись, но и тот же приток ее и даже будто бы тоже нерестилище, как утверждают по крайней мере некоторые наблюдатели.

Таким образом миграция проходных рыб оказывается гораздо более сложным явлением, чем рыб морских, — она связана с выработкой целого ряда приспособлений морфологических и физиологических и требует кроме того огромной затраты сил для преодоления всех препятствий. Дело осложняется еще обыкновенно тем, что, попадая в новую среду, сравнительно бедную пищей, рыба перестает питаться, и следовательно вся затрата энергии должна происходить за счет ранее накопленных в теле резервных веществ. Не удивительно поэтому, что лишь немногие из морских обитателей перешли к такому образу жизни, предъявляющему к организму столь тяжелые требования и в то же время дающему не так уже много преимуществ. Действительно, что является компенсацией для проходной рыбы за все ее усилия и страдания? Исключительно несколько бо́льшая гарантия целостности и сохранности откладываемой в верховьях реки икры и выхо-

дящих из нее мальков. В море, при существующей там жестокой борьбе за существование, при его перенаселении, икра, откладываемая рыбами, в значительной степени становится добычей всевозможных хищников, — об этом свидетельствуют уже те цифры колоссальной продуктивности, которые характеризуют некоторых морских рыб, — так, известно, что треска дает за раз до 10 миллионов икринок, а луна-рыба — даже 300 миллионов. Принимая во внимание, что количество этих рыб в море заметно не увеличивается, можно представить себе, какое множество их молодежи на стадии икры, пелагической личинки и малька гибнет в море. В верховьях рек, особенно в ручьях и в ключах, хищников нет или их крайне мало, и икра может беспрепятственно развиваться, — часто это бывает связано со значительным понижением плодовитости проходных рыб: давать черезчур большое потомство становится ненужным. Зато каждая икринка может быть снабжена большим запасом питательного желтка, что может до некоторой степени компенсировать недостаток пищи в пресных водах для малька.

Среди длинного ряда семейств морских рыб лишь 5 семейств дали типичных проходных рыб, причем замечательно, что все эти семейства — миноговые, осетровые, сельдевые, лососевые и корюшковые — относятся к наиболее древним и представлены преимущественно в холодных и умеренных морях северного полушария.

Среди других семейств, если и имеются проходные рыбы, то единичные представители и мало характерные.

В некоторых группах проходных рыб способность мигрировать в реки обнаруживается в различной степени у отдельных представителей и как бы выявляет нам отдельные моменты своего развития. В этом отношении особенно показательны сельди. Мы видели уже выше (стр. 73), что, например, в Каспийском море имеется довольно богато представленная группа сельдей из рода *Caspialosa*, в которой несколько видов сохранили характер настоящих морских рыб, совершающих регулярные миграции в море и нерестующих в море же, хотя иногда и избирающих для нереста бо-

лее опресненные его части, — это сельди бражниковская, долгинская, южнокаспийская, аграханская и астрабадская. К таким же морским сельдям относятся и три вида пузанка (обыкновенный, южнокаспийский и большеглазый). Имеется, однако и такая сельдь, которую можно назвать полупроходной, — это ильменный или северокаспийский пузанок, который держится в самой северной части моря, но нерестует в сильно опресненных водах дельты Волги и в ильменах этой дельты, не поднимаясь в реку. Нерест его происходит с первой половины мая до середины июня. Икра его одинаково хорошо развивается как в соленой, так и в пресной воде, и это позволило развести его искусственно в Аральском море. Вместе с ним заходит в дельту Волги и другой, более редкий, суворовский пузанок (*Caspialosa suvorowi* Berg.), мечущий, однако, икру не в дельте, а в море близ устьев Волги.

Наконец, третья группа сельдей — это уже настоящие проходные сельди — волжская сельдь (*Caspialosa volgensis* Berg) и черноспинка (*Caspialosa kessleri* Grimm), о миграциях которых мы здесь скажем подробнее.

Волжская сельдь держится в северной части Каспийского моря, встречаясь и у западного и у восточного его берега; весной, в первой половине мая, она входит в Волгу мощными стаями, косяк за косяком. Ее главная область икрометания — в нижнем течении Волги от Астрахани до Саратова, но частично иногда она поднимается гораздо выше, доходя до Горького и заходя в Каму, по которой идет выше Перми. Кроме того она заходит в реку Урал и в виде особой расы встречается у Красноводска. Нерест и икрометание происходят с середины мая до конца июня, причем после нереста часть рыб погибает, остальная же часть сплывает в море. Размножение происходит в возрасте 3—5 лет и, повидимому, совершается не более двух раз в жизни. Интересно, что эта сельдь, размножающаяся главным образом в реке, сохранила все же еще некоторые намеки на полупроходной образ жизни: иногда по свидетельству Киселевича (1923) наблюдался ее нерест в волжских подступных ильменах и в предустьевом пространстве,

Черноспинка распространена по северному и западному берегам Каспийского моря, от Апшеронского полуострова до Мангишлака, и образ жизни ее в море пока очень мало известен. Весной, с начала апреля начинается ход ее в Волгу, еще ранее волжской сельди. Последние стаи входят в начале июня. Поднимается она до Горького, заходит в Оку до Серпухова и Калуги и в Каму до Перми и выше, а также входит в реку Вятку. В пресные воды черноспинка вступает с совершенно неразвитыми половыми продуктами, и они дозревают во время ее хода. Районом икрометания является среднее течение Волги между Саратовом и Куйбышевым, а время икрометания — с июня по август. Самый процесс икрометания по описаниям прежних наблюдателей (Сабанеев) протекает очень бурно: сельдь сильно бьется и мечется, причем нередко выскакивает из воды на берег. Освободившись от икры, она так слабеет, что выплывает на поверхность и кружится, как одурелая, — это поведение послужило причиной ее местного названия «бешенка». Большая часть черноспинки после нереста погибает, так как размножается она раз в жизни, в возрасте 4—5 лет. Ее поведение во время нереста казалось рыбакам настолько необычайным, что до 50-х годов прошлого столетия ее боялись употреблять в пищу, считали поганой и ловили исключительно для вытапливания жира. Академик К. Э. Бэр, исследовавший волжское рыболовство, первый указал астраханцам, что их «бешенка» — ценная сельдь, и рекомендовал применить к ней голландский засол. С этого времени промысел черноспинки и волжской сельди, от которой ее не отличали, стал развиваться, и в настоящее время ее вылавливается более 20 миллионов штук. Черноспинка представляет собою уже типичную проходную рыбу, не мечет икры ни в предустьевом пространстве, ни в дельте Волги, всецело привязана своим размножением к реке и даже не возвращается в море живой.

Сопоставляя выше отмеченные виды сельдей между собою, мы видим, как постепенно складывается из настоящей морской сельди типичная проходная. Это наблюдается, однако, не только в Каспийском море, — сельди Черного и Азовского морей остановились также

на разных стадиях становления проходными: азовский пузанок (*Caspialosa tanaica* Grimm) и керченская сельдь (*Caspialosa maetotica* Grimm) живут в Азовском море, которое само по себе не что иное, как гигантский лиман, и заходят лишь в устья Дона и в лиманы дельты Кубани, тогда как дунайский пузанок (*Caspialosa nordmanni* Antipa) водится в западной части Черного моря, входит в Дунай, Днестр и Днепр, причем по последнему не поднимается до порогов. С другой стороны, черноморская сельдь (*Caspialosa pontica* Eichw.) распространилась по всему Черному морю, встречаясь даже по его южному побережью, и выработалась в настоящую проходную рыбу. Она входит весной в Днестр и поднимается до Ямполья, в Днепре заходит выше порогов и даже достигает единичными экземплярами Киева, в Дону поднимается до Усть-Медведицкой. В то же время отдельные подвиды ее приурочены, повидимому к лиманам и дельтам (см. Берг, 1932).

Геологическая история наших южных морей показывает, что возникновение миграций сельдей в реки должно относиться к недавнему геологическому прошлому. Сельди, принадлежащие к роду *Caspialosa*, должны были возникнуть еще в середине третичной эпохи в Сарматском море, охватывавшем все нынешнее пространство, занятое Черным, Каспийским и Аральским морями, и отличавшемся пониженной соленостью. В конце третичной эпохи Сарматское море разделилось на Понтическое озеро и Арало-Каспийский бассейн, отличавшиеся еще большим опреснением. К этому времени, надо думать, относится образование современных видов сельдей, отдельных для каждого моря, однако, только по окончании ледникового периода могли начать вырабатываться у них те миграционные инстинкты, которые сейчас наблюдаются. Когда с началом отступления ледников возникли мощные потоки пресной воды, направившиеся в моря, некоторые из видов сельдей, вероятно, уже ранее более приспособившиеся к пресной воде, использовали их для икрометания, и по мере удаления ледников и удлинения рек амплитуды их миграций все более и более увеличивались. Другие виды сельдей сохранились и до на-

шего времени в виде морских или полупроходных форм.

Гораздо более древними проходными рыбами, чем сельди, являются осетровые, представленные в наших водах 7 видами рода *Acipenser*, 2 видами *Huso* и 3 видами *Pseudoscaphyrhynchus*. Среди осетровых нет настоящих морских рыб, которые не входили бы в реки для икрометания, но имеются рыбы исключительно пресноводные, не спускающиеся в море, как стерлядь и скафирих. Должно, впрочем, заметить, что и моря, в которых обитает большинство осетровых, отличаются малою соленостью, — лишь некоторые виды осетра (*Acipenser*) водятся в открытом океане.

Для ознакомления с миграциями осетровых рассмотрим миграции южнокаспийской севрюги (*Acipenser stellatus* Pall), прекрасно изученные А. Н. Державиным (1922). Севрюга распространена в Каспийском, Азовском и Черном морях, но главной областью ее распространения надо считать все же Каспийское море, так как в нем вылавливается около 95% всей добычи этой рыбы. Она обнаруживает определенную склонность избирать сильнее опресненные части моря с илистым грунтом дна, встречается главным образом около устьев рек, а такие сильно осолоненные заливы, как Карабугаз, Кайдак и култуки Балханского и Красноводского заливов, избегаются ею. В наибольшем количестве она держится в западной части Каспийского моря, — там добывается более $\frac{3}{4}$ всего количества этой рыбы, причем более половины всей севрюги вылавливается в Куринском районе и в самой Куре. В Волгу севрюга идет в сравнительно небольшом количестве, составляя там только 15% общей добычи осетровой рыбы. В Черноморско-Азовском бассейне главными реками, куда устремляется севрюга, являются Дон и Кубань.

Образ жизни севрюги в море сравнительно мало известен. Держится она на разных глубинах, обыкновенно не глубже 60 м, но может проходить и глубокие впадины среднего и южного Каспия, так как повидимому вовсе не привязана к определенным речным рай-

онам, а свободно перемещается по всему морю. Насколько могут быть велики такие перемещения, показали опыты мечения 3 258 севрюг, предпринятые Бакинской ихтиологической лабораторией в 1913—1916 гг. Рыбы метились на Банковском промысле, на Куре и в Мингечауре, и из них 473 севрюги были пойманы вторично, причем было выяснено место и время поимки. 27 из этих рыб были пойманы в море, и места поимки их отмечены черными кружками на карте (рис. 45). Расположение их показывает, что севрюга не только может пересекать море в широтном направлении, но и совершает огромные путешествия с юга на север. Так, особенно интересен случай, когда икрная самка, помеченная в Куре, — очевидно под влиянием испуга, — вышла обратно в море и в течение 25 суток прошла на север до устья Терека и была вторично поймана в Аграханском заливе, — она сделала за это время около 600 км, причем миновала несколько рек, в которые могла бы зайти для нереста. Всего дальше на север зашла севрюга, пойманная у берегов Мангишлака близ мыса Сагындык, но она проделала этот путь в 10 месяцев. Большинство вторично пойманных рыб попада-



Рис. 45. Миграция севрюги в Каспийском море, меченой в низовьях еки Курь. Точками отмечены места поимки (по А. Н. Державину).

лось, однако, недалеко от устья Куры и иногда через довольно долгий срок, в 8 месяцев и даже в полтора года.

Большая часть жизни севрюги проходит в море. Вскоре по выходе из икры на нерестилищах, расположенных в среднем течении Куры, мальки, отличающиеся большой подвижностью, скатываются по течению, и через неделю, когда они достигли в длину всего лишь 16—18 мм, их можно встретить в низовьях Куры, в районе Сальян и Банковского промысла, успешно охотящимися за мелкими личинками водяных насекомых и за рачками, которых они часто выкапывают из грунта. Через несколько недель они оказываются уже в море, в предустьевом пространстве и у берегов, где быстро откармливаются и вырастают за счет обильной фауны ракообразных из *Cumacea* и *Amphipoda*. До первой нерестовой миграции, наступающей не ранее, чем через 7—8 лет, и часто значительно позже, молодые севрюги живут в море, причем, когда они подрастут, основной их пищей являются мелкие рыбы, преимущественно бычки, а также моллюски и ракообразные. В поисках пищи они совершают мелкие, а может быть и крупные миграции, и поиски эти продолжаются круглый год. Зимой интенсивность питания несколько ослабевает, но не прекращается совершенно: интересно, что и летнее сильное прогревание воды вызывает у них понижение питания. Наступление нерестовой миграции и вход севрюги в устье реки не сразу прекращает питание, — первое время севрюга подкармливается скудной в реке добычей, но при приближении рыбы к нерестилищу она совершенно перестает принимать пищу, — из 600 рыб, исследованных в Мингечауре, только у одной оказался в желудке полупереваренный голец. Во время нереста рыбы сильно тощат, при обратном скатывании они пробуют по пути питаться, но скудная речная добыча их мало удовлетворяет, и они стремятся скорее достигнуть моря, чтобы там восстановить свои силы.

Нерестовая миграция севрюги в Куру захватывает весь год, но обнаруживаются два явственных подъема: весенний — в апреле-мае и осенний — в сентябре-октябре, и два минимума: в июле-августе и в декаб-

ре-февралё, как показывает кривая уловов за время с 1848 по 1854 и с 1913 по 1916 гг. (рис. 46). Л. С. Берг (1934) предполагает, что мы имеем здесь две сезонные расы: «яровую» весеннюю и «озимую» осеннюю,— и на это, действительно, имеются намеки в том обстоятельстве, что степень созревания половых продуктов у себрюг, приходящих на нерестилище, не одинакова. Возможно, что те из них, у которых половые продукты не достаточно развиты, проводят зиму в Куру и

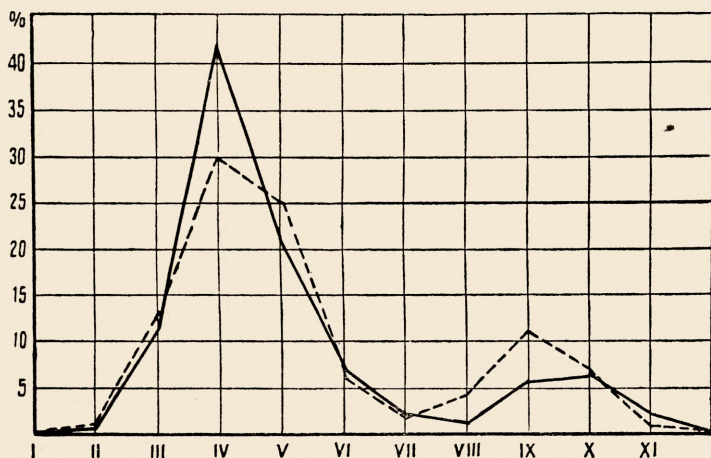


Рис. 46. Ход себрюги по месяцам в р. Куру за периоды 1848—1854 гг. и 1913—1916 гг. II—в процентах общего улова (по А. Н. Державину).

мечут икру только на следующее лето. О сезонных расах нам придется говорить подробнее далее при описании миграций лососевых.

Интересно, что в связи с климатическими и гидрологическими особенностями Куры ход себрюг не прекращается круглый год, лишь сильно ослабевая в зимние месяцы. Такие условия наблюдаются только еще в одной реке бассейна Каспийского моря— в Сефид-Руде, расположенной еще южнее.

Состав стай себрюги, входящих в реку, очень пестрый и по возрасту и по полу, как показывают измерения и вскрытия, которых было произведено огромное количество. Определение возраста ее возможно

Только путем измерений, но благодаря многочисленности измерений, производившихся в разное время года в реке, в предустьевом пространстве и в море, удалось выработать шкалу, по которой возраст определяется достаточно точно. Первая нерестовая миграция совершается самцами в возрасте не менее 7—9 лет и самками не моложе 8 лет. Только у севрюги 5—6-летнего возраста можно с помощью микроскопа различить пол, — так медленно происходит их созревание. Как показывает диаграмма возрастного состава (рис.

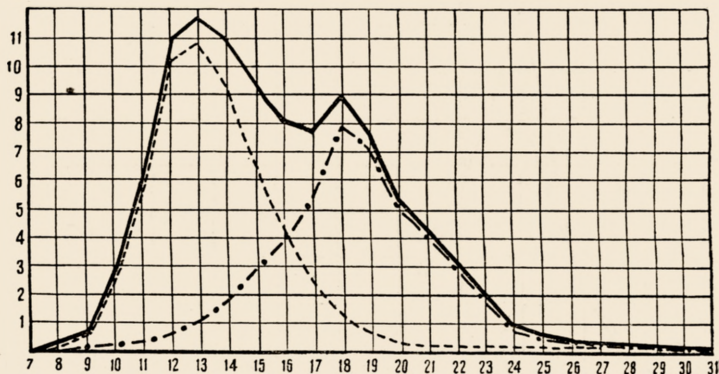


Рис. 47. Возрастной состав севрюги куринского улова в процентах общего улова (по А. Н. Державину) — — — кривая возраста самцов; — · — · — кривая возраста самок; — — — — — общая кривая. Число лет на абсциссе, процент в улове на координате.

47), преобладают в стаях самцы 12—14-летние и самки 17—20-летние, они составляют более половины всего количества самцов и самок (точнее 55,4% и 56,5%). Сколько раз в своей жизни нерестится севрюга, пока не удалось установить с точностью, но, судя по медленности созревания ее половых продуктов, она входит в реку во всяком случае не каждый год, а через ряд лет. Эта медленность развития стоит в связи с большою продолжительностью ее жизни — самки севрюги достигают иногда возраста 31 года. Позднее созревание, впрочем, свойственно и другим осетровым, — так, по наблюдениям В. К. Солдатова амурский

осетр начинает нерест с 8—10-летнего возраста, а калуга — с 16—20-летнего.

Соотношение полов в стаях севрюги в низовьях Куры выражается в среднем в цифрах 45,5% самок и 54,5% самцов, но по мере подъема к нерестилищам, отчасти под влиянием промысла, наблюдается постепенное процентное уменьшение количества самок и на нерестилище в Мингечауре их уже 26,1% в июне, 7% в июле и 3,3% в августе. Наиболее интенсивный нерест происходит в Мингечауре между 21 июня и

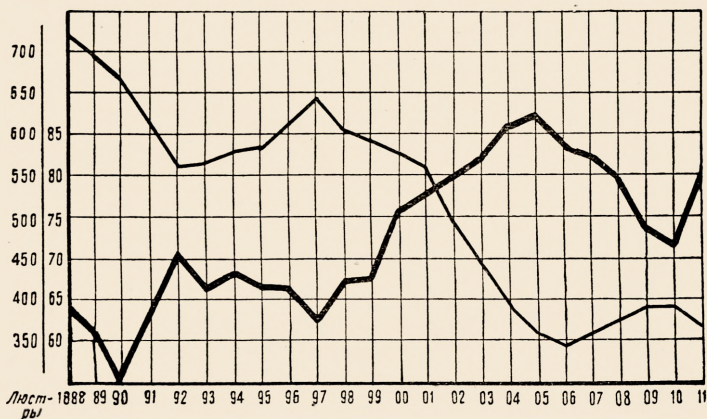


Рис. 48. Зависимость уловов севрюги в р. Куре от стояния уровня реки. Толстая черта — средние годовые уровни р. Куры в сотых саженях за люстры (пятилетия) от 1888—1892 до 1894—1898 г. Тонкая черта — уловы севрюги в тысячах штук за люстры от 1904—1908 до 1910—1914 г. (по А. Н. Державину).

20 июля, когда там добывается до 84% всех самок с текучей икрой; лишь немного ранее, с первых чисел июня по середину июля протекает нерест на Араксе в Карадонлах.

Наиболее интересным в изучении миграций севрюги является то обстоятельство, что благодаря многочисленности и продолжительности наблюдений удалось установить связь передвижения этой рыбы с различными внешними условиями. Прежде всего обнаружилось, что уловы севрюги в низовьях Куры, а следовательно, и количество рыбы, входящей в реку, стоят

В некоторой зависимости от среднего уровня воды в реке, т. е. от количества воды в ней. Вполне естественно предположить, что при большем количестве воды в реке пресная вода дальше проникает в море в предустьевом пространстве и привлекает большее количество рыбы; вместе с тем и предустьевые бары оказываются сильнее покрытыми водой и легче проходимыми для рыбы. Однако, если вычертить кривые колебания уловов севрюги и колебания среднего годового горизонта Куры (рис. 48), то обнаружатся обратные отношения: годы низкого стояния уровня реки совпадают с годами больших уловов и обратно. В то же

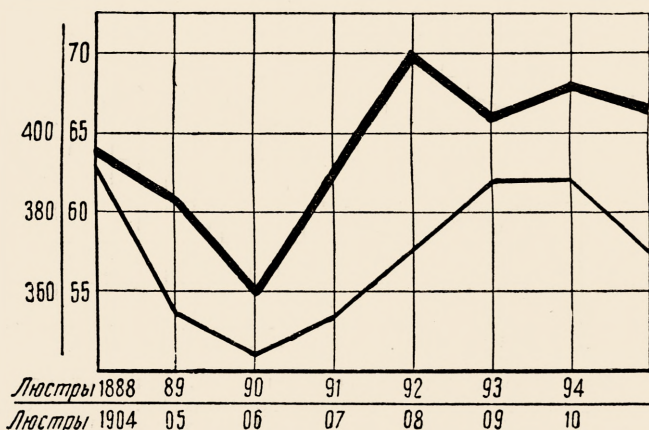


Рис. 49. Зависимость южнокаспийских уловов севрюги от стояния уровня вод р. Куры по люстрам (пятидетиям). Толстая черта изображает колебания среднего годового горизонта р. Куры в сотых саженях. Тонкая черта — уловы севрюги в тысячах штук (по А. Н. Державину).

время наблюдается заметная периодичность в подъемах и падениях той и другой кривой. Обратное отношение количества уловов к высоте горизонта Куры заставляет предполагать, что главное влияние высокого уровня воды в реке заключается в том, что проходит больше рыбы на нерестилище, получается большее количество икры и мальков, которые, вырастая в море, примерно через 16 лет в значительно

большем числе входят в реку. Таким образом, влияние уровня воды сказывается через 16 лет, и действительно, если сдвинуть обе кривые на этот срок, то получится почти полное соответствие кривых (рис. 49).

Количество воды в реке зависит, однако, от количества осадков, температур и других метеорологических элементов, а колебания последних подчинены, в свою очередь, явлениям космическим и в первую очередь зависят от интенсивности действия солнечных лучей. Эта интенсивность, как известно, стоит в связи с периодическим увеличением и уменьшением числа солнечных пятен и имеет 11-летний период, и именно такой период по мнению А. Н. Державина обнаруживается и в колебаниях уровня воды Куры и в уловах севрюги. Люстры (пятилетия) с максимальным числом солнечных пятен характеризуются падением уловов севрюги и точно так же отражаются и на падениях уловов осетра в Куре, жереха, судака и воблы, тогда как уловы донских и дунайских сельдей обнаруживают повышение; наоборот, пятилетия с уменьшением числа пятен связаны с падением добычи сельдей и с хорошими уловами остальных рыб. Но если наибольшие уловы соответствуют годам наименьшей деятельности солнечных пятен, периодически повторяющимся через 11 лет, то из этого можно делать вывод, что за полупериод, т. е. за пять с половиной лет до того, были особенно благоприятные условия для размножения рыбы. И на самом деле, в этом случае должно было наблюдаться высокое стояние уровня реки, и рыба должна была притти в большем количестве на нерестилища, а следовательно, дать более многочисленное потомство.

Ясная зависимость обнаруживается также между миграциями севрюги и температурами воды. Уже при подходе севрюги к берегам и к устью оказывают большое влияние ветры, которые вызывают изменение температур прибрежных вод. Так, ветры, дующие с моря, моряны, содействуют в течение всего года (кроме июля и августа) повышению температур у берегов и в связи с этим усиливают подход севрюги, очень чувствительной к температурам. Со второй половины февраля речная вода имеет в среднем температуру

+ 6,8° Ц и становится теплее морской, с этого времени ход севрюги начинает увеличиваться. В марте температура воды в Куре поднимается до 11,4° Ц, а в апреле — до 16° и в мае — до 21,2° Ц. В море, особенно на глубине 10 м, где держится севрюга, температура воды на 3—4° ниже, и эта разница, повидимому, и является главным условием вхождения севрюги в реку. Весенний ход ее начинается при тем более низкой температуре воды в реке, чем холоднее конец зимы и начало весны. В апреле и в начале мая ход достигает максимума, но когда вода в реке продолжает нагреваться и температура ее повышается более 23,7° Ц, достигая в июле 28—29°, ход ослабевает и в первой половине июля, при максимальном прогревании воды, достигает своего минимума. В августе, однако, температура воды в реке снова начинает понижаться до 18—23° Ц, и тогда наступает второй осенний ход севрюги, его максимум совпадает с температурами 15,6—21,3° Ц в конце сентября и иногда в начале октября. С последующим падением температур ослабевает и ход севрюги, а следовательно, и лов ее: последний раз ловится 1 000 рыб в день на Банковском промысле при 14,4—20,0° Ц, последний улов в 100 рыб в день бывает во второй половине ноября при 12,5—6,5° Ц и последний суточный десяток рыб добывается в декабре при 7,5—2,5° Ц. Сравнение времени и интенсивности хода севрюги за разные годы с температурными колебаниями не оставляет сомнения в том, что температуры воды играют важную, руководящую роль в миграциях севрюги.

Некоторое влияние на ход севрюги во время подъема ее по реке оказывает конфигурация дна и скорость течения. Бакинская ихтиологическая лаборатория поставила в этом направлении ряд исследований и выяснила, что севрюга распределяется в русле Куры в известном порядке. Она идет ближе к дну, придерживаясь замедленных донных и прибрежных струй, в целях экономии своих сил. Она предпочитает отмели и избегает приглубных яров, причем тяжелые икряные самки держатся ближе к берегам, чем самцы. Определение скорости продвижения севрюги вверх по реке, произведенное путем многочисленных опытов мечения, показало, что

ее средняя скорость продвижения составляет около 20 км в сутки, но количество энергии, которое она расходует на преодоление встречного течения, имеющего скорость в 4—5 км в час, значительно больше. Продвигаясь в придонных слоях, где течение можно определить примерно в 3 км в час, она за сутки делает, следовательно, как бы 72 лишних километра и средняя суточная скорость ее может быть определена в 92 км, т. е. около $\frac{3}{4}$ своей энергии рыба тратит только на борьбу со сносящей ее струей. Само собой разумеется, что фактическая скорость перемещения севрюги может быть и гораздо больше, — рыба периодически отдыхает, останавливается и затем пускается с большой быстротой вперед.

Достигнув нерестилища, находящегося не в верховьях реки, а в ее среднем течении (Мингечаур), севрюги-самки не остаются там долго, — процесс нереста и икрометания совершается у них в течение нескольких дней, затем они быстро скатываются вниз по течению. Самцы пребывают более долгий срок на нерестилище, около месяца. По мнению многих наблюдателей выметанная икра зарывается севрюгой в грунт дна совершенно так же, как это делают лососевые, — наблюдать это непосредственно, однако, никому еще не приходилось, так как нерест происходит на некоторой глубине и вода в реке мутная. При тех высоких температурах в 20—28° Ц, при которых происходит нерест, отложенная икра быстро развивается, уже через 44—80 часов из нее выходят маленькие, но очень бойкие и быстро плавающие мальки, длиной в 8—9 мм, которые тотчас же пускаются в свое первое путешествие вниз по реке. При поисках всеми возможными способами и на месте нереста как в Мингечауре, так и в Карадонлах не удалось обнаружить их, но в нижнем течении Куры, на Банковском промысле, они были уже найдены и было выяснено, что более половины их попадает сюда в возрасте 12—15 дней, проходя примерно около 40 км в сутки. Такая быстрота передвижения объясняется, впрочем, сильным течением Куры. Скорость эта является вместе с тем очень целесообразной, так как в верхнем течении реки почти отсутствует пригодная для мальков пища.

Такова в общих чертах картина миграций севрюги в море и в Куре. Она в основном такова же и в других реках, например, в Тереке и в Волге, но при иных климатических условиях и ином тепловом режиме сдвигается во времени и протекает в другие сроки. А. Н. Державин приводит следующую табличку, показывающую в процентах общего улова, как распределяются ходы севрюги в разных реках:

Месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Река Кура . .	0,1	0,5	12,7	29,7	25,1	6,1	2,0	4,3	10,7	7,1	1,6	0,1
„ Сефид-Руд	0,1	1,3	11,2	29,1	21,1	16,4	0,7	1,3	1,5	8,5	5,1	2,9
„ Кубань . .	—	—	0,4	27,1	34,8	28,0	8,2	0,7	0,1	—	—	—
„ Волга . .	—	—	1,4	32,9	35,2	22,0	1,8	3,1	2,3	1,2	0,1	—
„ Терек . .	—	—	0,1	15,7	23,2	35,3	24,7	0,4	0,4	0,2	—	—
„ Сулак . .	—	—	—	2,5	23,6	66,5	6,7	0,5	0,2	—	—	—

Таблица эта ясно обнаруживает зависимость периода миграции от климатических условий: только в двух южных реках, в Куре и в Сефид-Руде, миграции севрюги совершаются непрерывно круглый год, по мере продвижения на север этот период сжимается и зимние месяцы выпадают.

Цифры, приведенные в таблице, обнаруживают и еще одно интересное обстоятельство: тогда как в обеих южных реках, в Куре и Сефид-Руде, наблюдаются два подъема хода севрюги, весной и осенью, разделенные понижением хода летом, вследствие перегрева воды (притом в Сефид-Руде этот перерыв продолжительнее и второй ход позже), в Волге наблюдается еще слабый намек на перерыв хода — в августе и сентябре имеется некоторый незначительный подъем уловов. Л. С. Берг (1934) полагает, что и в данном случае мы имеем «озимую» расу севрюги, входящую в реку с не готовыми для нереста половыми продуктами и зимующую в нижнем течении Волги «на ятовях». В трех других реках — в Кубани, Тереке и Сулаке — осеннего хода севрюги нет, повидимому, вовсе, что можно поставить в связь с температурами: в северных реках нет такого перегрева вод, который препятствовал бы севрюге входить в реку, и, с другой стороны, вес-

ною позже, а осенью ранее создаются неблагоприятные для хода температурные условия.

Миграции других осетровых рыб Каспийского, Азовского и Черного морей в общем очень сходны с миграциями севрюги, но в некоторых случаях отличаются тем, что во время подъема рыба зимует в реке. Это стоит, без сомнения, в связи как с климатическими особенностями рек, так и с большею протяженностью миграций, зависящей от удаленности нерестилищ от устьев рек.

Обыкновенный или русский осетр (*Acipenser güldenstädti Brandt*), широко распространенный в Черном и Каспийском морях, поднимается в целях размножения в южные реки, не оставаясь там на зиму. Так, в Куре по наблюдениям А. Н. Державина (1922) он входит весной несколько позже севрюги и подчиняется, повидимому, тем же законам зависимости от колебаний уровня вод в реке, так как дает одинаковую с севрюгой кривую уловов. Нерест его происходит в конце лета, в августе, в Мингечауре, там же, где нерестится севрюга, и в августе же наблюдаются «покатные» осетры, возвращающиеся в море. Повидимому, он в Куре не зимует. Совершенно иначе протекает ход осетра в реку Урал, где он входит в устье в конце марта, вслед за белугой и шипом, почти одновременно с севрюгой или немного раньше ее. Часть осетров, имеющая вполне зрелые половые продукты, нерестует, повидимому, в низовьях Урала, у Гурьева, где случается ловить осетров с текучей икрой, но большая часть, с еще не созревшими половыми продуктами, поднимается по реке до Уральска или несколько выше него. Путь этот по воздушной линии более 600 км, на самом же деле благодаря извилистости реки еще значительно длиннее; прохождение его занимает у осетров все лето до осени. Ниже Уральска осетры залегают в реке на глубоких местах, в ямах, или, как говорят, «на ятовях», выделяют большое количество слизи и проводят зиму в неподвижном состоянии. С наступлением весны они просыпаются и уже со вполне созревшими половыми продуктами совершают дальнейший подъем по реке на нерестилища. Одно из таких нерестилищ было исследовано Н. А. Бородиным (1889) в

16—17 км выше Уральска, где левый берег Урала состоит из меловых обрывов, а дно покрыто щебнем и камнями. Здесь около 20 апреля набирается много половозрелых осетров и происходит нерест, продолжающийся лишь несколько дней. Возможно, что нерестища осетра встречаются и выше по реке, но под Оренбургом осетров уже нет.

В Волге миграции осетра менее прослежены, но, судя по имеющимся наблюдениям, протекают так же, как в Урале. Осетры входят в дельту Волги после хода севрюги, в начале июня и поднимаются вверх по реке. Где они зимуют в реке, неизвестно, но в апреле по наблюдениям Б. И. Диксона (1909) происходит их нерест в 35 км ниже Саратова, на гряде, где дно покрыто россыпями из камней, глубина около 10 м и сильное течение. Часть осетров идет еще выше по Волге, так как осетры со зрелыми половыми продуктами встречаются и в районе между устьями Камы и Куйбышевым, а также в Каме и в Вятке. Против устья реки Вятки известна яма, в которой осетры залегают на зиму. В прежние времена осетры поднимались гораздо выше по Волге, как это можно видеть, например, из указа царя Алексея Михайловича от 1672 г., вменявшего в обязанность каждому из 50 дворцовых рыбаков в Рыбинске доставлять ежегодно ко двору по 30 осетров. В настоящее время осетры сильно истреблены и редки уже у Ярославля.

В бассейне Черного моря осетр входит во все крупные реки ранней весной, но нерест его происходит не особенно далеко от устьев рек и потому миграции не сопровождаются зимовкой. Так, в реку Рион осетр входит в половине мая и нерестует выше Орпири не ранее июня, в Дон он идет в конце марта и нерестует в ерике Васильеве, ведущем из Аксая в Дон, и в самом Дону у Золотовской станицы, близ устья Донца: с половины мая появляется уже покатной осетр. В Днепре осетр поднимается до порогов и встречается у Киева, но нерест его известен в Днепровском лимане, в Глубокой Пристани, а также в окрестностях Херсона; ход осетра начинается со вскрытием рек и продолжается до половины мая и дольше, нерест происходит в апреле и частью в мае, под Киевом до половины мая,

так что и здесь, можно думать, осетр не остается на зимовку, об этом нет по крайней мере определенных указаний (Берг, 1911). Из всех этих данных можно вывести, что зимовка осетров в реке во время нерестовой миграции происходит, действительно, лишь в случае отдаленности нерестилищ от устья и суровости климатических условий.

Миграции белуги (*Huso huso* L.) и шипа (*Acipenser nudiiventris* Lov.) очень сходны с миграциями осетра, мало изучены, и мы на них будем подробнее останавливаться, так же как и на миграциях сибирских и амурских осетров. Особое положение среди осетров занимает по своему образу жизни стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.) как несомненно бывшая проходная рыба, теперь окончательно порвавшая с морем. Стерлядь широко распространена в реках Черного и Каспийского морей, проникла в исторические времена по каналам в бассейн Ладожского и Онежского озер и в Северную Двину и свойственна также сибирским рекам Оби и Енисею. В Волге стерлядь осенью, в середине сентября, залегает на зимовку в ямы и пребывает в неподвижном, мало деятельном состоянии. Весною, со вскрытием льда стерлядь пробуждается и поднимается вверх по реке в поисках нерестилищ, которые разбросаны по Волге от Шексны до Сарепты. Это обыкновенно места на стрежне реки, с быстрым течением и с дном, усеянным галькой. Время нереста стерляди приурочено к максимальному весеннему разливу реки, — обычно она нерестится в середине и во второй половине мая. Икра не зарывается в грунт дна, а выметывается между мелкими камешками или галькой и развивается в 6—9 дней. После икрометания ослабевшая и похудевшая «покатная» стерлядь сплывает вниз по течению. Таким образом, нерестовая миграция стерляди протекает совершенно так же, как если бы стерлядь пришла с моря и перезимовала «на ятовях». В дельте Волги наблюдается полупроходная стерлядь, — она совершает миграции из северной опресненной части Каспия в дельту, нерестится несколько выше дельты и мальки ее скатываются опять в опресненную часть моря (Берг, 1932). Это обстоятельство, а также широкое распространение стерляди и большая однородность

ее во всех реках (повидимому, она не образует местных форм), заставляют думать, что на самом деле она лишь недавно, вероятно после окончания ледникового периода, перешла к замкнутому пресноводному образу жизни, прежде была такою же проходною рыбою, как и все осетровые.

Наиболее сложную и в то же время совершенную по своей приспособленности миграцию мы наблюдаем у семейства лососевых рыб (*Salmonidae*). В этом семействе нет ни одной морской формы, которая не была бы более или менее тесно связана с пресной водою, точно так же, как и в родственных семействах сиговых (*Coregonidae*) и корюшковых (*Osmeridae*). Лососи — семейство довольно древнее, представители их известны в ископаемом виде из миоценовых отложений Австрии и из плиоцена Северной Америки в Идахо, так что в конце третичной эпохи они имелись уже как в Атлантическом, так и в Тихом океане и были приурочены там к более северным, холодноводным областям. В настоящее время проходные лососевые представлены главным образом двумя родами — *Salmo* и *Oscothynchus*, из которых первый широко распространен в Атлантическом океане и более слабо представлен в Тихом, второй свойствен только Тихому океану, но зато представлен в нем шестью хорошо выраженными и распространенными на обоих берегах видами. Род *Salmo* представлен в Атлантическом океане обыкновенным или благородным лососем (*Salmo salar* L.), который входит во все крупные реки вдоль европейских берегов, начиная от Печоры и до реки Дуэро в Португалии, встречается в Белом море, в Балтийском и в Немецком, а на противоположной стороне океана водится у берегов Северной Америки до мыса Код, а также у юго-западного берега Гренландии и у Исландии. В больших озерах, связанных с морем (например, в Ладожском, в Онежском, в озере Венер в Швеции), он образует реликтовые формы, привязанные к озеру, не выходящие в море и поднимающиеся в реки, которые впадают в данное озеро.

Второй вид лосося в Атлантическом океане — таймень или кумжа (*Salmo trutta* L.) входит почти в те

же реки, как и благородный лосось (не встречается, однако, в реке Печоре) и к рекам более привязан, чем к морю, где он не отходит далеко от берегов. Крупнейшим биологическим отличием таймени является то, что она питается в реках, тогда как лосось во время своего пребывания в пресной воде вовсе не принимает пищи и живет запасами, накопленными в море. Таймень образует много местных форм, — так, в каждом из наших южных морей имеется своя форма таймени: черноморский лосось (*Salmo trutta labrax* Pall.), каспийский лосось (*Salmo trutta caspius* Kessl.), аральский лосось (*Salmo trutta aralensis* Berg), — все они, повидимому, произошли от обыкновенной таймени, которая в течение ледникового периода, вероятно, населяла и Средиземное море, где сейчас отсутствует. Кроме того, таймень и ее подвиды образуют в крупных озерах, подобно лососю, озерные формы (*Salmo trutta lacustris* L.); — они часто называются озерными форелями, держатся в пределах озера и поднимаются для икрометания во впадающие в него реки. Наконец, в верховьях рек и в ручьях таймень образовала формы, живущие исключительно в быстрой, проточной воде, отличающиеся сравнительно малыми размерами и пестрою окраскою, — это многообразные ручьевые форели (*Salmo trutta fario* L.), встречающиеся не только по всей Европе в мелких речках и в ручьях, особенно в горных странах, но и в Алжире, и в Марокко, на Кавказе, в Малой Азии, у Тегерана и в верхнем течении Аму-Дарьи. Ручьевые форели встречаются везде, где имеется или имела ранее таймень, и отсутствуют там, где ее не было, — потому их нет ни в Сибири, ни в Японии, где таймень также отсутствует.

В Тихом океане род *Salmo* представлен двумя видами, из которых один свойствен берегам Америки и давно известен — *Salmo gairdneri* Rich., идущий в реки южной Аляски, Орегона и Колумбии, а другой — *Salmo penshinensis* Pall., входящий в реки западного побережья Камчатки и в реку Пенжину. Судьба этого вида очень своеобразна: он был описан Палласом по данным Стеллера и Крашенинникова в 1811 г., но затем долгое время не попадал в руки ихтиологов и считался не существующим, и лишь в 1930 г. был

вторично открыт и описан А. Н. Державиным. Местные жители и промышленники справедливо называют его «сёмгою», так как действительно он очень близок к обыкновенному лосою. Замечательно, что подобно тому, как в реках, в которые входит атлантический лосось, живут речные форели, выработавшиеся из таймени, так очень похожие на них формы мы встречаем и в реках, посещаемых тихоокеанскими видами лосося. На американском берегу мы находим «rainbow trout» (радужная таймень) американцев (*Salmo irideus* Gilb.), а на Камчатке — микижу (*Salmo mykiss* Walb.). Обе эти рыбы живут исключительно в реках, не спускаются в море и ведут себя, как настоящие форели.

Как было уже упомянуто, кроме рода *Salmo* в Тихом океане мы встречаем представителей рода *Oncorhynchus*, родственного ему, но не тождественного, как думали некоторые ихтиологи, — новейшие исследования показали, что этот род хорошо характеризуется некоторыми остеологическими особенностями. Можно думать, что *Oncorhynchus* род более древний, чем *Salmo*, — он успел уже разбиться на шесть хорошо выраженных видов, несмотря на то, что эти виды не обособлены территориально, а почти все живут вместе и поднимаются в одни и те же реки. Притом все эти виды остались типично проходными, и лишь немногие из них, как мы увидим, образовали, очевидно уже в новейшее время, реликтовые озерные формы, которые можно сравнить с озерными формами атлантического лосося. Широкое распространение видов *Oncorhynchus* в Тихом океане, отсутствие резко выраженных местных форм или подвидов у них, — все это свидетельствует о том, что они здесь древние аборигены и настоящие хозяева. Замечательно, что лишь один из шести видов *Oncorhynchus*, именно сима (*O. masu* Brev.), свойствен только азиатскому побережью и имеет на нем довольно ограниченное распространение, все остальные виды — кета (*O. keta* Walb.), горбуша (*O. gorbuscha* Walb.), чавыча (*O. tshawytscha* Walb.), нерка (*O. nerca* Walb.) кижуч (*O. kisutsch* Walb.) — распространены по обеим сторонам океана и идут в реки Америки и Азии. Чтобы покончить с распространением, можно кстати отметить еще одно интересное обстоя-

ительство, сделавшееся лишь недавно известным: один из представителей тихоокеанских лососей, кета, делает попытку выйти за пределы Тихого океана и распространиться в Ледовитом океане на запад. Недавно было констатировано, что кета заходит не только в устье реки Колымы, но и поднимается в Лену, как это было открыто Борисовым (1928).

Представители рода *Oncorhynchus* обнаруживают более примитивные черты не только своим распространением, но и в своем строении и в образе жизни, в частности — в своих миграциях, почему мы и начнем рассмотрение миграций лососевых не с атлантических лососей, а с тихоокеанских. Среди последних первое место по широте распространения и по экономическому значению занимает кета (*Oncorhynchus keta* Walb.), которая и у нас составляет среди лососевых главную промысловую рыбу, — она поднимается во все более крупные реки нашего тихоокеанского побережья, начиная от корейской границы до Анадыря.

Миграции кеты в море и самые области, в которых она проводит морской период своей жизни, как мы увидим, довольно продолжительный, до сих пор, к сожалению, остаются совершенно неизвестными, — нам более или менее подробно удалось пока выяснить лишь судьбы кеты (так же как и других тихоокеанских лососевых) после входа ее в реку, во время предпринимаемой ею единственной в ее жизни нерестовой миграции. Относительно мест, из которых она приходит в наши реки, существуют две точки зрения: по одной она держится в водах, ближайших к устью реки, и совершает, следовательно, относительно короткие миграции, по другой — она уходит далеко от устья реки и направляется в открытый океан, где откармливается и вырастает, так что для обратного возвращения в реку ей приходится проделать огромный путь. Возможно, конечно, и третье предположение, что в одних случаях ее миграции коротки, в других отдаленны, и это предположение, пожалуй, наиболее вероятно. Сообщаемые В. К. Солдатовым (1912) факты нахождения в желудках летней кеты, пойманной в низовьях Амура, японских крючков, относительно которых удалось установить, что они употребляются для ловли трески и

камбалы на восточном берегу острова Иессо, т. е. в открытом Тихом океане, указывают во всяком случае, что иногда кета совершает весьма длинные миграции, проходя в Охотское море через который-нибудь из Курильских проливов и огибая Сахалин с севера. А. Н. Державин (1933) сообщает о ряде случаев нахождения горбуши и кеты в Японском и Охотском морях с японскими метками, которые удалось расшифровать при содействии проф. Марукава. В 1929 г. Фузанская экспериментальная рыбо-хозяйственная станция выпустила около 200 меченных горбуш в северо-корейских водах в участке между $42^{\circ} 15'$ — $42^{\circ} 00'$ с. ш. и $130^{\circ} 35'$ — $130^{\circ} 10'$ в. д., и из них 11 рыб было поймано вторично в наших водах, главным образом в заливе Петра Великого, в расстоянии нескольких сот километров от места выпуска и спустя 23—47 дней. Три рыбы, однако, проделали более длинный путь: одна из них была поймана в реке Сакмарте и прошла за 33 суток 900 км, делая по 27 км в сутки, другая была поймана в бухте Датта, на расстоянии 1 200 км, третья прошла еще дальше в северную часть Татарского пролива, в залив де Кастри, совершив более чем 1 400 км в 32 суток с рекордной быстротой по 43,7 км в сутки. Еще более значительные миграции совершает, повидимому, кета, судя по опытам меченья Хоккайдской экспериментальной станции. По данным Державина кета № 26, выпущенная станцией 22 июня под $52^{\circ} 46'$ с. ш., $156^{\circ} 03'$ в. д., была поймана вторично 23 июля близ устья реки Большой на Камчатке. Эта рыба, повидимому, замешкалась в пути, так как за 31 день прошла лишь несколько десятков километров. Зато другая кета с меткой № 78, выпущенная 12 июня в Тихом океане под $45^{\circ} 00'$ с. ш. и $148^{\circ} 10'$ в. д. у юго-восточного берега острова Итуруп, была вторично поймана на северном берегу Охотского моря, в Тауйской губе, в реке Оле, более чем в 1 600 км от места выпуска.

О некоторых из результатов этих опытов мечения сообщают японские исследователи Иокояма Сиорай и Каваками Сиро (1932); по их данным кета, помеченная на восточном берегу острова Парамушира (т. е. в открытом океане), проходит через второй Курильский

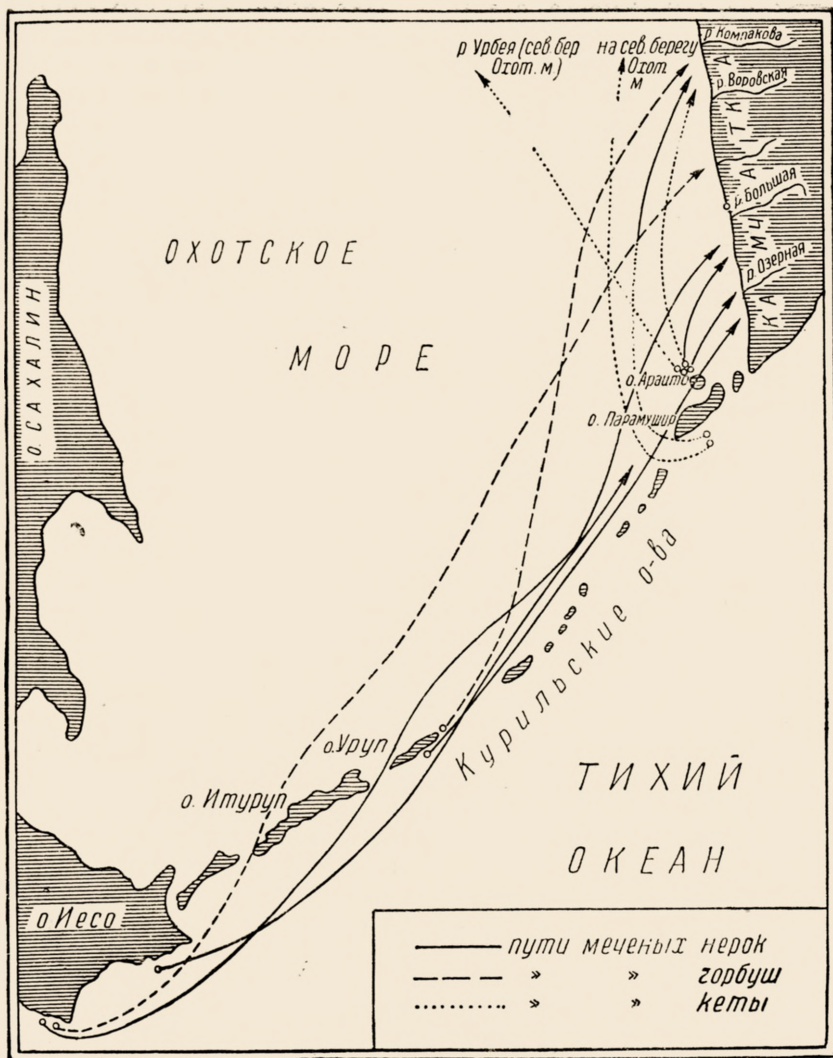


Рис. 50. Миграционные пути меченных лососевых рыб в Охотском море (по Иокояма Сиорай и Каваками Сиро).

пролив и идет в реки западного берега Камчатки (рис. 50). Вместе с тем, вполне возможно, что кета, входящая в реки Приморья, не выходит из Японского моря, хотя прямых доказательств этому мы не имеем. Для решения вопроса о месте пребывания кеты и других лососевых в море необходимо предпринять в широком масштабе опыты мечения, а также постараться биометрическими исследованиями выяснить, не различаются ли между собой группы кеты, входящие в различные реки, и не образуют ли они отдельных рас.

Ход кеты лучше всего изучен на Амуре. Там имеется, собственно говоря, два хода кеты: летний и осенний, причем и сама кета этих двух ходов несколько различается. Летний ход кеты в Амур начинается тотчас за окончанием хода горбуши (см. ниже) в 20-х числах июня, когда кета появляется сперва на промыслах, расположенных в лимане Амура, по его северному материковому берегу. С первых чисел июля (например, 7 июля в 1926 г.) она начинает подходить к Николаевску и идет до половины августа. К устью Амура кета подходит с севера, по северному фарватеру (рис. 51), — при сильном ходе она идет почти по поверхности, так что видны спинные плавники, и рыбы то и дело выпрыгивают из воды. Часть кеты идет вдоль западного берега Сахалина, также по имеющемуся здесь каналу, направляется несколько к югу и оттуда, пересекая отмели и пользуясь руслами, попадает в устье Амура (Солдатов, 1912). Из Японского моря через Татарский пролив и пролив Невельского кета, повидимому, не идет в Амур. Мощностъ хода ее далеко не равномерна, стая идет за стаями с перерывами различной продолжительности, во время которых ход ослабевает или совсем приостанавливается. Промышленники различают даже будто бы в этом ходе три хода, но это далеко не всегда наблюдается.

Быстрота хода кеты вверх по Амuru определяется в 30—35 км (Кузнецов, 1928) и даже в 47 км (Солдатов, 1912) — она зависит, очевидно, от многих причин. Летняя кета идет не слишком далеко вверх по Амuru: по данным Солдатова она поднимается до Верхне-Тамбовского селения в 500 км от устья, по данным Кузнецова (1928) — до реки Горюн. По срав-

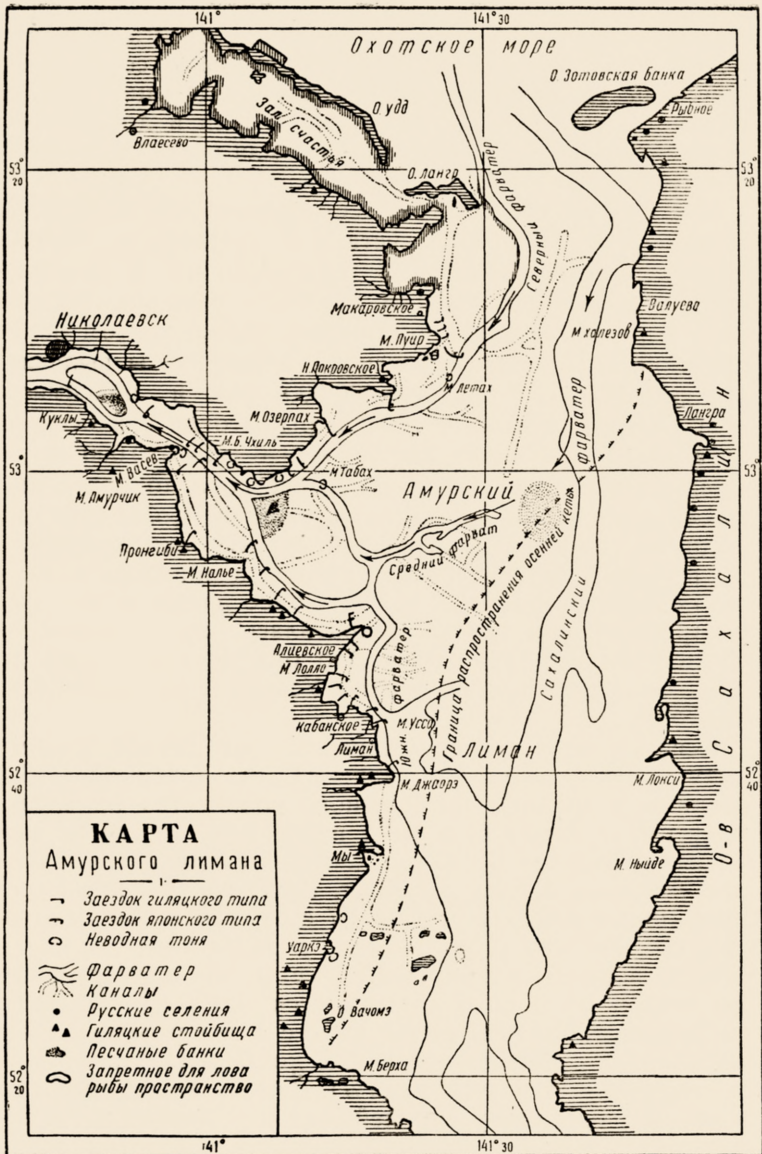


Рис. 51. Ход кеты в Амурском лимане. Направление движения кеты обозначено стрелками (ориг.).

нению с данными прежних исследователей видно, что район хода кеты по Амуру значительно сократился. Для нереста летняя кета избирает впадающие в Амур реки — Хилка, Кенжа, Бешенная, Ульчи и др. — обыкновенно те же, которые избирает для нереста и горбуша (Кузнецов, 1928).

Ход осенней кеты более короток, чем летней: он начинается между 25 августа и 3 сентября и оканчивается 12—20 сентября. В промысловом отношении этот ход является, однако, наиболее важным, так как дает гораздо большее количество рыбы, притом более крупной. По данным Кузнецова летней кеты вылавливается с 1918 г. в среднем 400 000 рыб и максимальные уловы составляют 700 000 рыб, тогда как осенняя кета давала в среднем за 1922—1926 гг. 4 350 000 штук. Осенняя кета охватывает на Амуре гораздо более широкий район, чем летняя: по сведениям Солдатова она поднимается выше Благовещенска до реки Кумары, а по прежним литературным указаниям ловилась даже в реках Аргуни и Ононе. В настоящее время область ее распространения так же сократилась, как и летней, — Кузнецов (1923) указывает, что она доходит лишь до реки Биджан и поднимается в Уссури и ее ближайшие притоки.

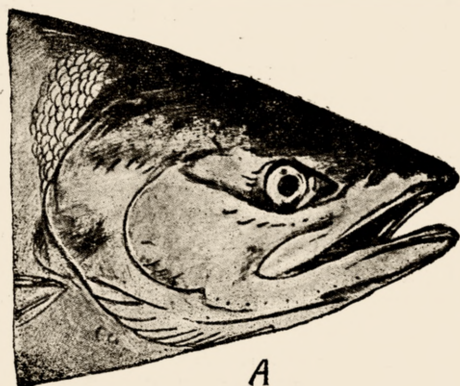
Осенняя кета сильно отличается от летней своими размерами и весом. По данным Е. А. Ловецкой (1934) осенняя, в среднем из большого количества определений, имеет длину 67,5 см и весит 3 967 г., тогда как летняя — 57,9 см и 2 374 г. Самцы ее крупнее и тяжелее самок на 4,4 см и 1 002 г, тогда как у летней они превышают самок всего на 1,7 см и 226 г. До некоторой степени это стоит в связи с возрастом, так как в общем возраст мигрирующей кеты, по определениям по чешуе, от 3 до 6 лет (имеется одно единственное наблюдение 7-летней кеты), вместе с тем у летней кеты преобладают четырехлетки (их до 60,2%), тогда как у осенней — пятилетки (56,2%). Замечательно еще, что в четные годы как у осенней, так и у летней кеты наблюдается преобладание рыб старших возрастов, тогда как в нечетные годы — больший процент более молодых возрастов. Наконец, осенняя кета является более

плодовитой: количество икринок у нее от 1 771 до 5 725 штук, тогда как у летней — от 1 462 до 3 325.

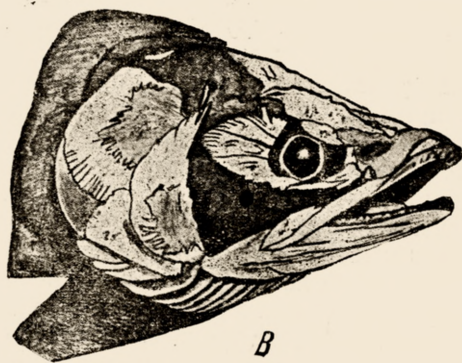
Все эти различия между летней и осенней кетой — различия в области физиологических и биологических признаков — не достаточны, однако, для того, чтобы признать существование двух настоящих отдельных рас кеты, тем более что в области морфологических признаков до сих пор не удалось найти никаких сколько-нибудь значительных различий между летней и осенней кетой. Такие биологически обособленные группы Л. С. Берг (1934) предлагает называть сезонными расами, и осеннюю кету он выделяет в качестве «озимой» расы, давая ей название *Oncorhynchus keta infraspec. biennis*. Она отличается от «яровой» летней тем, что входит в реку позже и с менее развитыми половыми продуктами, поднимается по реке выше, мечет икру позже и кроме того является более крупной и более плодовитой. К сожалению, при современном состоянии вопроса не удастся установить связь существования двух биологических групп кеты с какими-либо внешними причинами — с температурами или с колебаниями уровня реки. Вполне можно было бы себе представить, например, что в результате летнего половодья и сильного подъема вод пресные струи Амура проникают дальше в Охотское море и привлекают в реку кету, держащуюся в более отдаленных районах с более обильным кормом. Это объясняло бы, почему осенняя кета является более крупной, подходит позже и может пройти большее расстояние по реке, — она и в море приспособлена к более отдаленной миграции. Для выяснения этого вопроса было бы, однако, необходимо точно установить распределение в разное время пресных вод Амура в прилегающей к лиману части Охотского моря, а также выяснить мечением, где зимует в море летняя и осенняя кета.

Очень замечательны те изменения, которые претерпевает кета в реке во время своего продвижения вверх по течению на нерестилища. Из моря она входит в лиман красивой стройной рыбой, покрытой серебристой чешуей, с темной зеленоватой или бронзовой спиной. Однако уже через несколько дней после пребывания в пресной или даже солоноватой воде цвет ее на-

чинает меняться, серебристый блеск утрачивается, тело делается сперва грязносерым, а затем темнеет и становится почти черным. По бокам появляются попереч-



A



B

Рис. 52. Голова самца кеты, идущего из моря. *A* — снаружи; *B* — наружные кости черепа (по В. В. Чернавину).

ные светлолиловые полосы, которые потом делаются темнолиловыми и малиноволиловыми; их 6—7, они разделяются яркими черными полосами, а у брюха сливаются в одну сплошную малиновую полосу. Брюхо густочерного цвета. Выше боковой линии имеются мелкие черные пятнышки, расположенные особым узором. Плавники становятся темными и даже полость рта—черной (Чернавин, 1921). Все эти изменения в окраске совершаются постепенно во время подъема по реке к нерестилицам.

Вместе с изменением окраски у кеты после входа ее в пресную воду наступит и ряд глубоких изменений в строении тела, в относительных размерах его частей и особенно в строении черепа и зубов. Тело становится выше и шире с боков, на спине образуется небольшой горб, голова делается больше—особенно вследствие того, что сильно вытягиваются в длину рыло и нижняя челюсть. Конец рыла

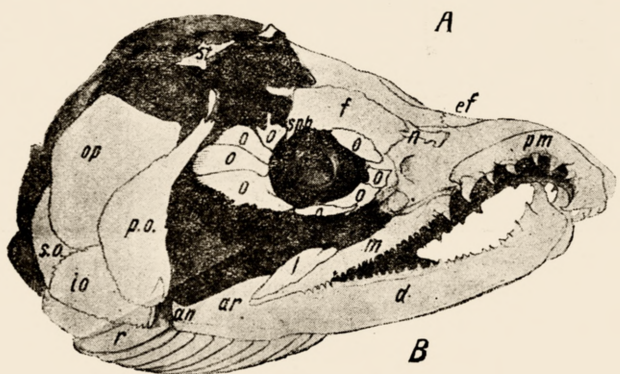


Рис. 53. Голова самца кеты в брачном наряде. А—снаружи; В—наружные кости черепа; *op*, *p. o.*, *s. o.*, *i. o.*—кости жаберной крышки; *o*—окологлазные кости; *f*—лобная кость; *et*—решетчатая кость; *m*—верхнечелюстная кость; *p. m.*—межчелюстная кость; *j.*—надчелюстная кость; *d*, *ar*, *an*—кости нижней челюсти; *r*—лучи жаберной перепонки (по В. В. Чернавину).

загибается крюком вниз в виде клюва, тогда как челюсть на переднем конце загибается вверх (рис. 52, 53). У кеты, приходящей из моря, почти не развиты или развиты лишь в виде небольших зачатков зубы на

челюстях; у кеты во время подъема на нерестилище вырастают огромные зубы на предчелюстных костях, несколько меньшие — на челюстных и такие же большие на зубных костях в нижней челюсти, причем кости эти сами чрезвычайно удлиняются (рис. 53, В). Все эти изменения более сильно сказываются на самцах, чем на самках, — последние не столь резко изменяются, тогда как самцы превращаются в настоящих чудовищ.

Картина хода кеты летней и в особенности осенней бывает нередко очень внушительной. Перед

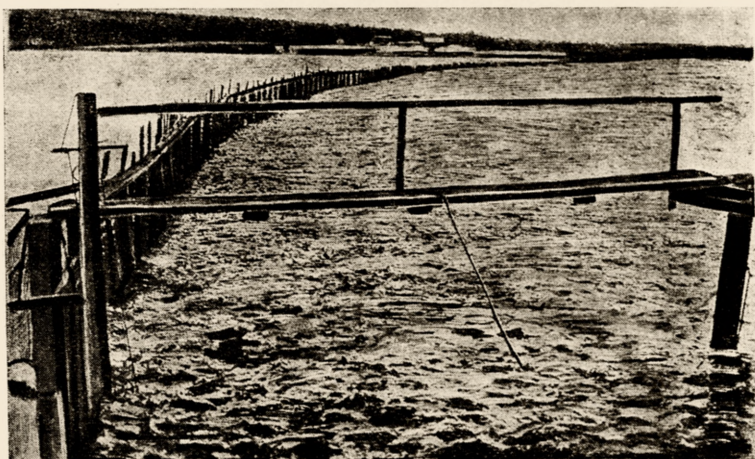


Рис. 54. Кета у заездка во время сильного хода. Вдали виден промысел (по фотографии Галичанина).

началом хода сперва появляются «передовики» — единичные экземпляры рыбы, затем подходят стаи, делающиеся все более и более многочисленными. Иногда они заметны с берега, особенно если движутся по мелкому месту, — спинные плавники рыб выставляются из воды. Когда такая стая подходит к ставному неводу-заездку (рис. 54), от которого тянется длинная загородка к берегу, «рыба останавливается у нее в громадных количествах, и, делая тщетные попытки преодолеть эту преграду, выпрыгивают поминутно из воды, производя такой шум и всплески, что их можно слышать издали. Все пространство у заездка заполняется сплошь рыбой, а все еще приваливают новые

и новые стаи ее... Всюду видны головы, спинные плавники кеты, повсюду вода пенится, как в котле, от массы сталкивающейся между собой и выпрыгивающей из воды рыбы... Простым крючком можно в несколько минут наполнить лодку рыбой. В способе и садке заездка творится что-то невообразимое. Сотни рыб ежеминутно перегоняются из способа в садок, но на смену им являются все новые рыбы... Люди изнемогают от усталости и не успевают вычерпывать рыбу из садка» (Солдатов, 1912).

Продвижение кеты в устье реки из лимана не всегда совершается сразу, — часто рыба задерживается в лимане или в самом устье, как бы привыкая к пресной воде и выжидая, пока произойдут все необходимые изменения в ее организме. В низовьях реки кета предпочитает идти по более глубокому срединному фарватеру, и только часть ее косяков проходит под берегом и становится добычей ставных неводов. Более глубоких мест она придерживается и при дальнейшем ходе по реке. Кета, входящая в Амур, далеко еще не является зрелой. Экземпляры с готовой икрой и молоками представляют редкое исключение: у самцов семенники составляют 0,6—1,2% веса тела, тогда как на нерестилищах их вес соответствует 8—10%.

Кроме этих изменений наружного и внутреннего строения у кеты происходят при подъеме по Амуру и еще более глубокие изменения всего химизма тела, как показывает интересное исследование, проведенное владивостокскими химиками Б. П. Пентеговым, Ю. Н. Ментовым и Е. Ф. Курнаевым (1928). Они поднялись по Амуру в 1927 г. до Хабаровска и оттуда по Уссури до устья реки Хор, следуя за ходом кеты и собирая материалы для химического исследования тех изменений, которые происходят в ее организме. При этом выяснилось, что параллельно с описанными выше внешними изменениями происходят крупные внутренние: увеличивается в 1,2—1,5 раза относительный вес костей и в 1,7—2,4 раза вес кожи за счет веса мышц. Состав мышечной ткани во время подъема совершенно меняется: в ней уменьшается чрезвычайно количество сухого вещества (с 31,35 до 14,27% у самцов и с 33,05 до 15,3% у самок) за счет увеличения воды, почти

исчезает весь жир из мышц (количество его уменьшается с 9,19 до 0,17% у самцов и с 11,28 до 0,49% у самок) и сильно уменьшается количество азотистых веществ (с 21,8 до 13,26% у самцов и с 20,68 до 13,96% у самок). В общем было определено, что от моря до нерестилища, находящегося в 1 200 км, теряется жира самцом 98,72%, самкой — 97,27%, белка — самцом 57,29%, самкой 57,68%, золы — самцом 47,03%, самкой 47,07%, воды — самцом 15,18%, самкой — 20,74%. На основании этого можно сказать, что рыба теряет при этом подъеме более $\frac{3}{4}$ всей своей запасенной энергии (самец — 77,24%, самка — 78,75%).

Все эти глубокие изменения происходят, конечно, прежде всего от того, что рыба во время хода совершенно ничем не питается, существуя исключительно за счет тех запасов, которые накоплены в ее мышцах. За счет этих же запасов совершается и вся та перестройка организма, которая выражается во внешних изменениях. Что же касается той энергии, которую приходится затратить кете для того, чтобы попасть на нерестилище, то по исчислениям названных ученых она очень велика. Кета передвигается по их исчислению со средней скоростью в 47 км в сутки (что совпадает с данными Солдатова), но река течет со средней скоростью в 68 км, так что фактически рыба проходит в сутки 115 км. В результате расход энергии кетой в среднем при ходе по реке в сутки — для самцов 25 810 калорий, для самок 28 390 калорий на каждый килограмм живого веса.

Не подлежит сомнению, что часть тех изменений, которые кета претерпевает при подъеме по реке, является следствием ее голодания и истощения, обусловленного производимыми огромными усилиями. Однако такие изменения, как вырастание клюва, образование зубов и развитие совершенно необычайной окраски, нельзя отнести за счет этой причины и приходится считать связанным с половой деятельностью «брачным нарядом». Взгляды авторов на биологическое значение брачного наряда у рыб и у животных вообще очень различны. Одни, в согласии с теорией полового подбора Дарвина и Уоллеса, продолжают видеть в брачном наряде «украшения» самцов, которыми те

работы, говоря, что «у мальков челюсти ровные и передние зубы не отличаются от остальных».

С нашей точки зрения приходится отказаться от какого-либо биологического объяснения брачного наряда у лососей, пока само явление его образования и роль окружающих условий не будут более подробно изучены. Можно отметить, однако, что физиологически это явление вполне понятно: в устье реки кета вступает с совершенно неразвитыми половыми железами и в короткий срок ее подъема по реке — в срок, который выражается по наблюдениям Пентегова для кеты, идущей в реку Хор, в 19—30 днях, — половые продукты ее должны полностью развиться и созреть. Вполне естественно, что при столь быстром созревании организм рыбы сразу наводняется половыми гормонами, которые должны сильно действовать на все его органы и ткани и вызывать соответствующие изменения. Это подтверждается отчасти тем обстоятельством, что горбуша, которая совершает еще гораздо более короткие миграции, чем кета, и в более короткий срок должна довести свои половые продукты до зрелости, претерпевает значительно более сильные изменения под влиянием еще более интенсивного действия половых гормонов.

С этой точки зрения, быть может, Баррет-Гамильтон ближе всех подходит к правильной оценке данного явления: если и нельзя говорить о «патологическом характере» наблюдаемых изменений, то во всяком случае они свидетельствуют о плохой отрегулированности химизма тела, о недостаточном еще совершенстве миграционных приспособлений.

Места нереста кеты находятся в притоках Амура, большею частью в верховьях их, но иногда и не далеко от места впадения в Амур, они притом не постоянны и изменяются с года на год, в зависимости от стояния уровня воды и других причин. Чаще всего нерестилища располагаются в местах, где глубина незначительна — 40—120 см, грунт галечный и на дне имеются ключи, дающие чистую воду. Кета появляется на этих местах небольшими стаями, во вполне развитом брачном наряде. Рыбы с недоразвитыми брачными изменениями и с не вполне зрелыми половыми продук-



Рис. 56. Мертвая горбуша („снѣнка“) на берегах протоки реки Мухиной, на западном берегу Камчатки, в августе 1934 г. (по фотографии К. И. Панина).

тами отстаиваются по дороге, пока не созреют. Самка, окруженная несколькими самцами или сопровождаемая одним самцом, отыскивает место, пригодное для кладки икры, и расчищает найденную площадь от ила и травы, ложась на дно, судорожно изгибаясь и поднимая со дна облако мути. В редких случаях этим делом занимается самец. Затем самка приступает к рытью ямы овальной или яйцевидной формы, что делает также ударами хвоста и изгибанием всего тела; яма эта бывает очень больших размеров, например в 2,5 м длины и 1,5 м ширины и глубиною с высоту тела рыбы (рис. 55). Когда яма вырыта, начинается самый процесс

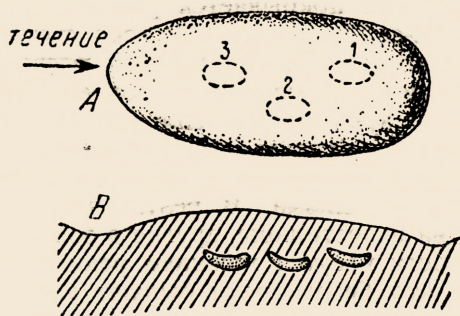


Рис. 55. Расположение гнезд с икрой кеты в бугре. А— в плане; В— в разрезе (по И. И. Кузнецову).

нереста: самка, стоя в яме, выпускает порциями икру, а самец, находящийся бок о бок с ней, выпускает молоки. Тело той и другой рыбы при этом подергивается судорогой. Другие самцы пытаются принять участие в нересте, но энергично отгоняются главным, который бросается на них и хватает своей зубастой пастью за хвост и за жировой плавник, не нанося впрочем сильных поранений. Икра откладывается кучками или «гнездами» овальной формы и забрасывается опять галькой с помощью ударов хвоста. Когда устроено три гнезда в яме, самка набрасывает сверху бугор овальной формы (рис. 55, В) и затем в течение нескольких дней стережет бугор, стараясь прогнать других самок, собирающихся вырыть яму на месте ее бугра. Весь про-

цесс закладки икры осенней кетой продолжается от одного до семи дней, а жизнь самки после того 9—14 дней, затем она погибает от истощения. Обыкновенно в бугре бывает три гнезда, и каждое содержит от одной до полуторы тысячи икринок, так что если сравнить эти цифры со средней плодовитостью кеты, то оказывается, что некоторое количество икры (около 14%) погибает при нересте (уносится течением, поедается мальмой), кроме того при раскапывании гнезд обнаруживается, что в среднем около 4,8% икры являются мертвыми (Кузнецов, 1928).

За время нереста и икрометания, отчасти и в предшествующий период, кета претерпевает дальнейшие превращения: она покрывается ранами, язвами, обрастает грибок-сапролегнией. Окраска светлеет, все тело как бы ссыхается и уплощается, плавники избиваются, горб самцов уменьшается, рот еще менее может закрываться и зубы торчат сильнее. Все эти изменения, несомненно, связаны с состоянием полного голодания, крайнего истощения и чрезвычайного напряжения всех сил организма. В результате масса рыбы гибнет уже на нерестилище, другие в состоянии полной расслабленности несутся течением реки и погибают по дороге, так что берега реки бывают усеяны трупами, и лишь очень незначительная часть доходит до устья Амура, но и здесь по всей вероятности гибнет и становится жертвою хищников. До сих пор нет ни одного указания на то, чтобы рыба претерпевала обратные превращения, чтобы выросшие кости черепа рассасывались и череп принимал нормальную форму. В настоящее время можно считать почти окончательно установленным наблюдениями как у нас, так и в американских водах, что кета и другие представители рода *Oncorhynchus* размножаются лишь раз в своей жизни и после икрометания погибают. В этом отношении они являются, однако, не единственным примером среди рыб: нам известно, что так же гибнет после икрометания и не возвращается в море сельдь черноспинка (см. стр. 168) и, как увидим далее, — угорь.

Нерест кеты по наблюдениям Солдатова в нижнем течении Амура продолжается с начала августа по конец ноября, причем последние экземпляры летней кеты

сходятся с первыми осенней на нерестилище и различить их можно только по более крупным размерам осенней. Развитие икры продолжается всю осень и зиму, так что при раскапывании гнезд кеты в апреле в них находятся мальки частью с не всосавшимся еще желточным пузырем, частью уже готовые к выходу. По наблюдениям Кузнецова первые мальки в Георгиевских ключах появляются в начале апреля; сперва они держатся на нерестилище, потом собираются в большие стаи и уплывают вниз по течению, примерно в 20-х числах апреля, когда по реке еще несутся остатки льда. В местах со слабым течением или с застойной водой мальки останавливаются, держатся некоторое время и кормятся насекомыми, так что очень быстро растут: они выходят из икры длиной в 21,5 мм, в конце апреля достигают 36 мм, а в конце мая встречаются уже мальки в 59 мм. По пути они терпят большой урон от хищных рыб, которые живут главным образом икрой лососевых и мальками,—таковы мальмы, ленки, хариусы и голяны. Мальки в 50—60 мм длиной представляют собою рыбок, уже вполне похожих на взрослую кету: они покрыты серебристой чешуей, с темной зеленоватой спиной и темными пятнами на боках тела, сохранившимися с более ранних стадий. В этом возрасте, в июне или в июле, мальки покидают пресные воды Амура и входят в солоноватоводный лиман, где, повидимому, держатся до следующего года, вырастая до 112—160 мм длины и превращаясь в «годовичков» с серебристой чешуей и 8—9 темносиними овальными пятнами по боковой линии. К сожалению, этот период жизни кеты, равно как и дальнейшее ее пребывание в море в течение 2—5 лет пока совершенно не исследованы и нам неизвестны.

Жизнь и миграции кеты в других реках—в Приморье, на Камчатке, на Сахалине и в американских реках, поскольку она выяснена, мало отличается от жизни амурской кеты. На восточном берегу Сахалина, в заливе Терпения, ход кеты в реку Поронай, по рассказам промысловиков, бывает также летний и осенний,—первый начинается в июне и постепенно затухает в июле, второй начинается в августе. Однако там ловят только летнюю кету и по окончании лова все

промысла закрываются, так что мне в устье Пороная в 1901 г. удалось познакомиться тоже лишь с летним ходом кеты. На Камчатке по данным Кузнецова в реке Большой не наблюдается перерыва между ходами кеты, но жители отличают в начале хода более мелкую кету, которую они называют «монако», и под конец хода кету самую крупную, называющуюся «застойной». По сведениям Ф. В. Крогиус, В. С. Бооль и А. С. Бараненковой (1934) в Усть-Камчатске, на Панкаре, а также на реках Озерной, Явиной, Кошегочик, Голыгиной и Опале, наблюдается летний и осенний ход кеты, к сожалению, более подробные сведения об этих ходах отсутствуют. В североамериканских реках ход кеты, повидимому, сплошной, без перерыва, и поведение ее в этих реках мало отличается от поведения амурской кеты.

Жизнь и миграции других тихоокеанских лососевых из рода *Oncorhynchus* в общих чертах очень похожи на таковые амурской кеты, почему мы не будем с такою же подробностью останавливаться на каждом виде в отдельности, а отметим лишь некоторые особенности, которыми они между собой отличаются.

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha* Wallb.) всюду сопровождает кету и входит как в Амур, так и в реки Приморья, Сахалина, Камчатки, Чукотского края и побережья Северной Америки. По размерам это самый маленький из тихоокеанских лососей, — длина амурской горбуши по данным Солдатова от 32 до 64 см, а вес — 450—3 194 г, но тем не менее благодаря своей многочисленности горбуша имеет большое промысловое значение как у нас, так и в Америке. Жизнь горбуши в море так же мало известна нам, как и жизнь кеты, миграции же ее в реки отличаются значительно меньшей протяженностью, — она по преимуществу избирает более короткие реки и в больших реках поднимается не высоко. В Амуре, например, горбуша идет лишь до Зеленого Бора и изредка доходит до Нижне-Тамбовского, расстояние до которого по Амуру от устья составляет около 400 км. Ход горбуши вместе с тем обыкновенно продолжается не долго: в Амуре он начинается в начале июня и заканчивается в июле, у устья реки Большой на Камчатке, по наблю-

днем Правдина длится с 20—23 июля по 8—9 августа.

В мало затронутых промыслом реках ход горбуши и до настоящего времени представляет собою совершенно исключительное по грандиозности зрелище. Вот как описывает это явление И. Ф. Правдин (1928): «вход горбуши в реку Большую (на Камчатке) начался 20—21 июля... С 25 июля горбуша в значительном количестве поднялась уже до 13-й версты, и здесь начался промысловый лов ее, а с 28 июля начался мыссовый ход горбуши. У рыбалок 13 и 15-й версты рыбы было столько, что можно было ловить ее, сколько позволяли силы промыслов: в невод за один раз его заметывания попадает больше 20 000 рыб. Малочисленная, в 15 человек, артель рыбаков за день без особого труда могла бы выловить небольшим, саженой в 50—60, неводом более 200 000 штук горбуши, но промысел не успевал производить уборку рыбы. С каждым следующим днем ход горбуши увеличивался. Река у берега на косах в буквальном смысле кипела, в тихую погоду шум от идущей и плещущей рыбы слышен более чем на 100 сажен, а 30 июля утром против 13-й версты на реке Большой можно было наблюдать поразительное зрелище. При солнечной и тихой погоде, когда поверхность речной волны лишь изредка и чуть-чуть изменяла свою зеркальную гладь, от игры стремительных потоков, сталкивающихся и крутящихся около речных отмелей, со середины реки, с подводного бугра между двух речных фарватеров разнесся и долетел до берега, до рыбалок 13 и 15-й версты, необыкновенный шум, отчасти похожий на шум кипящей и плещущейся в огромном котле воды. Население названных рыбалок устремилось на берег, и здесь все долго любовались, как огромнейший косяк рыбы с сильным шумом и с непрерывными выпрыгиваниями отдельных рыб шел вверх по реке, словно новая река ворвалась в Большую и, преодолев ее течение, стремилась прорваться все дальше и дальше, все выше и выше... Полоса шумящей рыбы тянулась не менее как на одну версту и имела ширину не менее 50 сажен, так что без преувеличения можно считать, что в этом косяке был не один миллион рыб, которые таким образом, совершенно мино-

вав все речные рыбалки, беспрепятственно направлялись вверх... Такая эффектная картина больше не повторялась, но по реке горбуша еще долго шла совершенно сплошным руном. С утра до вечера в продолжение двух недель повсюду заметны были поднимающиеся над поверхностью воды и снова медленно опускающиеся горбатые спины самцов горбуши и серебристые брюшки самок, высоко выпрыгивающих над водой. Этот непрерывный танец рыб в реке не прекращался и по ночам; особенно энергично рыба играла 1, 2 и 3 августа, а затем, ничуть не убывая в количестве, горбуша постепенно становилась все спокойней и дви-

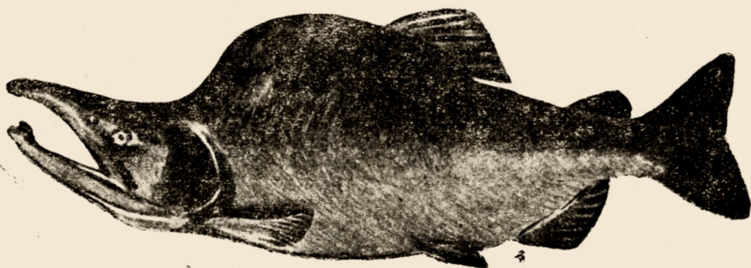


Рис. 57. Горбуша-самец в брачном наряде (по П. Ю. Шмидту).

жения ее делались все более и более медленными и вялыми»... Не менее грандиозный характер в данном случае имела и гибель горбуши после нереста: «со второй половины августа начался ход кижуча, а ход горбуши с каждым днем ослабевал. 19 августа в реке горбуши было уже мало, но в протоках — огромное количество. Много сплывает мертвой горбуши, также много и мертвой горбуши на дне реки, а около устьев рукавов р. Большой на береговых отмелях во время отлива — сплошные поля мертвых горбуш, которыми лакомятся бесчисленные стаи птиц» (рис. 56). Такие картины хода лососевых отмечались первыми путешественниками по Камчатке и по Амурскому краю как явление, общее для всех рек, но сейчас сохранились уже далеко не везде, лишь на реках, менее затронутых промыслом. Массовый ход горбуши в протоке р. Ких-

чик на западном берегу Камчатки представлен на фотографии, помещенной перед заглавным листом.

Одной из биологических особенностей горбуши является чрезвычайное развитие у нее брачного наряда, особенно у самцов (рис. 57). Высота тела увеличивается в полтора-два раза, длина головы благодаря огромному клювообразному рылу увеличивается тоже не менее как в полтора раза, на спине обособляется огромный горб, в сильно разросшихся челюстях появляются большие изогнутые зубы. Окраска горбуши в реке становится сперва серой, затем коричневой, часто с красноватым оттенком. Самки изменяются менее зна-

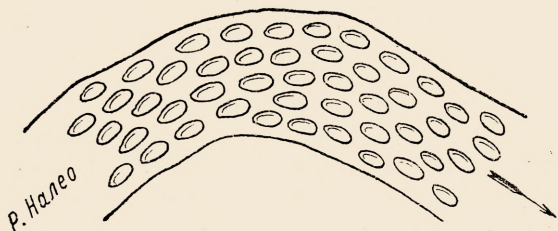


Рис. 58. Расположение ям, сделанных горбушей в начале нереста на дне реки Налео в 1924 г. (по И. И. Кузнецову).

чительно, но также темнеют, становятся коричнево-красными, с желтыми и темными пятнами.

Поведение горбуши на нерестилищах в общем мало чем отличается от поведения кеты, но при массовости хода ее представляет нередко также картину, не лишенную внушительности, как например явствует из следующего описания И. И. Кузнецова: «в начале нереста горбуши (на р. Налео на Амуре), когда все удобные плесы занимаются рыбою одновременно, речное дно, вместо прежнего ровного, становится волнообразным, с правильным чередованием бугров и ям, сделанных как бы по особому заказу, на одинаковом расстоянии друг от друга (рис. 58). В каждой яме заметно по несколько самцов, представляющих собою на желтом фоне дна реки темную колышашую массу, среди которой иногда трудно бывает различить самку. Характерно, что каждая группа нерестующих рыб знает свою яму, и вновь пришедшие стараются занять места,

еще не занятые другими рыбами. Впрочем бывали случаи, что к яме пыталась подойти другая самка с сопровождающей ее свитой самцов, но обыкновенно на нее устремлялась с разинутым ртом первая самка и отгоняла ее от своей ямы. Все ямы при взгляде на них сверху представляются почти совершенно одинаковой длины и овально-яйцевидной формы, обращенные острыми концами против течения, а тупыми закругленными книзу... Всплеск и шум нерестующих рыб раздается всюду. То тут, то там судорожно извиваются самки, становясь головою против течения, взметывая и сдвигая хвостом гальку сверху или с боков ямы по направлению к центру гнезда. Почти вслед за порывистыми всплескиваниями самки главный самец регулярно опускается вплотную на дно гнезда и, расправляя перпендикулярно телу плавники, конвульсивно вздрагивает, очевидно поливая лежащую на дне икру своими молоками... Момент опускания главного самца на дно гнезда стараются использовать стоящие на некотором расстоянии второстепенные самцы. Они подходят ближе к самке, но ревнивый главный самец быстро поднимается снизу и устремляется на них с широко раскрытой пастью, заставляя уходить их на прежние позиции. Не всегда, впрочем, второстепенные самцы покорно отступают на задний план. Некоторые из них, чувствуя очевидно свою силу, вступают в драку с главным самцом. Они хватают друг друга за бока, за хвостовой и спинной плавники и за хвостовый стебель у жирового плавника. При этом иногда главный самец, сильно сжимая челюсти, долго треплет своего противника, стараясь его утомить и обратить в бегство. Их продолжительной борьбой пользуются остальные самцы, — они наперебой лезут к самке в гнездо, соперничая друг с другом. Нерест горбуши продолжается, в общем, круглые сутки, причем особенно интенсивно протекает ночью, когда характерные всплескивания рыбы значительно усиливаются. Днем нерест время от времени прерывается. По неизвестным причинам самка вдруг покидает гнездо и уходит куда-то вниз, а за ней уходят также все или часть самцов, откуда не возвращаются довольно продолжительное время».

Из биологических особенностей горбуши, которыми она отличается от других своих родичей, надо отметить еще ее большую скороспелость: вся горбуша, входящая в реку, имеет не более 2 лет от роду. Мальки после вылупления ранней весной из икры длиной в 34—36 мм быстро скатываются к устью и там, по наблюдениям американских ихтиологов (Chamberlaine, 1907), чрезвычайно быстро, в 3 месяца, вырастают до размеров 12 см и в таком возрасте уходят в море. Там горбуша живет всего полтора года и успевает за это время достигнуть половозрелости. Двухлетний возраст ее определяется по чешуе и по периодичности ее появления. Эта периодичность представляет собою также замечательную особенность горбуши, далеко не вполне еще разгаданную. Сильные ходы горбуши повторяются регулярно, с большою правильностью, через год, перемежаясь с уловами очень незначительными, притом в различных областях большие уловы бывают или в четные, или нечетные годы. В реки Приморья горбуша идет в большом количестве в нечетные годы и в очень малом числе посещает их в четные, тогда как в Амуре, как раз наоборот: максимальные уловы горбуши бывают в четные годы, а в нечетные годы уловы незначительны. Еще удивительнее, что на Камчатке на западном берегу, т. е. из Охотского моря, горбуша идет в большом количестве в четные годы, так же как на Амуре, тогда как на восточном берегу она поднимается в реки из Тихого океана и Берингова моря большими скоплениями в нечетные годы, как в Приморье. На Амуре объясняют это явление переловом или, может быть, какую-нибудь катастрофической гибелью икры или молоди горбуши в один из нечетных годов. Именно в 1913 г. в Николаевском районе был колоссальный улов горбуши в 7 468 794 штук, тогда как в следующий нечетный год, в 1915 г., когда пришло поколение горбуши, вышедшее из икры 1913 г., улов упал до 488 709 штук, а в 1923 г. он составлял уже всего лишь 20 322 штуки (Навозов-Лавров, 1927). Насколько значительно различие уловов горбуши в четные и нечетные годы,

можно видеть из следующих цифр уловов ее в районе Охотского моря в тысячах штук:

1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933
66 075	105 659	53 851	834 879	180 579	1 116 257	359 100

Действительно ли мы имеем здесь дело с результатами перелова, пока сказать трудно, хотя, конечно, это наиболее простое объяснение. Несколько осложняется дело тем, что по последним наблюдениям Н. В. Дубровской (1934) оказывается, что горбуша Японского моря в нечетные годы крупнее: самцы превышают на 38 мм, а самки на 30 мм в среднем таковых четного года, вес самцов больше на 400 г, а самок — на 300 г. Горбуша нечетных лет растет, следовательно, быстрее горбуши четных, тогда как следовало бы ожидать как раз обратного, так как горбуша четных лет, более малочисленная, должна была бы встречать меньше конкуренции на местах откорма. Вопрос этот нуждается еще в дальнейшем изучении и представляет, несомненно, огромный не только научный, но и практический интерес.

Нерка или красная (*Oncorhynchus nerca* Walb.) принадлежит к лососевым, встречающимся у нас только на Камчатке, но зато широко распространенным по американскому побережью — от Калифорнии до устья Юкона. Надо думать, что родина нерки, а также чавычи и кижуча, именно там, в восточной части Северного Тихого океана, и на Камчатку эти лососевые распространились в более поздние времена.

По своему образу жизни нерка в общем походит на кету и, повидимому, также способна к отдаленным морским миграциям, как показали опыты мечения, предпринятые в довольно широком масштабе американскими исследователями (Gilbert, 1924; Gilbert a. Willis, 1926). Эти опыты показали, что нерка может в море делать до 500 км и путешествовать со скоростью 60 км в сутки. Точно так же опыты мечения, предпринятые Июкояма Сиорай и Каваками Сиро (1932), о которых мы уже говорили выше, показали, что нерка, меченная у восточного берега о. Иессо, может проходить вдоль всей Курильской гряды, входить в Охот-

скбѣ морѣ и подниматься в камчатскіе рѣки, Большую и Явину (см. рис. 50).

Из рек нерка преимущественно выбирает такие, которые оканчиваются озером, и нерест ее часто совершается в озерах, особенно если в них имеются ключи. Миграции ее по рекам, особенно в Северной Америке, нередко отличаются большою протяженностью. Так, в реке Колумбии нерка совершает путешествие до



Рис. 59. Прыжок горбуши через водопад на реке Литник (Аляска) (по Мозеру).

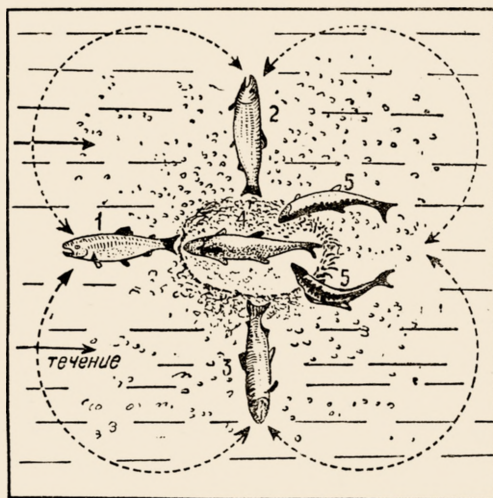
1 800 км, а в реке Юкон — даже до 3 600 км, причем скорость ее хода вверх по реке определяется в 30—40 км в день. Особенностью американских рек является также изобилие в верхнем течении порогов и водопадов, которые составляют серьезное препятствие при передвижении лососевой рыбы вверх по реке (рис. 59). Уард (Ward, 1910) свидетельствует, что водопады до 1 м высоты легко перепрыгиваются неркой. Перед таким препятствием она обыкновенно отдыхает некоторое время и набирается сил в каком-нибудь месте с более спокойным течением, затем быстро устремляется к водопаду, выбирая далеко не всегда самое

низкое его место, — наоборот, часто прыгает в самой высокой его части, так как там находит более глубокую воду. При прыжке она дает сильный толчок в воде, вылетает на воздух с совершенно вытянутым телом и приложенными к нему плавниками. Длина и высота этих прыжков очень различна, но по мнению Уарда «в них обнаруживается отсутствие определенности и точности расчета усилий», так как часто рыба ошибается в высоте прыжка или в его длине и оказывается на камнях впереди водопада или ударяется о камни головой так, что в оглушенном состоянии падает в воду и относится течением. Поведение нерки в американских реках во время нереста и икрометания, повидимому, ничем не отличается от поведения амурской кеты. Мальки покидают реки там в более позднем возрасте, достигнув размеров 45—98 мм, причем часто значительная часть их, даже до 90%, остается на зимовку в озерах и скатывается в море лишь на следующий год. Это связано, вероятно, с большой продолжительностью пути, который им приходится проделать с нерестилищ.

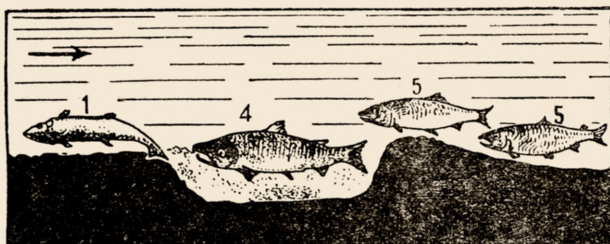
В наших водах миграции нерки хорошо изучены Е. М. Крохиным и Ф. В. Крогиус (1934) на реке Озерной и на Курильском озере, на западном берегу Камчатки. Нерка идет там в большом количестве летом. При этом, замечательным образом, уловы в реке Озерной дают ясные колебания, соответственно с четными и нечетными годами: подобно горбуше, и нерка идет в четные годы в гораздо большем количестве, чем в нечетные, — это делает вопрос об этих колебаниях еще более загадочным. Главные места нереста нерки находятся как в самом озере, так и в расположенных около него ключах (рис. 60). Вскрытие гнезд с икрой показало, что в ключах икра подвержена большей смертности: около 40% ее погибает, главным образом, из-за скученности и из-за того, что вновь приходящие самки разрывают ранее устроенные гнезда. В самом озере условия кладки лучше, так как места там больше, и потому гибель икры менее значительна — около 25%.

По сравнению с горбушей нерка является гораздо менее скороспелой: в стаях, входящих в реку, преобладают четырехлетки, но встречаются и пяти-, и шести-

летки. Замечательной биологической особенностью нерки является ее склонность приспособляться к жизни в пресной воде: уже в нормальных



A



B

Гис. 60. Постройка гнезда и икрометание нерки. А—сверху: 1, 2, 3 — положения самки при вскапывания грунта; 4— главный самец; 5— второстепенные самцы; В—то же в разрезе (по И. И. Кузнецову).

обстоятельствах по наблюдениям у нас на Камчатке 80% мальков, вышедших из икры, проводят весь первый год своей жизни в пресной воде, а 12% мальков живут в устье реки даже два года. В американских ре-

ках также лишь часть мальков уходит в море в тот же год, достигая длины 45—98 мм, тогда как 90% остается в озерах до следующей весны, питается там планктоном и уходит из них, когда достигнет 12,5—20 см длины. Помимо этого замечательно, что в американских реках почти всюду, где встречается нерка, попадает и так называемая «маленькая нерка» (little red fish), которую индейцы называют «коко», — это карликовые экземпляры нерки весом в 0,33—1 кг. Относительно части их известно, что они совсем не спускаются в море, а живут постоянно в озерах Орегона, Идахо, Вашингтона и Британской Колумбии, превращаясь в настоящих пресноводных рыб. Такая же карликовая нерка была мной открыта в Кроноцком озере у нас на Камчатке.

Наконец, в американских водах наблюдались неоднократно еще недоразвитые самцы, которые, пробыв короткое время в море, возвращаются в реку и, не принимая полностью брачного наряда, могут развивать половые продукты и участвовать в нересте. По наблюдениям американских исследователей среди них в небольшом количестве имеются и самки. У нас таких мелких самцов нерки пока никто не наблюдал.

Таким образом, на нерке мы можем познакомиться с процессом образования чисто пресноводных форм из проходной рыбы. Можно только пожалеть, что до сих пор этот интересный процесс у нее не подвергся достаточно подробному изучению.

Кижуч (*Oncorhynchus kisutsch* Wallb.), распространенный, подобно нерке, у нас на Камчатке и в восточной части Северного Тихого океана, у берегов Америки, от Пюджет-Соунда до Аляски, сравнительно мало изучен, так как в промысловом отношении и количественно, и качественно имеет второстепенное значение (на Камчатке он составляет от 1 до 2% всего улова лососевых) но, поскольку мы с ним знакомы, немногим отличается от других своих сородичей. Главная его особенность состоит в очень позднем ходе: он последним из лососевых поднимается в реки и нерест его совершается нередко зимою, с ноября по январь в незамерзающих ключах. По американским наблюдениям он не совершает длинных миграций в реках и

поднимается, например, в реке Колумбия не более как на 380 км. У нас, однако, в реке Камчатке кижуч поднимается до Милькова, отстоящего от устья не менее 600 км. Нахождение его зимой в ключах является очень ценным для камчадалов, так как для них это единственная возможность иметь зимой свежую лососевую рыбу. Нерест кижуча в озере около Ушков наблюдался от 17 до 20 января, а в притоках реки Камчатки продолжается иногда до конца февраля и даже до середины марта (Кузнецов, 1928).

В море кижуч, повидимому, не предпринимает длинных миграций, так как по наблюдениям американских исследователей держится вблизи от берегов и нередко ловится вне времени своего хода на удочку или в ставные сети. В этом отношении он походит на чавычу.

Ч а в ы ч а (*Oncorhynchus tshawytscha* Walb.) — наиболее крупный и наиболее ценный по своим вкусовым качествам тихоокеанский лосось, получивший недаром у американцев название «королевского» (king salmon). Чавыча в среднем весит 8—10 кг, но иногда достигает и 45 кг и за нежный вкус своего светлорозового мяса особенно ценится консервными заводами. По своему распространению она на американском берегу заходит на юг дальше всех других представителей рода *Oncorhynchus*, так как встречается южнее Сан-Франциско на 580 км; на север она поднимается до устья Юкона и даже единичными экземплярами доходит до мыса Барроу. У нас она в сравнительно небольшом количестве идет в более крупные реки Камчатки и в еще меньшем числе поднимается в Анадырь. В общем улове лососевых на Камчатке чавыча составляет всего лишь 0,3—0,6%. В силу этого у нас чавыча мало изучена, тогда как американскими учеными ее биология довольно хорошо выяснена.

Миграции чавычи в море несмотря на ее размеры и силу, повидимому, не особенно отдаленны: она не отходит далеко от устья и держится вблизи берегов и даже в заливах, — так, в Пюджет-Соунде и в заливе Монтрей она круглый год ловится на удочку и в ставные сети в расстоянии 9—22 км от берега. В реки она входит раньше всех своих сородичей, весной, причем избирает преимущественно реки более крупные, бегу-

щие с гор; главные реки, в которые она идет: Колумбия, Фрэзер, Сакраменто, Юкон. В некоторых реках наблюдается весенний и осенний ход чавычи, в других — ход непрерывен с некоторыми подъемами, а в южных реках наблюдается даже зимний ход в декабре.

Миграции чавычи в реке замечательны по своему протяжению — в этом отношении она превосходит всех остальных лососей и даже, пожалуй, всех остальных проходных рыб. В реке Юконе чавыча входит в устье на 4—7-м году жизни в мае—июне, а в августе—сентябре стаи ее поднимаются еще в верхнем течении реки на расстоянии 3 600 км от устья и затем встречаются на нерестилищах у озера Беннета и у Карибу-Кроссинг на расстоянии 4 000 км (Cobb, 1910). В реке Колумбии она поднимается до озер в верховьях — также не менее 1 500 км. При этом быстрота движения чавычи вверх по реке, судя по опытам меченья, не особенно велика, — она составляет от 13,7 до 18 км в день, так что путешествие по реке продолжается несколько месяцев. Все препятствия, в виде стремнин, порогов и водопадов, сильная рыба легко преодолевает и приходит на нерестилища в брачном наряде, не так сильно ее изменяющем, как у других тихоокеанских лососей, еще полной сил.

Период нереста чавычи в верховьях рек растягивается иногда на несколько месяцев и происходит, например, в реке Сакраменто, с июля по декабрь, когда нерестятся рыбы осеннего хода. Самый процесс нереста ничем не отличается от других лососей, но выходящей из икры молоди предстоит совершить огромный обратный путь: как только у мальков всосется желточный пузырь, они отправляются в путь, пlying вниз по течению, хвостом вперед, и делая в сутки 18—20 км. Путешествие это длится 4—5 месяцев, и в реке Сакраменто мальки появляются с декабря по апрель у устья, достигнув за время пути длины тела в 45—70 мм. Во многих реках, однако, приходится встречать одновременно во время спуска мальков двух величин, — это доказывает, что не все мальки данного года направляются вниз по реке. Часть их остается, как у нерки, в пресной воде верховьев и растет здесь в течение

одного или даже двух лет. Вырастающие в верховьях до 10—14 см длины самцы могут становиться преждевременно половозрелыми и даже принимать участие в нересте. Самки, однако, никогда не достигают половой зрелости и спускаются в море. Преждевременное развитие самцов известно у чавычи и в другой форме, — именно из моря поднимаются вместе с нормальными

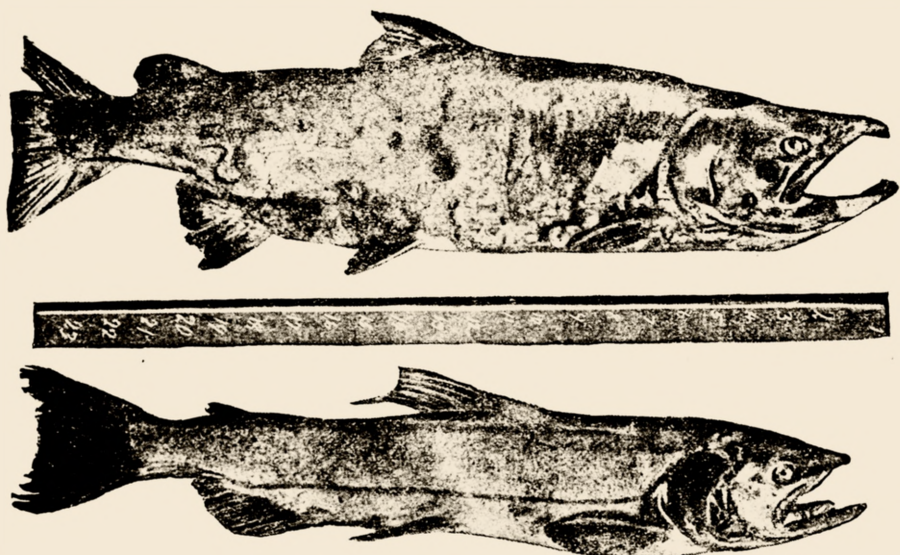


Рис. 61. Самец чавычи на нерестилище. Сверху нормальный самец, внизу мелкий молодой самец «grilse». Для масштаба снят стержень длиной в 24 дюйма (по Рёттеру).

самцами мелкие самцы на стадии, соответствующей «grilse» атлантического лосося, длиной в 22—90 см и весом в 0,25—8 кг (рис. 61). Вместе с ними в меньшем количестве иногда появляются мелкие самки. К сожалению, это интересное явление пока еще мало исследовано.

Поведение чавычи в реке и на нерестилищах ничем не отличается от других тихоокеанских лососей, и подобно всем им по окончании нереста и икрометания вся рыба гибнет или тут же на нерестилище или, ска-

тываясь вниз по течению в обессиленном состоянии, погибает в пути.

Подводя итоги тому, что выше было сказано о биологии пяти тихоокеанских лососей (о шестом из них — симе — можно сказать пока лишь, что по своему образу жизни он очень похож на горбушу), мы видим, что картина миграции их довольно однообразна. Все они проводят большую часть своей жизни в море — от полутора до 4—5 лет, затем поднимаются в реки на нерестилища, находящиеся на более или менее далеком расстоянии от устья, и там, после происходящего по одному шаблону нереста и икрометания, погибают. Мальки их или скатываются в море или задерживаются в пресной и солоноватой воде один-два года, причем у некоторых видов (нерка, чавыча) делаются как бы первые попытки перейти к пресноводной жизни (реликтовые формы и дополнительные карликовые самцы). Это однообразие жизни и миграций всех представителей рода *Oncorhynchus* указывает на то, что хотя они и разделились, повидимому, уже давно, но произошли и выработали свой образ жизни все в одной области и при более или менее одинаковых условиях. Судя по современному их распространению, можно думать, что этой областью была восточная часть северного Тихого океана, откуда они распространились и на запад, поскольку позволили обстоятельства. Два более холодостойкие вида, кета и горбуша, смогли проникнуть в Охотское и Японское моря, тогда как более теплолюбивые (чавыча, нерка и кижуч) остановились на Камчатке, где для них условия существования все же, видимо, тяжелее, чем у берегов Америки. К условиям возникновения миграций тихоокеанских лососей мы вернемся еще ниже, когда познакомимся с атлантическими.

В Атлантическом океане основной и главной формой лососей является обыкновенный лосось, называемый у нас на севере семгой (*Salmo salar* L.), — он, как мы уже говорили, широко распространен вдоль берегов Европы и Северной Америки, от устья реки Кары в Карском море до р. Дуеро в Португалии и от Гренландии до мыса Код. На всем этом обширном про-

странстве он не образует сколько-нибудь резко различающихся морфологически местных форм, и даже в Балтийском море лосося отличаются от атлантических только размерами. Беломорская сёмга, считавшаяся ранее особым подвидом — *Salmo salar brevipes* Smitt, — по новейшим исследованиям (Берг, 1936) оказалась ничем не отличающейся от основной формы. Лосось идет во все крупные реки европейского и американского побережья в указанных пределах, а равно и в большое количество малых рек. Он избирает для входа в них самые различные времена года, идет то как бы одним ходом, то образует ряд отдельных ходов, состоящих из особых различных категорий, — вообще говоря, картина его миграций здесь является гораздо более запутанной и сложной, чем на Тихом океане.

Миграции лосося в море пока сравнительно мало изучены. Его молодь на стадии «smolt» (у нас — «серебристая пестрятка») выходит из устья реки в море и там пропадает. Лишь редко удается ловить молодых лососей 15—50 см длины в расстоянии 10—20 км от берега или добывать их тралом вместе с сельдями и макрелями в еще большем расстоянии от берега. Лосось — хищная рыба, и пищей его в море служат главным образом песчанки, шпроты, сельди, молодь трески и макрели, равно как и самые различные ракообразные. В погоне за ними он в более взрослом состоянии иногда подходит к берегам и, например, у берегов северной Шотландии на песчаном грунте круглый год ловится удочкой, наживленной песчанкой, или ставными сетями. Точно так же и в Балтийском море у острова Борнгольма его во все времена года ловят на удочку, ставными и плавными сетями в расстоянии до 20 км от берега. Иногда лосось добывается тралом и с более значительных глубин, например, у Доггер-Банка. Многие полагают, что лосося держатся против устья той реки, из которой вышли, на глубинах, не удаляясь от нее более как на 100 км. С другой стороны, существует ряд доказательств, что лосося в море совершают отдаленные путешествия. Так, давно уже известно, что у берегов Финляндии нередко ловятся лосося, в желудке или в теле которых находят рыболовные крючки, употребляемые для ловли в Бельтах, у островов Рюгена и Борн-

гольма и у берегов Померании. Опыты мечения, предпринятые Трибомом, Генкингом и др. в Балтийском море, показали, что выметавший икру лосось, вернувшийся в море, обыкновенно в течение 1—5 месяцев находится на расстоянии не более 1—31 км от устья реки; иногда, впрочем, лососи совершают и огромные путешествия, — так, отмечен случай прохождения лососем в 132 дня 1 300 км. Доказано также мечением, что лососи, покинувшие реки Финляндии и восточного побережья Швеции, находят для себя наилучшие места откорма в западной и южной части Балтийского моря у берегов Германии. Балтийское море в этом отношении представляется как бы совершенно изолированным бассейном (Scheuring, 1929). Опыты мечения, проведенные в Шотландии, показывают, что лососи иногда уходят на 15—150 км от берега и ловятся на глубине 115—120 м, а в некоторых случаях удаляются и на 300—450 км, преимущественно направляясь на север. Лососи, меченные в реках Норвегии, иногда ловились в расстоянии 200 км и притом не в той реке, из которой они вышли. Быстрота передвижения лосося в море по опытам мечения определяется от 270 км в 31 день до 450 км в 8 дней. В недавнее время у нас отмечен замечательный случай миграции лосося в море: 1 августа 1935 г. на Белом море, в реке Выг, в 6 километрах выше ее устья, была поймана сёмга весом в 9,1 кг, с норвежской меткой у основания спинного плавника. По наведенным справкам оказалось, что она была помечена 10 июня 1935 г. у западного берега Норвегии, под 64° с. ш., в Титран на острове Фрейя. Эта сёмга проделала, таким образом, путешествие более чем в 2 500 км в течение около 50 дней (Берг, 1936). На наш взгляд, правда, нельзя быть уверенным в том, что она, действительно, из реки Выг ходила кормиться к берегам Норвегии и вернулась в свою реку для нереста. Мы приводили выше случай (стр. 171), как икраяная самка севрюги, помеченная в низовьях Куры, очевидно, под влиянием испуга и раздражения меткою, не только вышла обратно в море, но и прошла на север в 25 дней более 600 км и была поймана в Аграханском заливе. В данном случае вполне можно предположить, что норвежская сёмга совершила свое отдаленное путеше-

ствие по такой же точно причине, — на это намекает и чрезвычайная поспешность ее хода. Во всяком случае для лосося эта дистанция в 2500 км является пока рекордной.

Насколько благоприятны условия существования лосося в море, показывает его быстрый рост там и увеличение веса. По данным Даля (Dahl, 1911) норвежские лососи вырастают в море за первый год своей морской жизни с 15—20 см до 55—58 см и достигают веса 2 кг, за второй год они достигают 73—81 см и 6 кг, за третий год — 90—100 см и 11 кг. Приблизительно такие же цифры даются и другими исследователями. Что касается времени, необходимого лососю для того, чтобы подготовиться к нерестовой миграции в реку, то продолжительность его очень различна. Почти в каждой реке мы встречаем среди поднимающихся в нее в разное время года лососей рыб самых различных размеров и возрастов. Еще Мишером (Miescher, 1878) были отмечены среди рейнских лососей три основные группы:

1) небольшие лососи, длиной в 40—75 см и весом в 2—4 кг, называемые у нас «тиндою», в Англии — «grilse», в Германии — «Jakobs-Lachse» и «Bartholomaeus-Lachse», во Франции — «castillons», «madelaineaux»; опытами мечения установлено, что они побыли в море один год;

2) мелкие летние лососи длиной в 75—100 см и весом в 6—10 кг, пробывшие в море 2—4 года;

3) крупные зимние и крупные летние лососи, длиной в 100—135 см и весом в 12—25 кг. К ним относятся лососи, пробывшие 3—6 лет в море, а также вторично входящие в реку для нереста.

Как ни сложна картина хода лосося в реках Западной Европы, но если сопоставить все имеющиеся данные, сведенные Шейрингом, все же можно подметить некоторые закономерности. Прежде всего общая картина хода различна в реках с небольшим протяжением и в реках крупных, причем в первых условия проще. Например, в реках Норвегии, впадающих в Атлантический океан, наблюдается лишь летний ход лосося, в июне — июле, причем входят почти одновременно как молодые, пробывшие один год в море лососи («grilse»),

Так и летние лососи, 2—3-летнего пребывания в море, весом в 4—6 кг. Зимние лососи весом в 8—11 кг входят несколько позднее лишь в некоторые (вероятно более крупные) реки и будто бы вовсе отсутствуют в северных реках Норвегии (их отсутствие там удивительно, принимая во внимание те условия в реках нашего севера, о которых говорится ниже). В относитель-



Рис. 62. Чешуя лосося на стадии „grilse“, пробывшего два года мальком в реке и один год в море (по Мензису).

но небольших также реках Англии, Шотландии и Ирландии картина хода лосося несколько сложнее, так как в некоторых реках ход наблюдается почти круглый год, в других он начинается только летом или осенью. В Шотландии, где лосось наилучше изучен, Мензис (Menzies, 1931) различает три основные группы: 1) «grilse» в 2—3 кг, пробывшие лишь один год в море, что отмечено на их чешуе (рис. 62), и имеющие ряд других признаков, свидетельствующих об их молодом возрасте; 2) «весенние» лососи (spring salmon), яв-

ляющиеся в сущности зимними и содержащие рыб трех размеров, и, очевидно, трех возрастов: малые весенние в 2,5—5 кг, провели два года в море, весенние средней величины (7,5—10 кг) — пробывли там 3 зимы (рис. 63), тогда как самые крупные (15—20 кг) провели не менее четырех лет в море; весенние лососи входят в реку в феврале, марте или апреле, а нерест их происходит не раньше октября или ноября; 3) «летние» лососи (summer salmon), начало хода которых в апреле и мае, когда идут весенние; сперва они встречаются в меньшинстве, но под конец преобладают над весенними; они также трех возрастов — пробывшие 2, 3 и 4 года в море, и по размерам сперва лишь немного превосходят

весенних, но к концу лета, когда появляется все больше и больше летних рыб старшего возраста, они оказываются значительно крупнее. Летние лососи идут на нерестилища осенью того же года.

Лососи Балтийского моря, представляющие собою замкнутое в этом бассейне население, дают довольно

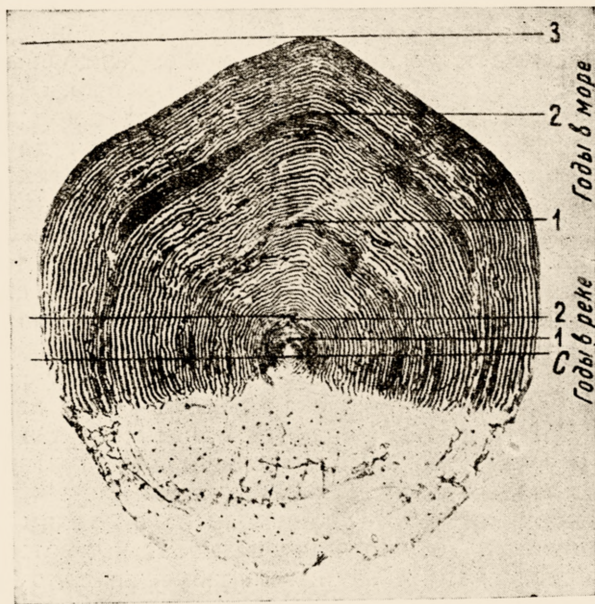


Рис. 63. Чешуя лосося, пробывшего два года мальком в реке и три года в море. Видно 2 узких кольца около центра чешуи и 3 широких снаружи (третье начинает образовываться) (по Мензису).

однообразную картину хода в реки: во всех реках, впадающих в Ботнический и Финский заливы, наблюдается главным образом летний ход, приуроченный к июню—июлю, иногда захватывающий август, причем в нем принимают участие как более крупные лососи, так и молодые «grilse»; последние составляют иногда от 10 до 50%. Совершенно иначе, повидимому, происходит ход лососей в Висле, — здесь максимальный ход (до 90% всего улова) приурочивается к осени и зиме

и происходит с октября по декабрь. Около Кракова лососи появляются в феврале—марте, а в верховьях Вислы и Дунайца — в мае и июне. Кроме крупных четырехлетних экземпляров в 79—96 см длины, среди лососей Вислы также имеется большой процент мелких «grilse» в 1—2 кг.

Гораздо сложнее происходит дело в таких крупных реках, протяжением около 1 000 км, как Эльба и Рейн. В Эльбе по данным Фрича (Fritsch, 1893) различают три отдельные хода лососей: в конце декабря или в январе начинается зимний ход крупных рыб, большей частью самок, в 10—15 кг; максимума этот ход достигает в феврале—марте. Лососи поднимаются до среднего течения реки, там на определенных местах останавливаются и дожидаются, пока пройдет лед и наступит весеннее половодье, чтобы тронуться дальше. В верховьях Эльбы и Молдавы они оказываются только в июне и июле и идут на нерестилища в октябре. Второй ход начинается в апреле—мае, причем из моря поднимаются в реку лососи меньших размеров, в 4—6 кг веса и с менее блестящей серебристой чешуей; они в конце мая или в июне оказываются уже в верхнем течении Эльбы, где дожидаются осени и идут в октябре на нерест. Наконец, в июне наступает третий ход мелких молодых лососей «Bartholomeus-Lachse», соответствующих «grilse», — количество их по годам сильно различается. То, что Фрич называет четвертым ходом, наблюдаемым в Чехии в ноябре, на самом деле представляет собою продолжение первого и второго хода, так как во время него рыбы, остановившиеся в разных частях реки, подтягиваются к верховьям для нереста. Среди них имеются и крупные рыбы с недоразвитыми половыми железами, — это авангард зимнего хода, лососи, которые будут нереститься лишь в следующем году.

Приблизительно таква же картина хода лососей в Рейне. Здесь также в ноябре входят в устье крупные рыбы, в 1 м и более длиной, весом в 12—25 кг, с серебристой чешуей и слабо развитыми, почти зачаточными половыми продуктами. В прежние времена эти «рождественские» лососи ловились уже в конце декабря в среднем течении Рейна, но теперь они туда в декабре

Доходят лишь в редких случаях, так как их вылавливают ниже. С марта по май, после ледохода, они встречаются, однако, в Рейне, очевидно, перезимовав в реке. В мае в Рейн входят крупные летние, а в июне — мелкие летние лососи, последние в 85 см длины и в 7,5 кг максимального веса. Те и другие продолжают идти в июле и августе. Наконец в начале июля к ним присоединяются в большем или меньшем количестве мелкие «Jakobs-Lachse», соответствующие «grilse»; они длиной в 54—64 см, весом 2—4 кг, и среди них примерно 87% самцов. Эти мелкие лососи, равно как и летние лососи, сравнительно быстро поднимаются к верхнему течению Рейна, тогда как зимние идут медленно и доходят до верховьев только через год после входа.

В реки Франции по наблюдениям Руля (Roule, 1920) точно так же поздней осенью и зимой входят крупные лососи, преимущественно самки, которые размножаются лишь через год, а весной (в феврале — марте) и летом (в июне—июле) поднимаются летние лососи, которые идут на нерест в ту же осень. В середине июля входят в Луару «madelaineaux», соответствующие «grilse» и состоящие почти исключительно из самцов, — они продолжают идти в августе и сентябре. Главное преобладание по численности и здесь обнаруживают «летние» лососи, длиной в 59—78 см, и возрастом в 4 года, из которых 2 года они провели в море.

На противоположном берегу Атлантического океана, у берегов Северной Америки, миграции лососей мало исследованы, но, судя по имеющимся данным, имеют сходство с тем, что мы видим у берегов Норвегии. Главным ходом лососей в реках Канады и Соединенных штатов являются летний, с мая по июль; осенний отмечен лишь в одной реке Дени. Размеры рыб сильно различаются в разных реках, так, например, в реке Мирримак средний вес от 4 до 5,9 кг, тогда как в реке Коннектикут входят лососи в 20—42 кг. В июле и августе и здесь появляются мелкие лососи «grilse», и в некоторых реках их в 3—10 раз больше, чем крупных лососей.

Таким образом, мы в основном имеем в Атлантическом океане одну общую схему хода лососей: в северных и более коротких реках все ходы сжимаются на

краткий период в 3—4 летних месяца и при этом зимний ход часто выпадает или является слабо выраженным, а в реках с большим протяжением и находящихся в более благоприятных условиях, ходы лосося оказываются более раздельными, растягиваются и распределяются на все четыре времени года. В этих реках всегда имеется осенний или зимний ход лосося, сопровождающийся зимовкой в реке, ход, продолжающийся около года, во время которого созревают половые продукты, совершенно незрелые в момент входа в реку. Вполне естественно, что такой ход не может иметь места в короткой реке, — в реки с небольшим протяжением, как мы видели, вступают лосося с почти готовыми или иногда совершенно готовыми (в реках Тэй и Твид) половыми продуктами. Но в чем же, спрашивается, сущность этих различных ходов и образующих их групп лососей? Прежде чем перейти к рассмотрению этого вопроса, нам необходимо познакомиться с условиями миграций лосося в наших северных водах.

На основании обстоятельных исследований, предпринятых в 1930—1933 гг. Всесоюзным институтом озерного и речного рыбного хозяйства и подытоженных Л. С. Бергом (1936), мы имеем в настоящее время довольно полную картину жизни и миграций нашей северной сёмги, населяющей воды Мурманского берега, Белого моря и побережья Карского моря вплоть до реки Кары.

Осенью, с середины или с конца августа, вплоть до замерзания, в наши северные реки идет осенняя сёмга, крупная, красивая рыба с серебристой чешуей, в 5—20 кг весом, отличающаяся чрезвычайно слабым развитием половых продуктов: молоки самцов представляют собой часто тонкие красные ленты, и вес их бывает равен 0,05 % веса тела. Разгар хода в разных реках происходит в разное время — в сентябре, в октябре или в ноябре, и часто этот ход доставляет более 50 % общего вылова в реке за год. Входя в реку, осенняя сёмга поднимается по ней вверх пока река не замерзнет, и затем зимует подо льдом до весны, чтобы отправиться в дальнейший путь после ледохода. На нерестилище эти рыбы приходят, однако, лишь на следующую осень.

Среди осенней сёмги, которая обычно крупных размеров, в некоторых реках (Сояне, Варзуге, Поное), попадает в большем или меньшем количестве мелкая сёмга, длиной в 50—60 см и весом в 1,2—2,0 кг. Она называется местными жителями листопадкой и замечательно, что состоит часто на 90% из самок. В некоторых случаях в составе осенней сёмги бывает до 67% листопадок. По чешуе она провела 2 или 3 года в море. Очень похожая на листопадку сёмга небольшой величины, также состоящая преимущественно из самок, была найдена в реке Варзуге весной в середине мая.

Весной сейчас же после ледохода, с середины или с конца мая, в наши северные реки начинает подниматься сёмга, которую рыбаки называют заледкой. Это крупные рыбы, преимущественно самки, с очень слабо развитой икрой.

Несколько позднее, в начале июня или в середине его, начинает подниматься закройка — тоже крупная сёмга и также главным образом самки, но с более или менее развитыми половыми продуктами, прошедшие не менее двух зим в море. Разгар хода закройки во второй половине июня, отдельные же особи попадают в июле и даже в августе.

С середины июля, иногда ранее, иногда позже, начинается итти в реки летняя сёмга или межень, и ход ее продолжается до половины или до конца августа. Это крупная рыба с хорошо развитыми половыми продуктами. Возраст ее определяется пребыванием в море в течение 2—3 лет и более. Часто преобладают самцы.

Наконец, одновременно с меженью идет тинда, соответствующая английским «grilse», — это мелкие самцы, в 45—53 см длиной и 1—2 кг весом, пробывшие всего один год в море, но имеющие сильно развитые половые железы, подготовленные для скорого нереста. Бывают среди них и самки, но редко. Разгар хода тинды приходится на середину августа, но единичные особи встречаются и в сентябре. Ходом тинды годовой круг миграций лосося в реку замыкается.

Исследованиями установлено, что весенние ходы заледки и частично закройки представляют собою по

существованию продолжение осеннего хода сёмги. Ход этот прерывается замерзанием реки, и рыба ожидает весны около устья или в самом устье. В реке Кеми осенняя сёмга зимует в нижнем течении, в 32 км от устья. В других случаях возможно, что она зимует в самом устье, но это остается незамеченным, так как промысла там зимой нет.

Таким образом, осенняя сёмга, листопадка, заледка и отчасти закройка—все это, повидимому, один осенний ход, соответствующий осеннему и зимнему ходу в Рейне, в Эльбе, в Висле и в других реках Западной Европы, где такой ход имеется. В Шотландии весенний лосось, без сомнения, соответствует нашей заледке и закройке. У нас благодаря суровым климатическим условиям осенне-зимний ход оказывается разорванным, причем часть рыбы зимует в реке, другая, запоздавшая, зимует в устье.

Что касается хода межени, то он представляет собой летний ход и как и на западе, сопровождается ходом тинды. Межень и тинда не зимуют в реке, а направляются осенью прямо из моря в реку на нерестилища, — иначе говоря, их нерест происходит в тот же год, когда они вошли в реку.

Мы видим здесь, таким образом, два резко различающихся типа нерестовой миграции лосося, и если припомним то, что говорилось о миграциях его в водах Западной Европы, то должны будем признать, что и там эти два типа в большинстве случаев представлены, иногда лишь затемняясь тем, что зимние лососи кажутся «весенними», как это наблюдается в Шотландии. Л. С. Берг (1935) очень удачно назвал одних лососей «озимыми», других — «яровыми». Первые, подобно озимым хлебам, как будто нуждаются в периоде покоя, вызванного низкими температурами, для того, чтобы их половые продукты созрели, — они проводят зиму в реке в бездеятельном состоянии и лишь затем весной поднимаются выше и оказываются способными к размножению; вторые — приходят уже из моря с почти созревшими половыми продуктами и без задержки в реке направляются на нерестилища. Если исходить из рассмотрения только формы нерестовой миграции, то миграцию «яровых» лососей можно наз-

вать непрерывной, а миграцию «озимых» — прерванной периодом покоя в реке, или в некоторых случаях, может быть, в устье реки.

Что же собой представляют эти две группы лососей, столь определенно различающиеся между собой своим миграционным инстинктом? Л. С. Берг подробно рассматривает этот вопрос и находит, что, во всяком случае, это не возрастные группы, разделяемые по времени вхождения их в реки, как думают некоторые исследователи. В состав осенней сёмги входят те же возрастные группы, как и в состав летней. Вместе с тем не доказано, чтобы летние лососи могли превращаться в осенних, и, конечно, совсем уже невероятно обратное превращение, так как осенние крупнее летних. Скорее можно думать, что мы имеем здесь дело с наследственными группами рыб, с настоящими сезонными расами. В этом отношении очень убедителен эксперимент, проделанный, правда, не над атлантическим лососем, а над тихоокеанской чавычей американскими исследователями Ричем и Гольмсом (Rich a. Holmes, 1929). Чавыча входит в реку Колумбию в качестве весенней формы, которая соответствует «озимому» лососю, и в качестве летней, соответствующей «яровому», причем та и другая форма нерестятся в разных притоках реки. Исследователи брали икру из «весенних» притоков и переносили ее в «летний» приток, вышедших мальков метили и предоставляли им уходить в море. Мальки возвращались в приток, из которого вышли, в качестве взрослых весенних рыб.

Окончательно этот вопрос и по отношению к атлантическому лососю может быть разрешен лишь опытами мечения. Резюмируя, Л. С. Берг находит, что если не считать, что яровой и озимый лососи—особые расы, то единственное приемлемое предположение будет, что у одних особей в море половые продукты развиваются по типу яровых, у других— по типу озимых. В этом случае пришлось бы, однако, допустить гибридизацию ярового и озимого лосося и расщепление признаков у гибридов, а на наш взгляд есть много примеров, что скрещивание этих двух форм предотвращается. Так, летняя и осенняя кета мечут икру в разных притоках Амура, точно так же, как это делает и ча-

выча, о чем мы только что упоминали. У атлантического лосося это не доказано, но не установлено твердо и случаев гибридизации. Нам кажется наиболее вероятным, что «яровая» и «озимая» группы лосося наследственны, и попытку объяснить их возникновение мы сделаем в дальнейшем изложении.

Нам предстоит теперь рассмотреть судьбу лососей после прихода их на нерестилище и миграцию молоди в море. В этом случае мы можем, однако, не делать территориальных различий, так как во всех европейских реках дело происходит более или менее одинаково.

Лососи приходят на нерестилища сильно измененными, в брачном наряде. Изменения эти, постепенно приобретаемые со времени входа в пресную воду, в общем сходны с таковыми тихоокеанских лососей, но менее значительны. Тело становится у самца выше и шире, голова увеличивается, верхняя и нижняя челюсти удлиняются и нижняя загибается в крюк, входящий в углубление верхней; на челюстях вырастают крупные зубы. Окраска темнеет, серебристый блеск чешуи утрачивается, появляются полосы и пятна, красные и золотисто-желтые, в виде зигзагообразных полос по бокам, плавники становятся черными с оранжевыми каймами. Самка меняется и по строению и по окраске менее самца, но в том же направлении. Мелкие самцы — «тинда» или «grilse» — приобретают сходные изменения, как и у крупных, но слабее выраженные.

Местами нереста лососей служат речки и ручьи в верховьях, с чистой прозрачной и холодной водой, с быстрым, но не слишком бурным течением и с песчано-галечным грунтом. Уровень воды на них иногда столь низок, что спинные плавники лососей выставляются наружу. По описанию Фритча (Fritsch, 1893) самцы лосося появляются первыми на нерестилище, до прихода самок. Между ними начинаются бои за обладание нерестилищем, и более слабые изгоняются. Когда появляется самка, то прежде всего она начинает делать нерестовую яму, очищая дно от ила и выбрасывая песок назад и в стороны. Яма эта достигает 2 м в длину и 1 м в ширину; глубина ее обычно невелика, но бы-

ваит и до 0,5 м; иногда самка использует естественные углубления дна. Самый процесс нереста Фритч описывает следующим образом: «самка ложится в яму, упирая голову в камень на краю ее. К ней в вечерние часы или рано утром подплывает самец и останавливается, держа голову около ее полового отверстия. Как только, раздраженная присутствием самца, самка выпускает немного икры, он устремляется вперед, задевая ее своим боком, и выпускает молоки. Затем он останавливается примерно на 1 м расстоянии впереди самки и постепенно выпускает струю молока на икру, которая теперь целым потоком бежит из самки; последняя в то же время боковыми движениями хвоста забрасывает икру песком и галькой». Дождь, подъем воды или повышение ее температуры приостанавливают нерест, иногда надолго, самка с тем же самцом остается на нерестилище, все остальные самцы оттуда ожесточенно прогоняются. Когда условия улучшаются, вода станет опять прозрачной, нерест продолжается. Иногда, но в редких случаях, он заканчивается в одну ночь, чаще растягивается на более или менее продолжительный срок.

Время нереста в разных реках различно, причем на юге он происходит позже, чем на севере, — так, в Эльбе нерест начинается в октябре и заканчивается в середине декабря, тогда как в наших северных реках он происходит с половины сентября до половины октября.

После нереста самка вскоре оставляет нерестилище и направляется в более глубокие места реки, самцы же еще некоторое время держатся около нерестовой ямы. В дальнейшем значительная их часть погибает на нерестилище или ниже по течению, — они сплывают в сильно истощенном и избитом состоянии, израненные и с растрепанными плавниками. Более старые из них все погибают, остальные обессиленные спускаются вниз по течению в море. Этот обратный спуск по новейшим наблюдениям происходит довольно медленно, иногда длится месяцами, причем задерживаются в реке главным образом старые самцы и самки, молодые «grilse» торопятся скорее вернуться в море. Особенно задерживаются в низовьях самки, которые не смогли осво-

бодиться от всей или от части икры, — они получают опять серебристую чешую и только через несколько месяцев входят в море. В большинстве случаев при спуске, так же как и при подъеме, лососи не питаются вовсе и желудок их пуст, но при продолжительной задержке в реке иногда наблюдается, что они питаются поденками и хватают лососевую молодь и разных мелких рыбок.

В прежние времена думали, что лосось входит в реку для икрометания чуть не ежегодно и размножается



Рис. 64. Чешуя лосося с двумя нерестовыми марками, в виде светлых рубцов, свидетельствующими о двукратном нересте (по Мензису).

много раз в своей жизни. Более тщательные исследования недавнего времени, основанные на изучении чешуи, показали, что это не так, — большая часть лососей мечет икру только раз в жизни, так как либо при спуске в море погибает естественной смертью, либо гибнет в результате промысла. На чешуе лососей удастся прочесть не только возраст рыбы и время пребывания ее в море и в пресной воде (так как кольца того и другого периода сильно различаются), но и количество икрометаний: во время пребывания рыбы

в реке и на нерестилище края чешуи обтираются и частично рассасываются из-за голодания, так что при дальнейшем росте чешуи получается хорошо заметная под микроскопом нерестовая марка (рис. 64). При просмотре большого количества чешуи рыбы, поднимающейся в реку, удается установить процентное содержание особей, пришедших в реку во второй раз. Исследования в этом направлении показали, что количество таких рыб невелико в тех реках, где сильно развит промысел. В реках Англии и Шотландии по Мензису таких рыб от 1,7 до 5,0%, в реках Норвегии—от 2 до 10%, в Рейне по Билеру также не более 10%. Однако в наших северных реках, менее подвергающихся облову, относительное количество рыб, поднимающихся в реку вторично, гораздо больше — в реке Поное—25%, в р. Пинеге—22,6% самцов и 15,4% самок, в р. Мезени—21,7% среди летней семги и 20,4% среди осенней (Л. С. Берг, 1936). Чаще всего поднимаются вторично в реку мелкие самцы «grillse», которые иногда отправляются вторично в путь уже через несколько месяцев пребывания в море, причем появляются в реке в качестве летних лососей. Весенние лососи вторично входят в реку тоже всегда в качестве весенних, что может служить еще одним доказательством унаследования их «озимого» характера. Среди вторично входящих в реку лососей значительно преобладают самки над самцами, так как последние в реке после нереста вообще в гораздо большем количестве погибают. Мензис среди обширного материала вторично нерестившихся рыб Шотландии нашел лишь несколько самцов, притом все они до первого нереста оставались в море 3 года и между первым и вторым—столько же. Из 6 741 просмотренных рыб из реки Спи (Sprey) только 0,2% имели по 2 нерестовых марки, а из 8 313 рыб из реки Ди (Dee) последние имелись лишь у 0,1%. Во всей этой большой коллекции не было ни одной рыбы с тремя нерестовыми марками. Станным образом, однако, в реке Эдд (Add) не только наблюдался большой процент рыб, входивших вторично в реку, а именно 6,5% от всего числа рыб, но и имелось 2,9% рыб с тремя нерестовыми марками. Наконец, в той же реке Эдд была поймана покатная самка с че-

тырьмя нерестовыми марками, бывшая, следовательно, на нересте пятый раз, — ей было 8 лет, и в течение 5 лет подряд она ежегодно поднималась в реку. Вторая такая же самка была добыта в реке Кокон и, наконец, третья самка с 4 нерестовыми марками известна из Лок-Мэри (Loch Maree), но она значительно старше и представляет собою даже наиболее старую самку ло-



Рис. 65. Чешуя 13-летнего лосося из реки Моиси в восточной Канаде с четырьмя нерестовыми марками (по Мензису).

сося, известную из рек Шотландии, — ей 13 лет. Еще одна рыба с 4 нерестовыми марками известна из реки Моиси в восточной Канаде (рис. 65). Среди наших северных лососей пока найдены особи лишь с 2 нерестовыми марками, поднимавшиеся в реку на третий нерест; таких рыб в реке Поное было найдено среди 192 особей, обладавших нерестовыми марками, всего 7 штук, притом все они были осенними: в реке Пинеге, однако, из 57 уже нерестовавших рыб 18 нерестовало дважды (Л. С. Берг, 1936),

Таким образом, вторичный нерест лосося в настоящее время не столько является правилом, как исключением. Однако, судя по нашим северным рекам, можно думать, что это обуславливается в значительной степени истребительной деятельностью человека, промысла которого уничтожают крупных особей и не допускают их ко вторичному подъему. До вмешательства человека атлантический лосось, вероятно, гораздо резче отличался от тихоокеанских видов своей способностью к многократной нерестовой миграции.

Нам предстоит теперь подробнее рассмотреть обратную миграцию в море лососевой молоды. На нерестилище в гнезде самка закладывает от



Рис. 66. Малек лосося „пестряк“ (parr) 5 месяцев. Натур. величина (по Фричу).

10 000 до 40 000 икринок, которые в течение зимы медленно развиваются. В зависимости от температурных и других условий развитие продолжается от 45 до 160 дней и, если взять среднее из данных различных наблюдателей, требует 440 градусо-дней (Scheuring, 1929). В феврале—мае из икры выходят мальки длиной в 2,5—3,0 см, снабженные желточным мешком. Они беспомощно лежат между галькой и мелкими камешками, пока не всосется весь желток, что совершается через 6—7 недель. Когда это произойдет, мальки, несколько выросшие, начинают питаться личинками насекомых и другими мелкими членистоногими, постепенно приобретают окрашенный покров тела и становятся бойкими и подвижными рыбками. По своей пестрой окраске (рис. 66) с темными перевязками по бокам и с коричневыми и красными круглыми пятнышками и темной спинкой мальки на этой стадии очень напоминают форелей. У нас на севере эта стадия получила очень характерное название «пестряток»; в научной литературе ей часто дают английское название «parr». Рыбка в

этом возрасте так мало похожа на взрослого лосося, что до 1836 г. ее относили даже к особому виду и называли *Salmo salmulus*; лишь в данном году Шоу доказал опытами выведения из этих рыбок лососей, что это, в самом деле, стадия развития последних.

Пестрятки, окончательно сформировавшиеся весной или в начале лета, живут невдалеке от нерестилиц, в мелких ручьях или протоках, иногда держатся середине ручья на более глубоких местах, иногда сплывают к месту впадения небольшой речки в более крупную. Они энергично охотятся за насекомыми и их водяными личинками, за рачками, фриганидами и даже за мелкими моллюсками и быстро растут. В верховьях реки они проводят не менее года и за это время вырастают в Рейне до 7,0—10,0 см, в реках Шотландии— до 4,4—5,8 см, в скандинавских реках— до 8,0—8,5 см. Зиму они проводят в более глубоких местах ручьев и речек, причем не прекращают питаться, но обходятся меньшим количеством пищи. На следующую весну пестрятки-годовички в средней Европе бывают охвачены стремлением к миграции и начинают спускаться вниз по реке к морю. В более северных реках, где, как мы видели, рост их совершается медленнее, это происходит лишь еще через год, когда они достигнут двухлетнего возраста. В наших северных реках они держатся от 2 до 5 лет, точно так же, как в реках Финляндии, Швеции и Норвегии. Спуск по реке совершается довольно быстро: в Рейне, например, пестрятки отправляются в путь тотчас же после ледохода в начале апреля, а в первой половине мая они появляются в его устье, причем сперва идут более молодые возрасты, затем более старые. Часть пестряток,— в разных реках различная,— остается в верховьях реки еще на год или даже долее.

По приходе в устье реки и особенно при соприкосновении с солоноватой водой внешность молодых рыбок, имеющих теперь уже длину тела 11,0—17,4 см в Рейне и 9—18 см в наших северных реках, начинает опять меняться: на теле исчезают темные пятна и полосы, бока тела и брюхо покрываются блестящей серебристой чешуей. Англичане называют эту стадию «smolt», у нас же ее можно назвать «серебристой пест-

рятькой» — рыба в этом наряде становится уже гораздо больше похожа на взрослого лосося. Возраст себристих пестряток, входящих из устья в море, не одинаков: в средней Европе, где они имеют возраст от одного до трех лет, преобладают двухлетки, тогда как в северных реках, где лососи покидают пресную воду в возрасте от 2 до 5 лет, преобладают трехлетки и иногда четырехлетки. По некоторым наблюдениям можно думать, что спуск пестряток по реке к устью происходит не только весной, но продолжается как бы волнами летом и даже под осень.

Следует остановиться еще на судьбе тех пестряток, которые остаются в верховьях реки, когда большинство их сотоварищей отправилось уже в свой путь к морю. Еще в давние времена было известно, что среди этих отсталых пестряток появляются самцы малой величины, у которых созревают молоки. В последнее время множество наблюдений на Рейне, в Эльбе, во французских, английских и скандинавских реках подтверждает существование таких карликовых самцов и даже то, что они принимают участие в оплодотворении икры взрослых самок. Именно, когда главный самец, стоящий рядом с самкой, займется отгоном других соперников, эти карлики, достигающие в длину 15—25 см, подплывают к самке, мечущей икру, и выпускают свои молоки. Молоки их по произведенным опытам ни чем не отличаются от нормальных. Такая преждевременная зрелость обнаруживается у пестряток-годовичков и наблюдалась даже в возрасте 9 месяцев; в северных реках, где пестрятки растут медленнее, половая зрелость их отмечена Далем на втором и на третьем году, причем иногда все двух-трехлетние пестрятки-самцы оказываются половозрелыми. Дальнейшая судьба этих «дополнительных» самцов, являющих собою удивительный случай неотении¹, не вполне выяснена: по мнению некоторых исследователей они не спускаются в море вовсе и, приняв раз или два участие в нересте, погибают. Другие допускают возможность их мигра-

¹ Неотенией называется такая форма развития, при которой личинки могут становиться половозрелыми и размножаться. Примером может служить размножение аксолотля, который представляет собою личиночную форму амблистомы.

ции в море и даже полагают, что все спускающиеся самцы-пестрятки побывали уже зрелыми в верховьях.

Замечательно, что половозрелых самок-пестряток никогда не наблюдается. Доказано, однако, опытами, что если самку лосося, взятую из реки до ее спуска в море, посадить в пруд и надлежащим образом кормить, она может быть доведена до состояния зрелости, но растет очень медленно.

Наклонность к преждевременному развитию половозрелости обнаруживается у лосося и еще в одном направлении, — именно в образовании мелких самцов «тинды» или «grilse». Как мы видели выше, эта форма лосося встречается во всех реках и везде составляет значительный контингент поднимающейся в реки рыбы. По существу, это самцы, пробывшие лишь один год в море, но несмотря на такое кратковременное пребывание в нем получившие способность развивать зрелые половые продукты. Семенники их при входе в реку обыкновенно невелики по объему и весу, но находятся на поздней (так называемой третьей) стадии развития (Л. С. Берг, 1936). Как только рыбы войдут в пресную воду, они начинают развиваться и быстро достигают зрелости. Во внешности «grilse» сохраняется много ювенильных черт, свойственных молодым стадиям: глубоко вырезанный хвостовой плавник, тонкий хвостовой стебель, вообще более тонкое сложение. Вторичные половые признаки, составляющие брачный наряд, приобретаются ими при входе в реку, но гораздо слабее выражен, чем у взрослых лососей. Мензис находит, что чаще всего «grilse» образуются из «smolt», которые пробыли в реке три года на стадии «parr», так что общий возраст их — 4 года; однако некоторое количество этих рыб возникает уже из молоди, пробывшей всего год в реке, и имеет, следовательно, двухлетний возраст. В некоторых среднеевропейских реках встречаются, повидимому, только самцы «grilse», но в других появляется и некоторый процент самок. Относительно последних в голландских реках и в реках Германии, впадающих в Балтийское море, известно, что они входят в реку, поднимаются несколько вверх по течению, но затем поворачивают опять в море и не доходят до нерестилищ. В реках Шотландии, наоборот,

установлено мечением, что самки «grilse» в том же году оказываются на нерестилище и даже ловятся уже выметавшие икру. В наши северные реки также поднимаются в небольшом количестве самки «тинды».

Принимая во внимание эту неопределенность с созреванием самок на стадии «grilse» и широкие колебания в возрасте самцов этой группы (от 2 до 4 лет и даже в некоторых случаях до 5), можно думать, что мы имеем перед собою как бы новое, вырабатывающееся и находящееся *in statu nascendi* свойство лососей размножаться в более раннем возрасте. Напомним кстати, что оба явления преждевременной зрелости — как образование карликовых дополнительных самцов, так и возникновение «grilse» — наблюдаются и у тихоокеанских лососей, у чавычи, нерки и симы.

Атлантический лосось обнаруживает также большую склонность к образованию пресноводных форм, порывающих окончательно с морем. Мы видели уже выше, что на стадии пестрятки он может достигать половой зрелости и остается нередко в виде карликовых дополнительных самцов в верховьях реки. Стадия пестрятки является чрезвычайно близкой и по сложению тела и по окраске с группой форелей — ручьевых, озерных и морских, относимых к отдельному виду, к таймени (*Salmo trutta* L.), но на самом деле связанных настолько тесно рядом переходов с лососем, что очень трудно их разграничить. На этом сходстве едва ли можно строить теорию происхождения морских лососей от пресноводных форм, как это делает Чернавин (1921), — скорее можно рассматривать, напротив, ручьевых форелей как неотенические формы лосося, получившие способность нормально размножаться в пресной воде. Современные карликовые самцы показывают нам ясно тот путь, каким могло произойти в прежние времена образование этой группы форелей.

В то же время лосось образует в пределах своего распространения целый ряд озерных пресноводных форм, соединяемых Л. С. Бергом в морфу *Salmo salar m. relictus* Malmg. Такие формы, как ладожский и онежский лосось, по внешнему и внутреннему строению почти ничем не отличающиеся от морского лосося, кроме меньшей величины (3—4 кг) и некото-

рых деталей окраски, ведут себя в озере совершенно так же, как обыкновенный лосось в море. Они не утрачивают и миграционных инстинктов и для нереста поднимаются в реки, впадающие в озеро и в притоки рек, причем время нереста также приходится на осень. Такой же точно лосось водится и на противоположном берегу Балтийского моря, в большом шведском озере Венер, соединенном с морем рекою. Венерские лососи крупнее ладожских и достигают 6—12 кг; они сходным образом поднимаются в конце лета и в начале осени в реки, где в ноябре-декабре происходит нерест. Еще интереснее нахождение в южной Норвегии, в озере Биггландсфиорд в Сетедале, карликового озерного лосося, длиной всего в 30 см и весом в 250 г (в редких случаях 375 г). Нерест его происходит также в реках, впадающих в озеро, на 5-м или 6-м году жизни; иногда, впрочем, он мечет икру и в самом озере (Dahl, 1927). Наконец, и вблизи Белого моря имеется в бассейне реки Выг два озера — Сег- и Выгозеро, в которых водится небольшой величины озерная семга, достигающая в среднем 2—3 кг. В Сегозере она идет в реку Селецкую с весны, ход продолжается до осени и нерест происходит в октябре. Сходные формы озерных лососей известны и в американских озерах по атлантическому побережью (Л. С. Берг, 1932). Представить себе происхождение этих «реликтовых» форм лосося нетрудно, если принять во внимание историю тех водоемов, в которых они обитают. Водоемы эти либо являются остатками морских заливов или проливов, существовавших в геологически недавнее время, либо стояли в широком сообщении с морем, да и сейчас сообщаются с ним реками. Переход от морского образа жизни к озерному в данном случае облегчался еще и тем обстоятельством, что сами моря сильно опреснены и в некоторые предшествовавшие эпохи были еще более пресными, чем сейчас. Таким образом для лосося, и без того значительную часть жизни проводящего в пресной воде, переход к жизни в озере был нетруден. Он сводился главным образом к тому, чтобы приспособиться к пресноводной пище.

Интересно, что параллельно с образованием озерных лососей такие же озерные формы образует и таймень

(*Salmo trutta lacustris* L.) Эти озерные таймени водятся в тех же озерах и ведут почти такой же образ жизни, как озерные лососи, точно так же входя в реки для икрометания. Они вместе с тем чрезвычайно близки к ручьевым форелям: стоит пересадить в озеро форель и она в короткий срок принимает вид и образ озерной таймени. В биологии этих рыб есть еще одна замечательная черта, наблюдаемая в средневропейских озерах: среди них появляются особи с блестящей серебристой окраской, и эти особи оказываются с неразвитыми половыми железами. Возможно, впрочем, что бесплодие их только временное и что позднее эти серебристые озерные таймени делаются плодовитыми и размножаются. Вопрос этот не вполне еще выяснен.

По существу к пресноводным формам, связанным с лососем, следует причислить и типичную морскую таймень или кумжу (*Salmo trutta* L.) — настолько близка она к лососю, хотя и отличается от него некоторыми устойчивыми морфологическими признаками. Она водится в тех же реках, как и лосось, и ведет почти одинаковый образ жизни. Впрочем, она все же теснее связана с рекою, чем с морем. В молодом состоянии таймень очень похожа на форелей и на пестряток лосося и в этом состоянии проводит в реке 3—4, а на севере даже 7 лет и спускается в море лишь когда достигнет длины 24 см. В море она не уходит так далеко от берегов, как лосось, и держится вблизи устья реки. В Норвегии таймени не выходят из фиордов. Растет таймень в море медленнее лосося, и осенью из моря в реки поднимаются не только те таймени, которые идут на нерест, но и большинство других, так как они предпочитают зимовать в реке. Нередко места нереста таймень избирает там же, где лосось, но часто она нерестится и в нижнем течении рек, в притоках или идет в озера.

Мы видим, таким образом, что по отношению к пресной воде лосось обнаруживает большую приспособляемость и пластичность. Вместе с тем, многие из форм, возникших от него и от столь близко родственной ему таймени — формы еще не установившиеся, находящиеся в состоянии образования. Таковы многочисленные описанные в Западной Европе и особенно

в Северной Америке¹ виды форелей и тайменей, которые в большинстве случаев совершенно не заслуживают даже названия подвидов, — они демонстрируют лишь необычайную пластичность и изменчивость этих не установившихся форм рыб.

До сих пор мы рассматривали лишь внешнюю картину миграций лососей, не касаясь тех внутренних изменений, которые у этих рыб связаны с изменением среды и с затратой огромного запаса энергии на передвижение вверх по реке; мы не касались и тех внутренних или внешних причин, которые побуждают лососей предпринимать столь для них тяжелые путешествия, а также руководят ими и направляют их. Теперь нам предстоит выяснить эти две стороны данного явления.

Внешние изменения, претерпеваемые лососем при его вступлении в пресную воду, сопровождаются очень крупными внутренними — можно сказать, они вызывают полную перестройку всего организма. Эти изменения подробно изучались с анатомической и физиологической стороны Мишер-Рюшем (Mischer-Rüsch, 1880), Пэтоном (Paton, 1897, 1900), Грином (Green, 1904, 1912) и др. Если сравнивать лосося на нерестилище с лососем из устья реки, то за время подъема обнаруживается прежде всего довольно значительная потеря в весе. Мишер-Рюш определил эту потерю у рейнского лосося в 6% первоначального веса, но различные части организма теряют в весе не в одинаковой степени: главным образом уменьшается вес мышечной массы. У лососей, входящих в английские реки, по Пэтону, самки за май и июнь теряют 7,63%, в июле и августе — 14,69% и за октябрь — ноябрь — 32,04% веса мышц. У самцов в мае — июне изменений в весе почти нет, в июле и августе вес мышц уменьшается на 22%, в октябре — ноябре — на 25%. В то же время вес половых желез, особенно у самки вес яичников, чрезвычайно возрастает: в мае — июне на 11,7%, в июле и августе — на 81%, в октябре — ноябре — на 55%. Падение веса мышечной массы происходит в значительной сте-

¹ В последнем каталоге рыб Северной и Центральной Америки (Jordan, Evermann. Chik, 1930) приводится 36 видов рода *Salmo*.

пѣни за счет сухого вещества и в особенности за счет белков, на что указывает уменьшение содержания азота и фосфора; вместе с тем далеко не вся потеря вещества идет на увеличение массы половых продуктов, — значительная часть потребляется на передвижение. Кроме белковых веществ, потребляется и жир, в избытке содержащийся в мышцах, когда лосось входит в реку из моря. По наблюдениям Пэтона самки из устья реки, содержащие в среднем в мае — июне в мышцах 768 г жира, в октябре — ноябре имеют его здесь 426 г, тогда как в верховьях реки в мае — июне у них 448, а в октябре — ноябре, в период нереста, — всего 159 г жира. У самцов в нижнем течении в июле — августе содержится в среднем 922 г жира, тогда как в верхнем течении в октябре — ноябре — всего лишь 103 г. При этом и жир далеко не весь перекачивает в половые железы, так как в последних у самки количество жира за время подъема увеличивается с 12—18 г только до 204 г. Большая часть жира вместе с белковыми веществами сгорает в организме рыбы, развивая ту двигательную энергию, которую Пэтон определяет для самки в 1 928 460, для самца в 3 286 300 кг/м/сек. Эти цифры ясно выражают большую подвижность самцов, сказывающуюся в их боях за обладание самкой, а также указывают на то, что их обмен веществ совершается гораздо энергичнее, чем у самок, ведет к большим потерям живого вещества и к более сильному истощению, что обуславливает их значительную смертность после нереста.

Исчезновение жира из мышц обнаруживается и на-глаз тем, что последние у рыб на нерестилище становятся белыми, дряблыми и водянистыми. При рассмотрении под микроскопом они оказываются совершенно лишенными жировых капелек, которыми переполнены мышечные волокна у лосося, только что вошедшего в реку из моря (рис. 67).

Из других органов рыбы наибольшие изменения претерпевает кишечник. С давних времен уже было известно, что лососи после входа в реку перестают питаться,—обстоятельство это многократно подвергалось сомнению, но в настоящее время может считаться твердо установленным целым рядом исследований. В

связи с таким голоданием кишечник сильно сокращается и уменьшается в весе: по определениям Мишер-Рюш он у лосося, пришедшего из моря, составляет 2,5% веса тела, тогда как на нерестилище 0,5—0,75%. Желудок и кишечник сильно сжимаются и превращаются в тонкую трубку, наполненную слизью. Гистологические исследования показали, что ткани и железы кишечника атрофируются, а исследования бактериологические обнаружили, что исчезает и нормальная бактериальная флора, вместо которой появляются гнилостные бактерии. Кишечный сок становится из кислого щелочным и перестает расщеплять белки, так что даже

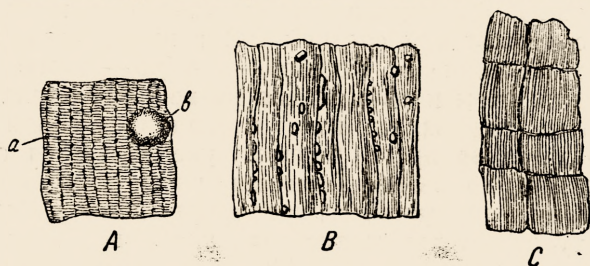


Рис. 67. Мышцы лосося под микроскопом: А—в марге при входе в реку (увел. 45 раз); В—они же при увеличении в 320 раз; С—мышцы лосося после нереста, лишённые жира; а, б—мелкие и крупные жировые капельки (по Фричу).

случайно заглоченная пища остается непереваренной. Вместе с тем сильно уменьшается и изменяется гистологически печень, а желчный пузырь оказывается совершенно пустым. В связи с усилением внутреннего обмена веществ стоят замечательные изменения селезенки, отмеченные Мишер-Рюш: в мае у самки лосося этот кроветворный орган небольшой, плотный, коричневого цвета, составляет 0,001—0,0005 веса тела, но по мере продвижения рыбы по реке селезенка начинает увеличиваться и к концу июля становится в 15—20 раз тяжелее, приобретая при этом блестящую, темнокрасную окраску и мягкую консистенцию. Затем, когда все изменения в теле закончены, она в сентябре начинает опять уменьшаться и возвращаться к прежнему весу — 0,0005 веса тела. С наступлением обратной миграции в море селезенка снова начинает увеличи-

ваться. Эти превращения ясно показывают, что перенос веществ из одних органов в другие и энергичная деятельность мышц требуют усиления деятельности кроветворных органов и обильного притока белых кровяных телец, вырабатывающихся в селезенке.

Само собой разумеется, что такие процессы созревания половых продуктов за счет резервных веществ, накопленных в организме рыбы, и процессы использования тех же резервных веществ для выработки энергии, необходимой для миграции, обнаруживаются не у одних лососевых рыб, — они свойственны каждой миграции, направленной к размножению. Здесь, однако, эти процессы достигают наибольшего напряжения и являются наиболее резко выраженными. В результате они получают такой разрушительный характер, что стоят жизни многим особям или даже всем, принимавшим участие в миграции и в размножении.

Не являются ли изменения, вызываемые созреванием половых желез, также и стимулом к началу миграции — вот вопрос, который прежде всего приходит в голову, когда мы стараемся уяснить себе причины миграции лососей из моря в реки. На основании всех существующих в настоящее время весьма многочисленных наблюдений мы должны ответить на него отрицательно. Как мы видели выше при описании миграций, лососи входят в реку, имея половые железы на самых различных стадиях развития. В одних случаях их половые железы почти развиты и готовы к размножению, в других — они находятся на самых ранних стадиях развития и должны проделать еще весь процесс роста и созревания в реке. Степень развития половых желез не только различна у разных сезонных групп лососей, но может различаться даже например в пределах «grillse» или «летних» особей. Из этого ясно, что нет такой определенной стадии развития органов размножения, которая вызвала бы вхождение лосося в пресную воду. И все же какая-то связь между состоянием половой железы и заложенными в ней потенциями к развитию, с одной стороны, и выявлением миграционного инстинкта — с другой, должна существовать, иначе было бы непонятно, почему в определенное время года определенная рыба отвечает на

какие-то внешние раздражения тем, что поднимается из моря в реку. Согласованность внутреннего состояния рыбы с внешними раздражениями вытекает уже, например, из того, что далеко не все рыбы на стадии «grilse» поднимаются в реку, которые приближаются к устью реки, как это было выяснено наблюдениями в Шотландии.

Многие исследователи принимают за главный фактор, определяющий вхождение лосося в реку, его упитанность. Высказывались даже такие парадоксальные мнения, что если лосось накапливает много жира в своем теле, он становится слишком легким для морской воды и должен искать пресную воду, чтобы в ней уравновеситься. Нордквист (Nordquist, 1903) приводит ряд фактов, указывающих, что степень упитанности играет некоторую роль в готовности лососей к подъему в реку. Так, поздний подъем в финляндские реки «grilse» объясняется тем, что они проводят в море только год и должны за этот короткий период накопить в себе достаточное количество резервных веществ для подъема по реке. На севере «smolts» спускаются в море на 1—3 месяца позже, не успевают накопить запасов в теле, и потому «grilse» не поднимаются на следующий год вовсе. Несомненно, степень упитанности рыбы должна играть некоторую роль в готовности отвечать на внешние стимулы миграцией, но объяснять только этим фактором пробуждение миграционного инстинкта также не приходится. Нередки случаи, доказывающие, что упитанность не так важна: в некоторых реках, например, идут «grilse», сперва менее упитанные, позднее — более тяжелые, в других реках ход их растягивается на очень долгий срок и ясно, что последние пришедшие кормились в море дольше, чем первые.

Среди внешних побуждающих причин едва ли не наиболее достоверным является влияние распространения в море пресной воды в зависимости от половодья в реке. Действительно, едва ли можно сомневаться в том, что струи пресной воды могут ощущаться в море лососем на далеком расстоянии с помощью химического чувства или путем уловления разницы температур. С другой стороны, ясно, что при наступ-

лении половодья пресная вода дальше проникает в море и захватывает большую поверхность. И на самом деле, по данным Нордквиста крупным подъемам воды в реках соответствуют максимальные уловы лососей в устье, т. е. максимальный подход их. Из 28 скандинавских и финских рек в 15 реках наблюдается полное совпадение этих двух явлений, в 6—большой улов лососей следует немедленно за окончанием половодья. Точно так же Мензис отмечает, что в реке Уай (Wye) в Шотландии в 1908—1917 гг. половодье наблюдалось в конце марта, а максимальный улов лососей — непосредственно в апреле. Лососи, помеченные в Соузерленде, немедленно направлялись в более северно расположенные реки, если там наблюдалось в это время половодье, и там ловились. С другой стороны, низкое стояние воды задерживает ход лососей. В Северне в 1890 г., при исключительно низком стоянии уровня, ход лососей задержался до ноября. Во французских реках по данным Руля низкое стояние воды в реках прерывает ход в конце лета. В Северне уменьшение хода «grilse» с 1919 г. связывается с устройством водопровода для Ливерпуля, который отнял у реки 45 миллионов литров воды и понизил тем ее уровень.

Ветер и течения мало влияют на ход лососей, только приливное течение помогает им входить в реку. Без сомнения, важным фактором, могущим сигнализировать рыбе момент, благоприятный для миграции, должна была бы быть температура воды. В этом направлении сделано множество наблюдений, но результаты их чрезвычайно противоречивы: по мнению одних авторов лосось направляется из холодной воды в теплую, по другим — наоборот. Все попытки связать начало хода лососей с какими-нибудь определенными температурами или с разностями температур оказываются неудачными. И в самом деле, если принять во внимание, что лосось идет в некоторые реки почти круглый год, при постоянно меняющемся соотношении температур реки и моря, то ясно, что общего закона здесь никакого быть не может. В частных случаях, однако, температурные раздражения должны все же играть известную роль в возбуждении и направлении инстинкта миграции. Некоторые факты нам известны, —

так, понижение температуры воды в реке, например, от снеговых вод, задерживает ход лосося, при ледоходе от также останавливается и пережидает в протоках и бухточках, при холодной погоде в Шотландии он никогда не перепрыгивает через водопады. С другой стороны, низкие температуры у «озимых» лососей как будто содействуют созреванию половых продуктов и Л. С. Берг считает это даже основной причиной зимовки «озимых» рыб в реке.

Некоторые исследователи (Roule, 1921, 1929) пытаются связать вхождение лососей в реки с содержанием кислорода в воде последних. В частных случаях возможно, что этот фактор играет роль, так как иногда речные воды содержат больше кислорода, чем морская вода, но при половодьи, например, вследствие разливов и затопления берегов, содержание кислорода падает, а в это время как раз речные воды, как мы видели выше, особенно привлекают лососей. Во всяком случае пока у нас слишком мало наблюдений, чтобы признать эту связь с кислородом общим законом. Еще меньше у нас данных в пользу значения для хода лососей щелочности воды или содержания в ней углекислоты. Вполне, однако, возможно, что именно в этом направлении будет найдена разгадка таинственной способности лососей и других рыб отыскивать пути в водной среде, где зрение едва ли может оказывать какую-либо помощь. Только тонкое химическое чутье, вероятно, еще более тонкое, чем обоняние сухопутных животных, и связанная с этим чутьем феноменальная память на химические раздражения могут объяснить такие факты, как, например, способность нерки различать воду рек, выходящих из озера, даже в том случае, если это озеро находится в самом верховьи реки, в расстоянии 3 000 км от устья.

Только таким тонким химическим чутьем можно объяснить и загадочную способность лосося находить место своего рождения. Существует большое количество наблюдений над тихоокеанскими лососями, и многие авторы твердо уверены в том, что лососи возвращаются не только в ту же самую реку, из которой они вышли в море, но и идут в тот же самый приток ее и останавливаются на том же нерести-

лице, где несколько лет назад увидели свет. Мы приводили уже выше опыты над чавычей Рича и Гольмса (стр. 229), доказывающие это довольно убедительно. Опыты мечения нерки, предпринятые на Аляске Джилбертом и Уиллисом (Gilbert a. Willis, 1922, 1926), в этом отношении еще более показательны: молодь нерки, меченная в реках, впадающих в Бристольский залив, находящийся к северу от полуострова Аляски, отправлялась на откорм в область Тихого океана, лежащую к югу от этого полуострова. Достигнув половой зрелости, нерки распределялись там отдельными группами и шли по определенным путям в Бристольский залив, притом именно в те реки, откуда они были родом. Джилберт доказывает на основании изучения темпа роста, что нерки идут даже в те же самые притоки, из которых в свое время вышли. Робертсон (Robertson, 1921) нашел на реке Фрэзер три отдельные нерестилища, на которых нерка появлялась с большою регулярностью, и на каждом нерестилище размеры рыб в течение ряда лет оставались одинаковыми. Вместе с тем эти нерестилища различались между собою тем, что икра, откладывавшаяся на каждом из них, имела иные размеры, чем на двух других: на одном из них на протяжении 1 м укладывалось в среднем из большого числа опытов 164,3 икринок, на другом — 151,4, на третьем — 183,3, и числа эти с небольшими колебаниями оставались постоянными для каждого из нерестилищ в течение нескольких лет. Ясно, что этот признак был наследственным и на каждом нерестилище размножалась своя группа нерки.

Над атлантическим лососем нет таких точных наблюдений, но большинство авторов, пишущих о его миграциях, склоняется также к тому, что рыбы возвращаются на место своего рождения или, по крайней мере, в ту же реку.

Увеличение количества поднимающихся по реке лососей в тех случаях, когда в верховьи реки имеется рыбобродный завод, выпускающий мальков, может служить косвенным подтверждением этого мнения. Некоторые из исследователей делают, однако, кое-какие ограничения. Так, Кальдервуд (Calderwood, 1913) на основании опытов мечения лососей и их молоди в Шот-

ландии приходит к выводу, что крупные реки, действительно, привлекают почти всех своих рыб обратно, тогда как в небольших реках иногда даже самка, на половину выметавшая икру в одной реке, выходит из нее в море и поднимается в соседнюю, чтобы закончить икрометание. В общем, по его наблюдениям 8—8,75% лососей не попадают в свою родную реку обратно, а идут в более северные или более южные, находящиеся на расстоянии до 165 км. По опытам мечения лососей Ландмарка (Landmark, 1905) в Норвегии около трети меченных рыб пришли на нерест во второй раз в другую реку, расположенную севернее. Конечно, предположение, что лососи вообще не уходят далеко от устья реки, в которой выросли, и находятся в районе ее действия, легче всего объясняло бы их способность отыскивать свою реку. В некоторых случаях это как будто и подтверждается (ср. стр. 220), но нам известно также, что это не может считаться общим правилом: во многих случаях как в Атлантическом, так и в Тихом океане констатированы отдаленные путешествия лососей, и способность их находить свою реку остается для нас при этом все же трудно понятной.

Подводя итоги сказанному о внутренних и внешних причинах миграций лососей, мы видим, что для решения этих вопросов сделано еще очень мало и необходима дальнейшая упорная работа по нескольким направлениям. Прежде всего необходимы дальнейшие опыты мечения, поставленные в возможно широком масштабе, так как только они дают ясное представление о действительных путях, проходимых рыбами. Затем необходимо возможно более точное и детальное изучение водной среды и тех ее изменений, которые связаны с миграциями, — иначе говоря, тщательные гидрологические и гидрохимические исследования. Наконец, надлежало бы обратить более серьезное внимание и на изучение физиологии лосося, особенно на изучение его способности реагировать на различные раздражения. В смысле тонкости реакции, повидимому, лосось превосходит многих других рыб.

В заключение попытаемся рассмотреть явление миграции лососевых в историческом разрезе,

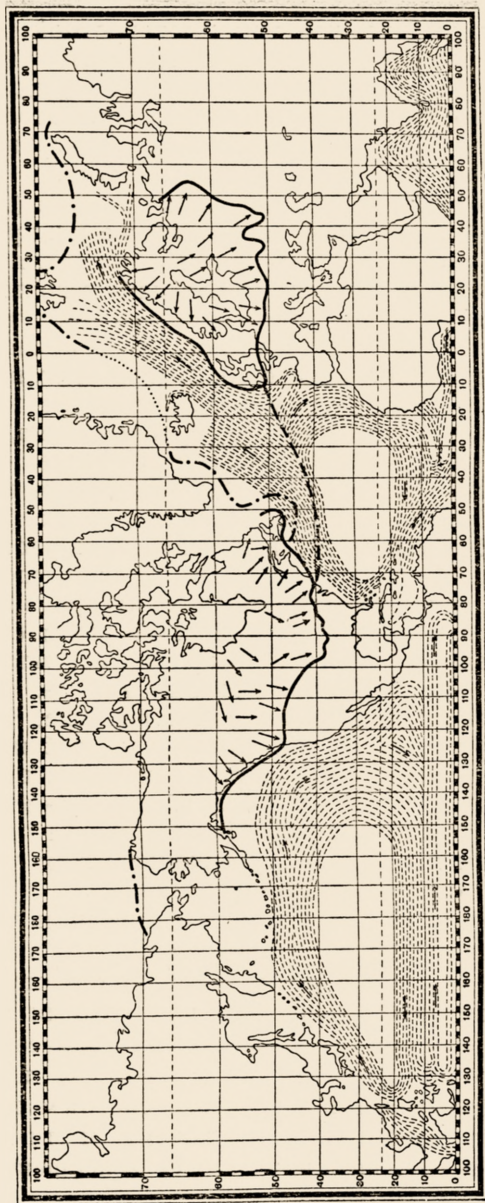
памятуя, что с каждым явлением природы надо знакомиться не только в его статике, но и в динамике, не только в его настоящем состоянии, но и в процессе развития и становления. Правда, геологическая история океанов и их фауны пока нам еще мало известна, и многое из изложенного ниже может показаться недостаточно обоснованным и проблематичным; нам кажется, однако, что при современном состоянии знаний все же можно уже оставить некоторые вопросы и попытаться на них ответить, хотя бы для того, чтобы обратить на них внимание будущих исследователей.

Вопрос о том, где следует искать родину лососевых рыб — в Атлантическом или Тихом океане, должен быть решен в пользу последнего, — в этом едва ли могут быть какие-либо сомнения. В Северном Тихом океане мы встречаем как более древний и более примитивный род *Oncorhynchus*, так и несомненно произошедший от него или от общего с ним предка род *Salmo*. Последний род представлен в Тихом океане настоящим морским лососем, вполне соответствующим атлантическому, — *Salmo penshinensis* Pall., и американскими тайменями и форелями — *S. gairdneri* Rich., *S. inideus* Gib. и *S. clarkii* Rich. Первый из этих трех видов также спускается в море и поднимается в реки, но сказать, ближе ли он к атлантическому лососю или к морской таймени (*S. trutta* L.), пока трудно, так как сведений о нем очень мало. «Камчатская сёмга» (*S. penshinensis*) производит впечатление какого-то реликта: ее область распространения ограничивается западным (охотским) берегом Камчатки, встречается она в небольшом числе и идет не во все реки. Точно так же и произошедшая несомненно от нее таймень — микижа (*S. mykiss* Walb.) ограничена в своем распространении Камчаткой. Можно предположить, что род *Salmo*, возникший в северной части Тихого океана, не выдержал здесь сильной конкуренции со стороны более давних аборигенов, видов *Oncorhynchus*, и уцелел лишь в виде реликта — камчатской сёмги и в виде пресноводных и полупресноводных американских видов.

Когда и каким путем попал род *Salmo* в Атлантический океан, — на этот вопрос, нам кажется, также можно дать ответ вполне определенный. Ввиду большой од-

народности морского лосося (*S. salar*) в Атлантическом океане и полного отсутствия у него местных форм надо думать, что он здесь недавний пришелец и проник сюда или незадолго до ледникового периода, или во время этого периода, быть может в межледниковое время, когда наступило потепление и отступление ледников. Замечательно, что современные границы распространения лосося на обоих берегах Атлантического океана почти совпадают с границами распространения ледникового покрова: лосось доходит до мыса Код у берегов Америки и до реки Дуеро в Португалии, а в период максимального обледенения ледниковый покров оканчивался с одной стороны в долине Темзы, с другой — в штате Мэн (рис. 68). Ввиду того, что в настоящее время лосось совершенно отсутствует у азиатского побережья Ледовитого океана от Карского моря до Берингова пролива, и в сибирских реках нет никаких признаков его прежнего пребывания (там нет ни тайменей, ни форелей), является более вероятным, что из Тихого океана в Атлантический он попал в период потепления через арктический архипелаг Северной Америки. Нахождение его в настоящее время у западного берега Гренландии и в Гудсоне, а равно то изобилие различных форм речных форелей, которое мы встречаем в реках Северной Америки бассейна как Тихого, так и Атлантического океана, может служить подтверждением этому предположению. Если же лосось действительно попал в Атлантический океан вокруг северного побережья Америки в течение ледникового периода, то здесь он как холодноводная рыба не встретил себе опасных конкурентов и мог свободно распространиться по обоим берегам океана в полосе, непосредственно примыкающей к пловучим льдам.

Едва ли можно также сомневаться в том, что тихоокеанские лососи из рода *Oncorhynchus* по сравнению с атлантическими являются более примитивными не только в морфологическом отношении, но и с точки зрения своих миграций. Однократная миграция из моря в реку, оканчивающаяся нерестом и гибелью всех принимающих в ней участие особей, является, конечно, более первичной, чем такие миграции, повторяющиеся несколько раз в жизни рыбы, особенно



Стрелки отмечают направление течения морей, сделанных ледниками

Современная граница пловучего льда

Предполагаемая граница пловучего льда в ледниковый период

Граница материкового льда

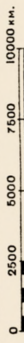


Рис. 68. Распределение материковых ледников и пловучего льда во время ледникового периода (по П. Ю. Шмидту).

если принять во внимание, что при многократной миграции каждый раз рыба должна претерпевать два сложных превращения: приобрести «брачный наряд» и потом сбросить его и принять обычный вид. Вполне естественно думать, что лишь многократная миграция могла возникнуть из однократной, а не наоборот.

У некоторых представителей рода *Oncorhynchus* (кета, чавыча), как мы видели, наблюдаются две миграции — летняя и осенняя — или, по номенклатуре Л. С. Берга, имеются «яровая» и «озимая» сезонные расы. Они, однако, не вполне соответствуют тому, что мы наблюдаем у атлантического лосося, — именно, осенняя форма не зимует в реке, она лишь месяцем или двумя позже поднимается в реку, делает по ней более долгий путь и мечет икру позже, чем летняя, и на других нерестилищах, расположенных выше по реке. Мы имеем здесь просто как бы запоздание некоторой части рыбы (быть может, пришедшей из более отдаленных областей моря) и в результате растяжение миграционного сезона на более долгий срок. Биологически это является даже понятным: при массовости хода и при чрезмерном количестве рыбы было бы для вида невыгодно, если бы вся ее масса двинулась в реку одновременно. Это вызвало бы гибель и самой рыбы при движении вверх по реке, которое и так совершается не без потерь, и особенно влекло бы за собой гибель молоди при одновременном скате ее по течению, когда она все же принуждена питаться тем, что находит в реке. Во всяком случае, и в этом отношении мы находим у тихоокеанских лососей более простые и первичные условия.

Как и почему возникли более сложные миграции лососей в Атлантическом океане? Нам кажется, что в их возникновении играл значительную роль ледниковый период с его условиями, совершенно непохожими на современные. Как известно, на берегах Тихого океана не было сплошного ледяного покрова и вообще ледниковый период сказывался там не столь сильным охлаждением, как на Атлантическом, почему и тихоокеанские лососи находились в условиях совершенно иных, более благоприятных.

В период максимального оледенения, когда воды Атлантического океана были полны айсбергов и походили на современные воды Антарктики, лосось, если он в те времена был уже в этом океане, несмотря на свою приспособленность к низким температурам, должен был быть оттеснен холодом и льдами к югу от своей современной области распространения. Лишь в межледниковые периоды потепления или во время окончательного отступления ледников он мог появиться у берегов Западной Европы и восточной Америки и мог начать свои миграции в мощные потоки пресной воды, которые неслись от тающих ледников к морю. Само собой разумеется, что продолжительные и трудные миграции, требующие в организме лосося, как мы видели, сложных и необыкновенных приспособлений, не могли возникнуть сразу, а вырабатывались постепенно, путем медленной эволюции. Надо думать, что первоначально областью его нереста и икрометания были заливы и устья рек, может быть, даже еще с водой не совсем пресной. Он проникал в них, выработав способность приспособляться к пресной воде, и тем гарантировал свою икру и молодь на ранних стадиях развития от нападения хищных рыб и других морских животных, не сумевших приспособиться к опреснению. Позднее он стал продвигаться и в реки, в поисках для своего потомства мест еще более надежных и спокойных, с чистой, прозрачной водой, богатой кислородом, и находил такие места выше по реке, в ее притоках и ручьях, выбегающих прямо из-под ледников. При этом ему приходилось постепенно вырабатывать и совершенствовать весь арсенал миграционных приспособлений — сильную мускулатуру, способность накапливать резервные вещества ввиду продолжительного голодания, наконец, сложные инстинкты, связанные с отысканием пути и с преодолением препятствий (например, перепрыгивание через водопады). Надо полагать, что по мере того, как отступали ледники и удлинялись реки, у лосося вырабатывалась мало-помалу приспособленность ко все более и более отдаленным миграциям. Не следует забывать, что параллельно должна была вырабатываться и способность его молоди прокармливаться некоторое время за счет скудной пресноводной

фауны и прodelывать обратную длинную миграцию в море.

Труднее всего понять возникновение «яр-вых» и «озимых» миграций. Действительно, почему одни группы лососей могут совершить подъем по реке к нерестилищам даже в молодом состоянии, в качестве «grilse» или в качестве «летних», с небольшим количеством резервных веществ в теле, в несколько месяцев, тогда как другие — зимние или «озимые» лососи, гораздо более крупные, упитанные и сильные, требуют для совершения того же пути более года, с зимовкой подо льдом, в движущейся воде реки, в тяжелых условиях? Почему эти «озимые» лососи не могут своевременно подготовить свои половые железы в море и как бы нуждаются в холоде для их созревания, тогда как у других иногда половые продукты находятся уже вполне готовые при самом входе рыбы в реку (см. стр. 245)? И не абсурдна ли самая потребность в холоде для созревания половых желез с физиологической точки зрения? Ведь известно, что холод задерживает всякое развитие, а никак не содействует ему, и в данном случае развитие половых продуктов у лососей растягивается, повидимому, на гораздо более долгий срок, чем в море. Имеем ли мы при таких условиях право сказать, что для развития половых продуктов «требуется» холод, что это развитие совершается благодаря холоду, а не несмотря на холод?

Нам кажется, что на все эти вопросы нельзя найти ответа в современных условиях жизни лососей. Объяснение может быть найдено лишь в исторической перспективе — в сохранении инстинкта и связанных с ним приспособлений, выработанных в давно прошедшие эпохи. Совершенно таким же образом кажутся нам непонятными миграционные пути перелетных птиц с загадочными зигзагами, значительно удлиняющими путешествие. Как известно, разгадка заключается в том, что пути эти пролегают вдоль береговых линий ныне исчезнувших морей и водоемов, по которым в прежние эпохи водяной птице лететь представляло известные преимущества.

Действительно, нетрудно себе представить, что в конце ледникового периода, когда ледники начали отступать и сокращаться, а реки удлиняться, — в то время, следовательно, когда слагались длинные миграции лосося, — климатические условия были много суровее современных, реки значительно ранее замерзали и позже вскрывались, оставаясь открытыми лишь короткий летний период. При этих условиях все лососи, поднимающиеся к верховьям реки, были принуждены зимовать в пути, так как не успевали закончить своего путешествия. Возможно, что встречаемые ими трудности усугублялись еще и бурным течением реки, многоводной от таяния снегов, — это еще сильнее замедляло их подъем и делало неизбежной зимовку. Лишь позднее, с улучшением климатических условий, у большей части лососей выработались новые инстинкты и приспособления, обуславливающие непрерывную миграцию в течение одного сезона, но у некоторой части, находящейся теперь в меньшинстве и даже как будто постепенно исчезающей, сохранился прежний инстинкт, без которого можно было бы сейчас уже обойтись, сохранились и связанные с ним физиологические приспособления. Некоторым подтверждением правильности такой гипотезы является то обстоятельство, что «озимые» лососи в самом деле образуют как бы отдельную расу, каким-то образом не смешивающуюся с «яровыми» и сохраняющую свои наследственные свойства.

Переход атлантических лососей от одной миграции к многократной, в сущности говоря, восстановление нормального для рыб порядка размножения, и скорее следовало бы направить усилия на выяснение причин одной миграции тихоокеанских лососей из рода *Oncorhynchus*. Надо думать, что у них мы имеем первую попытку приспособления организации морского лосося к миграции вверх по реке, в новых и тяжелых для него условиях, — и попытку еще не вполне совершенную. Те чисто патологические изменения, которые вызывает «брачный наряд», обычно у рыб мало нарушающий нормальное строение, — чрезмерное разрастание костей, хрящей и соединительной ткани, вырастание ненужных и мало

применимых зубов при отсутствии пищепринятия, отложение большого количества темного пигмента и т. п. — все это указывает на перепроизводство половых гормонов, чрезмерно раздражающих органы в ткани рыбы, обнаруживает как бы неотрегулированность всех химических процессов в ее организме при той энергичной перестройке химизма тела, которая вызывается, с одной стороны, влиянием новой среды, с другой — чрезмерной затратой физической энергии при подъеме по реке. Эта неотрегулированность химических процессов в организме рыб ведёт к появлению необратимых изменений в нем, к созданию организаций, неспособной к жизни ни в реке, ни в море, зашедшей притом так далеко в своих изменениях, что невозможно уже и обратное превращение. В результате — гибель после нереста всех самцов и самок от истощения и от невозможности снова переделать организм в обратную сторону. Если биологически такой необычный (хотя и не исключительный в животном царстве и наблюдающийся даже у рыб) порядок мог утвердиться и закрепиться подбором, то, очевидно, только потому, что для развития икры в верховьях тихоокеанских рек были найдены исключительно благоприятные условия. Чистая вода, богатая кислородом, присутствие ключей, делающих верховья речек и ручьев незамерзающими, выработавшийся у лососей инстинкт закапывания икры и возможность развития ее в пористом грунте, — все эти обстоятельства настолько благоприятны для благополучного развития икры, что количество ее можно было без ущерба для вида довести до того минимума, который мы находим у горбуши — 1 100—1 800 икринок. Если при условиях такой малой плодовитости возможно все же поддержание равновесия в количестве рыбы, входящей в реку, и спускающихся вниз мальков, то ясно, что биологически не нужной является многократная миграция.

У атлантического лосося, появившегося позднее и выработавшего уже, очевидно, более совершенный механизм химических процессов перестройки всей организации при входе в реку, мог установиться нормальный для рыб порядок многократного размножения в те-

чение жизни. Мы встречаем у него, действительно, далеко не такие абсурдные изменения, как брачный наряд тихоокеанских лососей, — крюк и челюсти самцов при возвращении в море рассасываются и принимают более или менее нормальный вид. Все остальные изменения также не столь значительны, чтобы быть необратимыми. Спуск в море, жизнь в нем и вторичная миграция становятся возможными. Мы видели, что и у атлантического лосося все же значительный процент рыб, и особенно самцов, гибнет после первого нереста, а третья или четвертая миграция в жизни наблюдаются скорее в качестве редкого исключения. Это показывает, что и здесь не удалось еще окончательно поставить механизм превращений в теле, связанный с миграцией, на надлежащую высоту, — очевидно, задача эта слишком сложна и трудна!

Возможно, что в деле выработки многократных миграций у атлантического лосося также сыграл некоторую роль ледниковый период и те тяжелые условия, в которые он ставил рыб. Низкие температуры могли вызывать промерзание рек в верховьях и гибель при этом икры, что и сейчас наблюдается иногда в особо холодные годы. Однократная миграция и малое количество откладываемых зараз икринок могли оказаться в этих условиях невыгодными для вида, и подбором у лосося выработалась многократная миграция и большая плодовитость, — откладывание 10 000—40 000 икринок.

Мы видим таким образом, что несмотря на всю гипотетичность высказанных здесь предположений они могут до некоторой степени расшифровать те сложные условия, которые мы находим в жизни и миграциях лососей, и главное могут дать кое-какие руководящие идеи для дальнейших исследований. С некоторыми необходимыми изменениями они могли бы быть приложены и к другим проходным рыбам.

ГЛАВА IV

МИГРАЦИИ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ

Родиной пресноводных рыб, как и всей пресноводной фауны, является море, — их родоначальниками были морские рыбы, в ту или другую геологическую эпоху переселившиеся из моря в реки и озера и в большей или меньшей степени видоизменившиеся и приспособившиеся к новому существованию. В одних случаях — как мы видели в предыдущей главе у лосося — это произошло недавно и чуть ли не совершается на наших глазах. Реликтовые формы лосося и нерки в озерах, форели и таймени в реках мало изменились и остаются очень похожими на лосося или на его молодые формы. В других случаях мы имеем обширные группы рыб, очевидно уже в давние эпохи переселившихся в пресные воды и выработавших своеобразные приспособления, совершенно особое строение, заставляющее систематиков выделять их в отдельные семейства и даже отряды. Они сделались исключительно пресноводными обитателями, порвали все связи с морем, не имеют там даже родственных форм и если иногда и встречаются в таких замкнутых, полуопресненных морях, как три наши южные моря, то в качестве вторичных и временных поселенцев, привязанных к пресным водам и исключительно в них размножающихся. Такими, можно сказать, коренными жителями пресных вод являются все представители семейства карповых (*Cyprinidae*), занимающие господствующее положение в пресных водах Европы, Азии и Северной Америки. Судя по нахождению главнейших родов карповых рыб — *Cyprinus*, *Gobio*, *Rhodeus*, *Leuciscus*, *Tinca*, *Aspius*, *Alburnus* — в отложениях олигоценового и миоценового периода, надо думать, что они возникли

еще в начале третичной эпохи в эоценовый период, а может быть и ранее, и уже в те времена населяли пресные воды средней Европы, — их морские прародители нам неизвестны, и сейчас ни один представитель обширного семейства карповых не живет исключительно в море, если оно не представляет собой сильно опресненного бассейна.

Еще более древними обитателями пресных вод являются, повидимому, семейства харацинид (*Characidae*) и сомоновых (*Siluridae*), распространенные широко и представленные огромным количеством видов в тропических областях Южной Америки, Африки и (сомовые) также Азии и Австралии. Представители этих семейств тоже никогда не встречаются в море. Впрочем имеются в пресноводной фауне рыб и отдельные выходцы из типичных морских семейств, в давние времена переселившиеся в пресные воды и к ним приспособившиеся, — таковы пресноводные бычки (*Cottidae*), пресноводные окуневые (*Percidae*) — окунь, ёрш, судак, — и единственный представитель тресковых (*Gadidae*) — налим (*Lota lota* L.), довольно близко родственный некоторым морским тресковым. Имеются в пресных водах и чрезвычайно древние формы, как миноги, но у них существуют как морские, так и проходные и настоящие пресноводные виды, и когда образовались последние, сказать трудно.

Надо думать, что заселение пресных вод из моря рыбами происходило во все геологические эпохи и продолжается еще и сейчас, как это доказывают не только лососи, но и многие другие проходные рыбы — многочисленные представители сигов, корюшки, колюшки, сельди. Повидимому, далеко не все группы морских рыб оказывались способными к переселению, напротив — лишь очень немногие из них. Замечательно, например, что такая обширная и древняя группа рыб, как селахии, не дала ни одного представителя в пресные воды и вообще явно избегает опресненных областей моря. Все это показывает, что приспособление к пресной воде связано для морских рыб с большими трудностями и должно было совершаться постепенно, вероятно проходя через стадии полупроходного и проходного образа жизни. Уже в силу этого, вероят-

но, миграционный инстинкт не затухает совершенно и у пресноводных рыб.

С точки зрения миграции рыб стоячие озерные пресные воды отличаются от текучих, речных, — в последних передвижение рыб совершается против или по течению, и рыбе приходится с ним сильно считаться, тогда как в озерах наблюдаются чаще всего миграции из глубин к берегам и из озера во впадающие в него реки. В этом отношении в озерах мы находим в миниатюре те же условия миграций, как в море; различаются рыбы озерные-пелагические (или «стагнофильные-пелагические» по терминологии В. И. Мейснера), совершающие миграции преимущественно в поверхностных слоях воды, и рыбы придонные, держащиеся в нижних слоях. Некоторые из озерных рыб размножаются в озере же, лишь приближаясь для этого к берегам («генеративно-стагнофильные»), другие входят для размножения в реки и мечут икру в их верховьях («генеративно-реофильные»), — они в этом отношении могут считаться полным аналогом морских проходных. Среди рыб речных имеются также размножающиеся в реке и совершающие для этого миграции вверх или вниз по течению («генеративно-реофильные»), и рыбы, заходящие для размножения в стоячие бассейны, соединенные с рекой, — озера, затоны, старицы, полои, — где условия для икрометания и для развития молоди более благоприятны («генеративно-стагнофильные»). К этим категориям следует добавить еще одну, которую можно назвать «пресноводными и полупроходными» рыбами, — но о ней скажем ниже (см. стр. 266).

Наконец, имеется большое число пресноводных рыб, которые одинаково широко распространены как в озерах, так и в реках и являют, главным образом, общепресноводными. В зависимости от места обитания в их образе жизни мы встречаем различные комбинации миграций.

Для ознакомления с миграциями озерных рыб познакомимся с жизнью рыбного населения Ладожского озера. В этом наибольшем из наших озер мы находим прежде всего ряд проходных рыб, входящих в него по Неве из Финского залива. К ним от-

носится невский лосось (*Salmo salar* L.), начинающий входить в Неву с конца мая, поднимающийся до Ивановских порогов и оттуда до истока Невы. По некоторым наблюдениям он входит в Ладожское озеро и даже доходит до устья Свири, причем иногда как будто возвращается в Неву для нереста, который происходит в верхней половине реки и на порогах, в октябре и ноябре, после чего невский лосось скатывается в море. Кроме него в Ладожском озере имеется, однако, как мы выше уже говорили, свой собственный реликтовый лосось (*S. salar* m. *relictus*), меньшей величины, более темной окраски, с черными пятнами под боковой линией и у грудного плавника. В море он никогда не спускается, но живет в Ладожском озере и поднимается для нереста в Свирь и в некоторые другие реки, не входя, однако, в Онежское озеро. В этом последнем озере имеется свой особый лосось, который никогда не спускается в Свирь, а поднимается для нереста и икрометания в Суну, Андому и другие реки, впадающие в это озеро. Совершенно подобно лососю ведет себя в Ладожском озере и таймень или кумжа (*Salmo trutta* L.): имеется проходная форма, поднимающаяся только до Ладожского озера, и озерная форма, живущая там всегда и идущая для нереста в реки, впадающие в озеро. Из других проходных рыб такое же явление мы видим у корюшки: морская корюшка ранней весной входит в Неву и поднимается по ней до Ладожского озера, где имеется своя форма корюшки, более мелкая, постоянно там живущая и поднимающаяся для икрометания в Волхов. Точно так же и в Онежском озере имеется собственная корюшка, не спускающаяся в Ладогу (Л. С. Берг, 1932).

Несколько сложнее обстоит дело с сигами, составляющими крупную часть рыбного населения Ладожского озера. Среди них прежде всего имеется морской проходной сиг (*Coregonus lavaretus lavaretus* L.), входящий из Финского залива в Неву и поднимающийся до Ладожского озера. Затем в Ладожском озере живет близкий к нему, но чисто озерный сиг (*C. lavaretus baeri* m. *ladogae* Pravd.), который в реки вовсе не входит, а нерестится на песчаных местах у западного берега озера. Другая очень близкая форма сига, сиг-лу-

дога (*C. lavaretus ludoga* Pol.), держится также исключительно в озере и три раза в лето подходит к берегам — весной, как только сойдет лед, подходят молодые сиги, летом — с июня до августа — сиги идут для кормления и осенью — в конце октября и начале ноября — совершается подход половозрелых сигов к прибрежным лудам, т. е. к неглубоким местам с каменистым грунтом дна, для нереста. Лудога не избегает, однако, и рек и ловится иногда в низовьях Волхова, Сяси и Свири. Сиг-валаамка или зобатый сиг (*C. lavaretus widgreni* Malm.), водящийся только в северной части Ладожского озера, также относится исключительно к озерным сигам и не идет в реки, а только подходит к берегам для нереста поздней осенью. Наряду с этими формами имеются, однако, и очень им близкие озерно-речные сиги: волховский сиг (*C. lavaretus baeri* Kessl.) живет в южной части Ладожского озера и поднимается в Волхов, Свирь и Сясь, свирский сиг (*C. lavaretus baeri* m. *swirensis* Pravd.) держится в Волховской и Свирыской губах и поднимается в Свирь, озерный проходной сиг (*C. lavaretus lavaretoides* Pol.) поднимается в разные реки и водится также в Онежском озере. Наконец, самый маленький сиг — ряпушка (*C. albula* L.), образует как проходную форму, идущую из Финского залива в Неву и поднимающуюся в Ладожское озеро, так и озерную форму, не покидающую озера. По последним данным Л. С. Берга (1932) обе эти формы, однако, не различаются морфологически. Вместе с тем ряпушка образовала уже в озере также и специальную озерную, резко отличную форму, называемую рипусом (*C. albula* m. *vimba* L.), живущую преимущественно на глубинах озера и только подходящую для нереста к берегам в ноябре.

На группе сигов еще яснее, чем на лососях, видно, как первоначально проходные рыбы, обитающие в море и только приходящие в Неву и в Ладожское озеро для икрометания, постепенно обосновываются в озере, образуют настоящие озерные формы и последние вырабатывают различные типы миграций, то с подъемом в реки, то лишь с приближением к берегам. Мало-помалу они превращаются в формы, различающиеся уже не только биологически, но и морфологи-

чески. Близость всех этих форм между собою, заставляющая объединять их в один вид — *Coregonus lavaretus* L., — и их сильное вариирование свидетельствуют о том, что произошли они недавно и даже сейчас еще находятся в стадии образования.

Кроме этой фауны рыб проходных или рыб, недавно возникших из последних, мы находим в Ладожском озере почти исключительно озерно-речные или общепресноводные виды, имеющие широкое распространение и совсем не изменившие ни своей внешности, ни своего образа жизни в озере. Окунь (*Perca fluviatilis* L.), ёрш (*Acerina cernua* L.), судак (*Lucioperca lucioperca* L.), щука (*Esox lucius* L.), сом (*Silurus glanis* L.), лещ (*Abramis brama* L.), чехонь (*Pelecus cultratus* L.), сырть (*Vimba vimba* L.), густера (*Blicca bjoernna* L.), елец (*Leuciscus leuciscus* L.), пескарь (*Gobio gobio* L.) входят в состав этого населения. Их главным местом возникновения и основным местообитанием являются реки, и это сказывается в том, что для размножения большинство из них направляется весной в реки, впадающие в озеро, где нерест протекает на мелких местах у берегов, в затонах и даже на заливных лугах. Впрочем некоторые из них размножаются также и в озере, просто подходя к его берегам.

Обратная миграция молоди рыб из рек в озеро совершается в зависимости от места и от времени развития молоди: либо на ранних стадиях, либо, если условия для корма мальков более благоприятны в реке, то лишь после откорма они спускаются в озеро к осени и на зимовку. Мы не будем подробнее останавливаться на миграциях отдельных видов рыб, тем более что они и недостаточно изучены.

Чтобы познакомиться с миграциями рыб в реках, возьмем в качестве примера низовья и дельту Волги, где жизнь рыб и их перемещения представляют особую сложность. По данным А. Н. Державина (1913) мы имеем там с точки зрения биологии и, главным образом, с точки зрения миграций три категории рыб: настоящих речных, проходных и полупроходных.

К первой категории настоящих речных относятся карась (*Carassius carassius* L.), линь (*Tinca tinca* L.), два пескаря (*Gobio gobio* L., *G. granoscopus* Ag.),

уклейка (*Alburnus alburnus* Heck.), язь (*Leuciscus idus* L.), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* L.), голавль (*Squalius cephalus* L.), подуст (*Chondrostoma nasus* L.), вьюн (*Misgurnus fossilis* L.), голец (*Nemachilus barbatulus* L.), щиповка (*Cobitis taenia* L.), налим (*Lota lota* L.) и ёрш (*Acerina cernua* L.). Все эти виды типично речные, широко распространенные по европейско-азиатскому материку, никогда не встречающиеся даже в столь сильно опресненном море как Каспийское, не выносящие соленой и солоноватой воды и не идущие даже в почти пресное предустьевое пространство. Все они распространены и выше по Волге и в ее притоках и как там, так и здесь совершают лишь короткие нерестовые миграции, выбирая для размножения места с более спокойной водой — ильмени, заливы, старицы и полои.

Вторую категорию составляют настоящие проходные и полупроходные рыбы, основным местообитанием которых является море, они в реке никогда не живут и отправляются в нее или в предустьевое пространство лишь для икрометания. К таким рыбам относятся осетровые и проходные и полупроходные виды сельдей, о которых мы говорили уже в предыдущей главе. К ним следует еще присоединить миногу (*Caspiomyzon wagneri* Kessl.), белорыбицу (*Stenodus leucichthys* Cüld.) и более случайно заходящих в Волгу каспийского лосося (*Salmo trutta caspius* Kessl.), каспийского усача (*Barbus brachycephalus caspius* Berg.) и кутума (*Rutilus frisii kutum* Kam.). Эти рыбы совершают большею частью отдаленные миграции, поднимаясь по реке иногда на тысячи километров, причем часто образуют сезонные расы, — «яровую» и «озимую», — поднимающиеся в разное время года без зимовки или с зимовкою в реке.

Третья категория, представляющая наибольший интерес, — это, как я их называю, пресноводные полупроходные рыбы. Они, судя по их широкому распространению и по ископаемым остаткам, возникли в очень давние эпохи и, несомненно, выработались в пресной воде. Они не встречаются в морях с нормальной соленостью, но в наших трех южных морях — Аральском, Каспийском и Черном, претерпевших очень

сложную историю развития и бывших в течение некоторых геологических периодов даже еще более опресненными, чем в настоящее время, — они получили широкое распространение и сумели приспособиться к их мало соленой воде. Правда, их отношение к солености воды очень различно, и лишь немногие из них даже в Каспийском море с его половинною соленостью могут жить в самых соленых местах. Большинство этих рыб избирает для своего местообитания в море наиболее сильно опресненные его части, и ни одна из них в открытом море не размножается, — нерест и икрометание всегда происходят у них в пресной или в почти пресной воде. Несмотря на то, что большую часть жизни они проводят в море и для размножения поднимаются в реки, их нельзя все же смешивать с настоящими полупроходными или проходными рыбами, так как по существу они все же являются речными рыбами, вторично приспособившимися к морской жизни, а не настоящими морскими, делающими первую попытку проникнуть в пресную воду. Примеры такого вторичного приспособления к морскому образу жизни мы видим и у вышестоящих позвоночных, — так, пресмыкающиеся выработали организацию, всецело приспособленную к сухопутному существованию, но некоторые из них снова вернулись в море, — таковы тропические морские змеи и ящерицы Галапагосских островов.

Эту категорию рыб можно подразделять на настоящих пресноводных полупроходных, к которым относятся сазан, лещ, чехонь и судак, и на приустьевых, к которым принадлежат сопа, тарань, берш, белоглазка и сом. Первые отличаются большею выносливостью к солености и заходят относительно далеко в море, вторые — придерживаются устьев рек и ближайших к ним сильно опресненных пространств.

Типичной пресноводной полупроходной рыбой является сазан (*Suiprinus carpio* L.) — он особенно нечувствителен к соленой воде Каспийского моря и встречается даже в воде его нормальной солености в 12—13‰. По данным Чугунова (1936) все же сазан далеко в глубь моря не выходит, а придерживается берегов и преиму-

щественно северной, наиболее опресненной части моря, а на юге встречается, главным образом, от Куры до Гасан-Кули. В Северном Каспии у каждой из крупных рек имеется обособленное стадо сазана — волжское, уральское, эмбенское; кроме того, мелкие стада сазана водятся у берегов и перед устьями мелких рек. Иногда сазаны нерестятся даже в солоноватой воде заливов, култуков и ильменей, нагуливаются в море, в ямах. С другой стороны, имеются специально ильменные расы сазанов, весь жизненный цикл которых проходит в ильменах. В дельте Волги мы находим расу дельтовых сазанов, нерестящихся обычно в средней части дельты, нагуливающих на луговых полях, а на зимовку направляющихся в ямы в низовья реки или в предустьевое пространство моря. Весенний ход сазана из ям в устье реки начинается рано — около второй половины марта — или несколько запаздывает в зависимости от вскрытия рек. Он достигает своего максимума, когда температура воды поднимается до 8—12° Ц, обычно во второй половине апреля и заканчивается к концу мая. Сперва начинает идти ямный сазан, залегавший в дельте, за ним появляется более крупный и упитанный, зимовавший в море. Осенний ход сазана в реки начинается с августа и продолжается до конца октября или до половины ноября при температуре +2—4° Ц. В южной части Каспийского моря, в зависимости от более высоких температур, сазан весной идет раньше в реки. Около устья Куры сазан с моря идет уже в конце марта и нерестится в озерах около дельты. Летом большая часть сазана выходит здесь снова в море и нагуливается там в прибрежных водах до осени, когда направляется в реку и залегает на зиму в ямах в ее низовья. Интересно, что и молодь сазана не избегает моря и встречается нередко в сильно осолоненной воде.

Другим представителем типичных пресноводных полупроходных рыб является лещ (*Abramis brama* L.), но он более чувствителен к соленой воде, чем сазан, и избегает средней части Каспия, встречаясь, главным образом, в его северных сильно опресненных водах и на юге. Весенний ход леща на севере начинается в конце марта, а на юге, в Азербайджане, в декабре—январе. Осенний ход леща из моря в реки, где он зи-

Муёт в низовых ямах, начинается с августа и достигает максимума в сентябре, на юге — несколько позже, в октябре — ноябре. Приблизительно в такие же сроки поднимается в реки и чехонь (*Pelecus cultratus* L.), встречающаяся преимущественно в северной части Каспийского моря, но и здесь не являющаяся особенно многочисленной.

Пресноводно-полупроходной рыбой является также судак обыкновенный (*Lucioperca lucioperca* L.), распространенный преимущественно в северной части Каспийского моря, в приволжском и приуральском районе; в меньшем количестве он встречается в водах Дагестана и Азербайджана. Судак не боится соленой воды и выходит в открытое море. Зимует он, однако, в реках, залегая в низовых ямах, а также в самой дельте реки и в ямах предустьевоего пространства. Нерестовый ход судака совершается в апреле и в конце апреля, и в мае он нерестится по всей дельте, а также в ильменах, в глубоких полях и старицах. В летнее время он держится в предустьевом пространстве и питается покатными мальками, иногда наблюдается и сильный ход его в реки навстречу малькам. Осенью, с наступлением холодов, он направляется на места зимовки, и этот ход его является важнейшим для промысла, особенно в реке Урале. В Тереке и в Куре весенний ход судака совершается раньше, а осенний позже, в зависимости от иных температурных условий. В Куре нерестовый ход его начинается даже в ноябре и продолжается всю зиму, достигая максимума в январе и оканчиваясь в мае.

Воблу (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) следует отнести также к пресноводным полупроходным рыбам, так как она теснейшим образом связана с плотвой (*Rutilus rutilus* L.), водящейся в верхнем течении Волги и вообще широко распространенной в реках, а также с сержушкой (*Rutilus rutilus fluviatilis* Jak.), живущей в Волге ниже устья Камы, — морская вобла не более как подвид плотвы, приспособившийся вторично к жизни в море. По данным Державина (1913) зиму вобла проводит в море, однако, огромные косяки ее подходят осенью близко к берегам и ложатся в ямы перед самыми устьями Волги, в которую на зимовку никогда

не входят. В конце января вобла начинает идти в реку единичными экземплярами, в половине февраля — уже косяками, в марте ход усиливается, но коренной выход зимовавшей перед устьями воблы — в апреле. В Волгу вобла поднимается невысоко, обычно лишь в пределах дельты, где происходит и нерест ее на полоях, на свежей луговой траве, только что залитой водою, с 25 апреля по 5 июня, но главным образом в первой половине мая. Лишь небольшая часть воблы доходит до Черного Яра и единичные особи — до Саратова. Уже с половины мая обессилевшая после нереста вобла начинает скатываться в море, где держится в более опресненных районах его северной части. Она поднимается также в Терек, в Урал и в Эмбу, тоже в низовые их части. В южной части Каспийского моря вобла представлена двумя близко родственными формами (*R. rutilus caspicus m. curensis* Berg. и *R. rutilus caspicus knipowitschi* Pravd.), идущими в Куру и в заливы юго-восточной части Каспия и во впадающие в них реки. Привязанность воблы к сильно опресненной воде, ее зимовка перед самыми устьями и нерест на полоях — все это ясно доказывает, что она не настоящая морская рыба, а вторичный пресноводный эмигрант в море.

К рыбам, привязанным к сильно опресненному предустьевому пространству Волги и из него не выходящим, относятся белоглазка (*Abramis sapa* Pal.), синец (*Abramis ballerus* L.), сырть или рыбец (*Vimba vimba persa* Pal.), представляющая собою каспийский подвид обыкновенной широко распространенной в реках сырти, густера (*Blicca bjoernna* L.), называемая на Волге «таранью», жерех (*Aspius aspius* L.) и сом (*Silurus glanis* L.) — все это настоящие пресноводные рыбы и, собственно говоря, выходение их из устьев Волги в пресноводное предустьевое пространство, которое становится несколько солоноватоводным лишь при сильных и продолжительных морях, ни в какой мере не делает их морскими. Они не перешли еще грани моря и показывают нам, каким способом мог совершаться этот переход и как могли вырабатываться пресноводные полупроходные рыбы. Еще более пресноводными являются окунь и щука, редко рискующие заходить в сколько-нибудь осолоненные воды.

Сравнивая миграции полупроходных пресноводных рыб с миграциями проходных морских, мы видим, что, по существу, они диаметрально противоположны: тогда как настоящие проходные рыбы приобретают новый элемент своей биологии в виде нерестовой миграции в пресные воды, пресноводные полупроходные рыбы расширяют лишь свои кормовые миграции, захватывая ими близлежащие области моря, поскольку им удается восстановить свою давно уже утраченную способность к перенесению повышенного содержания солей в воде. В первом случае дело идет о приобретении новых свойств и инстинктов, о перестройке всего процесса размножения и развития, во втором — восстанавливается лишь способность, ранее существовавшая, и древность происхождения пресноводных рыб, пожалуй, наиболее наглядно сказывается в той чрезвычайной затруднительности, с которой они вновь превращаются в морских обитателей. Мы видели, что такое обратное превращение доступно лишь немногим формам и даже у наиболее приспособленных, как сазан, судак и вобла, не достигает совершенства, — они избегают все же областей моря с нормальной для Каспийского моря, но по сравнению с океанической наполювину пониженной соленостью.

Подводя итог сказанному о миграциях пресноводных рыб, нельзя не отметить, что с переходом от жизни в море к пресноводному существованию миграционная деятельность заметно затухает и сокращается. Причиной этому является, конечно, прежде всего сокращение самой области обитания до узких пределов пресноводных стоячих водоемов или рек. Вместе с тем в озерах сама водная среда является менее подвижной, чем в море; в ней отсутствуют мощные течения, вызываемые разностями в плотностях воды, а равно и приливные и отливные течения, приводящие в непрерывное движение береговые воды морей. В реках, наоборот, мы находим постоянное сильное движение воды в одном направлении, и это является условием, мало благоприятным для речных рыб. Действительно, мы видели выше при рассмотрении проходных

рыб, какие огромные усилия приходится применять рыбам для подъема вверх по реке в борьбе с течением. Между тем в каждой сколько-нибудь значительной реке условия жизни в верховьях ее, в среднем течении и в низовьях очень различны во всех отношениях, — к ним необходимо приспособиться, и менять их для рыбы затруднительно. Вследствие этого на каждом большом участке реки вырабатываются собственные группы рыб, приспособленные к его условиям, и насколько возможно сокращаются пассивные и активные миграции. В некоторых случаях мы видим даже, что один вид заменяется другим, ему близко родственным, — так, на Волге плотва верхнего течения заменяется серушкой в среднем и нижнем. Наиболее опасным является течение реки для рыб на стадиях икры и молоди: если в этот период жизни рыба будет снесена с верховьев реки в низовья, ей придется потом затрачивать огромный запас энергии, чтобы попасть в прежние условия, а если ее снесет из области нижнего течения в море, то она погибнет, — потому целый ряд приспособлений препятствует такой пассивной миграции. Прежде всего ни у озерных рыб, ни тем более у речных мы не встречаем пелагической икры и пелагических личинок, столь широко распространенных в море. Икра пресноводных рыб откладывается на дно, часто прикрепляется к камням и к подводным растениям, иногда закапывается в грунт или прячется под камни. Для икрометания избираются места с наиболее спокойной водой — заливы, затоны, старицы или даже заливные луга (полюи), где вместе с тем из-за сильного прогрева воды развитие икры рыб ускоряется. Вышедшие мальки держатся долгое время в тех же спокойных местах, так как течением реки они могли бы быть далеко унесены. К тому же на мелких и медленно текущих или стоячих участках реки или в связанных с нею водоемах имеется и больше пищи для мальков. У мальков некоторых речных рыб на ранних стадиях развития имеются даже специальные приспособления для прикрепления в виде нити из слизи, которою они прикрепляются к неподвижным предметам. Все эти выработавшиеся у пресноводных рыб инстинкты и приспособления служат для предотвращения пассивной миграции, которая могла бы привести

молодь рыб в воды с совершенно иными условиями существования. Активные миграции сокращаются до минимума, сводясь обычно лишь к относительно коротким нерестовым миграциям, имеющим целью отыскать указанные выше удобные места для икрометания, находящиеся по возможности вблизи.

В замкнутых пресноводных водоемах миграции рыб так же, как мы видели, сводятся главным образом к подходу к берегам или ко входу в реки для нереста. У берегов и в реках, на мелких местах, условия для развития икры и для подрастания молоди лучше, чем на глубинах, — вода сильнее прогревается, лучше снабжается кислородом, содержит больше мелких животных и растений, служащих пищею малькам. С сокращением размеров пресноводных водоемов уменьшается, конечно, амплитуда этих нерестовых миграций, но полностью они не исчезают, и даже в маленьких озерах весной окуни, щуки и другие населяющие их рыбы приближаются к берегам и выходят на заливные луга для нереста, так как относительные различия между береговой и глубинной областью сохраняются.

Совершенно особняком среди пресноводных рыб и даже особняком во всем животном царстве стоит по своим миграциям речной угорь (*Anguilla vulgaris* L.). До самого последнего времени миграция его и способ размножения оставались загадкой, интриговавшей ученый мир, и самый способ решения этой загадки настолько интересен и поучителен, что на нем стоит остановиться подробнее и рассмотреть вопрос несколько в историческом аспекте. Предварительно надо познакомиться с распространением этой замечательной рыбы и с ее жизнью в пресных водах.

Угорь (рис. 69) распространен по берегам Европы от Нордкапа до Гибралтара и у западного берега Африки до тропика Рака; он входит в Немецкое и Балтийское моря, а также в Средиземное море, где доходит до Босфора (рис. 73). Он проникает и в Черное море. Он встречается во всех более или менее крупных реках, впадающих в эти моря, поднимается до их верховьев, иногда на высоту до 1 000 м, заходит в связан-

ные с ними и особняком стоящие озера и даже в пруды. Угорь обладает совершенно исключительной для рыбы способностью распространения, так как может передвигаться не только в воде, но и на суше. Неоднократно наблюдались угри, переползающие из одного водоема в другой ночью по влажной траве и делающие таким образом несколько километров. Благодаря особому устройству своих жаберных крышек они могут долго жить без воды. Шеффер (Schaeffer, 1919) проделал с ними ряд опытов в шхерах около Стокгольма и убедился в том, что пойманные угри, унесенные вглубь

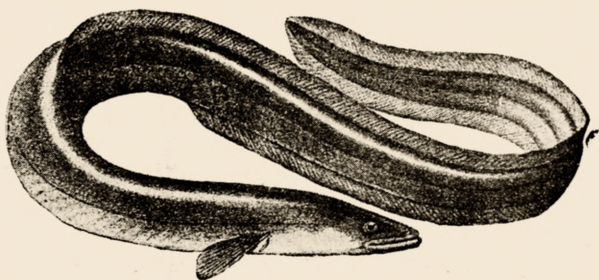


Рис. 69. Речной угорь (*Anguilla vulgaris* L.) (по Бенеке).

острова на 1—2 км от моря, будучи выпущены, сейчас же поворачиваются головами к морю, которого совершенно не видно, и ползут по траве с такой быстротой, что человек пешком едва может следовать за ними. Они обладают способностью чувствовать воду и направляться к ней по кратчайшему расстоянию.

Угорь — хищник и питается всякой живой добычей без особого разбора; он не брезгует и падалью. По характеру своему он чрезвычайно подвижен и, хотя в обычное время, до наступления половой зрелости, и не предпринимает правильных миграций, но постоянно находится в движении и охотно меняет место жительства. Лишь на зиму в средней Европе угорь забирается в более глубокие места реки или озера и там зарывается в ил, свернувшись по нескольку штук вместе, проводит в неподвижности все холодное время, лишь с наступлением тепла отправляясь опять на поиски за пищей. Перебираясь из одного водоема в другой, угорь поль-

зуются самыми малейшими ручейками, забирается даже в трубы и иногда попадает в водопровод как это по сообщению Бишопа (Bischof, 1908) наблюдалось в Галифаксе, когда угри явились настоящим бедствием для города, так как закупорили трубы, которые потом пришлось вырывать и сменять.

Жизнь угря в реке начинается с появления у ее устья в море в определенное время года огромных стай прозрачных угрей («Glasaal» в Германии, «elver» англичан), — небольших, длиной в 6—8 см, совершенно прозрачных угревидных рыбок (рис. 71, 1.) К устьям рек Англии и Шотландии они подходят иногда такими густыми массами, что их вычерпывают сачками и небольшими неводами десятки и сотни центнеров. Эти скопления рыбок входят в реку и начинают подниматься вверх по течению, причем в пути прозрачные угри постепенно делаются непрозрачными, развивая в коже пигмент. Они получают оливковую или зеленоватую спину, белое или светложелтое брюхо и бока, — иначе говоря, принимают мало-помалу окраску взрослых угрей. Большое количество этой нежной молодежи гибнет в пути от всяких неблагоприятных внешних условий, а также становится пищею хищных рыб, птиц и млекопитающих, но значительное число их все же устранивается в реке, в ее притоках и в соседних озерах, начинает усиленно питаться, поедая мелкую добычу и растет, не особенно, впрочем, быстро. Первоначально молодые угри не покрыты чешуею, они приобретают ее лишь будучи 18 см длины через 2—5 лет после входа в реку. Рост и развитие угрей очень сильно зависят от внешних условий. Определение их возраста по чешуе и отолитам мало надежно, но все же ряд исследований в этом направлении был предпринят. По данным Эренбаума и Марукавы (Ehrenbaum u. Marukawa, 1912) самцы угрей проводят в пресной воде не менее 5½ лет, но большинство живет 6½—8½ лет, а иногда и более, самки остаются не менее 7½ лет, обыкновенно же — 8½ лет. Веса в 0,5 кг угорь достигает лишь через 10—11 лет пребывания в реке, между тем как встречаются угри, гораздо более тяжелые, и можно думать, что им не менее 25 лет. Самцы всегда гораздо меньше самок и редко превосходят длину в 45 см.

С давних пор уже было известно, что, достигнув определенного возраста, угри предпринимают обратную миграцию в море. Перед этой миграцией, отчасти во время нее, они претерпевают некоторые изменения во внешности, являющиеся как бы их брачным нарядом. Спина, обычно зеленоватая, становится темнокоричневой или черной, желтые бока и брюхо делаются белыми, серебристыми. Меняется и форма головы: мясистые верхние губы становятся тонкими, рыло заостряется и, что особенно замечательно, при входе в море сильно увеличиваются глаза (рис. 70). Все эти изменения совершаются довольно медленно, — по одним определениям они требуют 3—4 месяцев, но могут продолжаться и дольше при неблагоприятных обстоятельствах, по другим — $\frac{3}{4}$ —1 год, а у более крупных угрей они протекают еще более долгий срок.

Спуск угрей вниз по реке проходит мало заметно, так как они идут большею частью ночью по глубоким местам реки. Выход их из реки в море совершается также ночью. Якоби (Jacoby, 1880) описывает это следующим образом в Комаккио (лагуны южнее дельты реки По): «густые стаи угрей тянутся из лагун в море, когда в безлунную ночь небо все покрыто тучами, и особенно, когда ревет ветер и дождь льет потоками, — в такую погоду они прямо штурмуют шлюзы, закрывающие вход в канал, собираясь со всех лагун». В ясные лунные ночи хода угрей нет вовсе или он слабый, днем они никогда не идут, так как явно боятся света.

Для какой цели угри опять спускаются в море, долгое время было неизвестно, так как вопрос об их размножении до конца XIX века оставался одним из самых темных вопросов биологии. Еще древние естествоиспытатели, Аристотель, Плиний, Атений и др., знали, что у угрей никогда не наблюдается ни икры, ни молок в теле, и мнения об их размножении высказывались самые фантастические, — так, Аристотель полагал, что угри возникают в иле, в болотистых озерах, «из кишок земли», которые сами по себе рождаются из ила и влажной земли, — по некоторым толкованиям под «кишками земли» он понимал дождевых червей. По мнению Плиния угри образуются не прямо из ила и земли, а лишь в том случае, если два угря, сами по себе

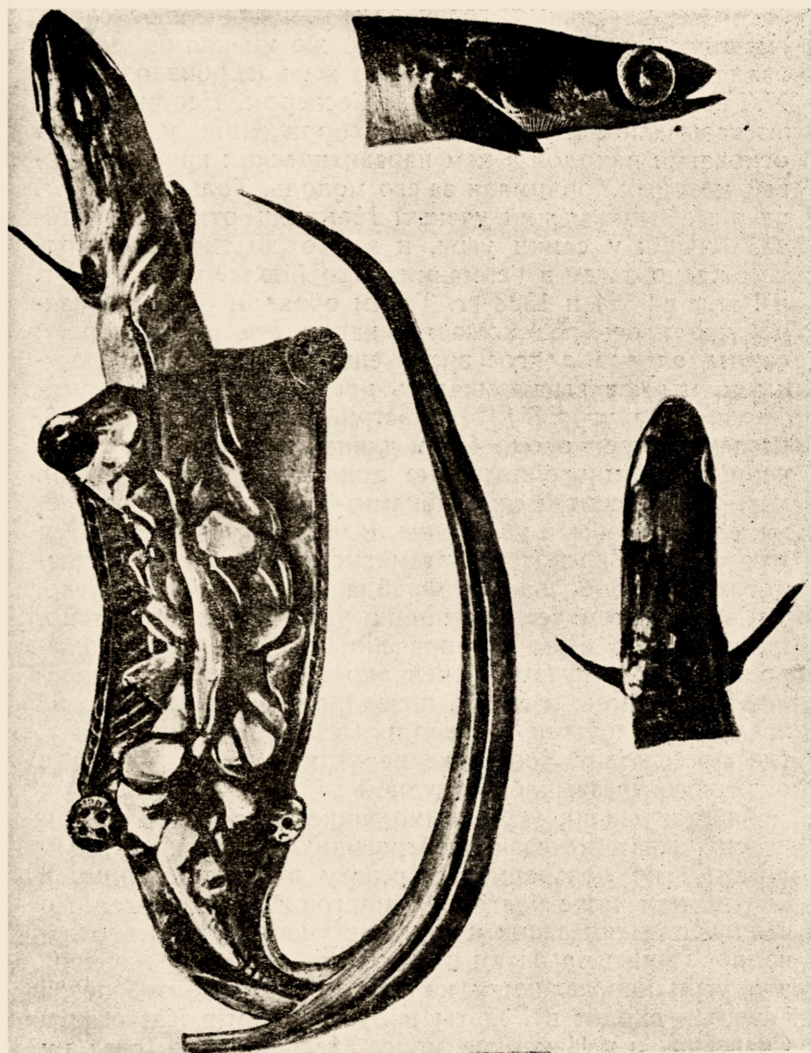


Рис. 70. Речной угорь-самец (*Anguilla vulgaris* L.) из моря. Слева—
вскрытый, с лопастевидными семенниками („орган Сирского“).
Справа—голова угря сбоку и сверху, с большими глазами и заост-
ренным рылом (по Иог. Шмидту).

бесполое, трутся друг о друга и выделяют слизь, смешивающуюся с землей. Этому же мнению придерживались Атены и Оппиан, и оно же воспроизводится в XVI веке Ронделе и Конрадом Геснером. Неоднократно высказывались и мнения о живорождении у угря на основании находок в нем паразитических круглых червей, которых принимали за его молодь. Только в 1777 г. впервые итальянский ученый Мондини открыл и описал яичник у самки угря, и это открытие было подтверждено затем в Германии Отто Мюллером в 1780 г. и Ратке в 1824 и 1838 гг. Таким образом было доказано, что угорь размножается как и все рыбы икрой; самцы, однако, долгое время еще оставались неизвестными, и даже высказывались предположения о гермафродитизме угря. В 1874 г. австрийский ученый Сирский, исследуя угрей около 40 см длины, нашел у них рассеченный на многочисленные лопасти орган (рис. 70), который он считал семенниками, — однако, долгое время в этом не были убеждены, и этот орган описывался как «орган Сирского». Затем гистологическими исследованиями Зибольда и Фрейда было подтверждено, что это в самом деле семенники угря, и, следовательно, окончательно было установлено, что угорь размножается половым путем и очевидно в море, куда направляются и самцы и самки, правда, с совершенно еще незрелыми половыми железами. Оставалось определить, где происходит размножение угря в море, — но это оказалось чрезвычайно трудной задачей.

Действительно, угри, выходящие из рек в Атлантический океан, исчезают совершенно бесследно и, повидимому, не возвращаются в реку вторично. Лишь в Балтийском море благодаря многочисленным исследованиям скандинавских и финских ученых удалось сперва проследить, а затем и доказать опытами мечения, что угри направляются на запад, идут вдоль берегов Швеции, входят в Бельты и Зунд, затем в Каттегат и Скагеррак и в Немецкое море. Здесь, однако, след их опять совершенно терялся, и относительно дальнейшей их судьбы можно было лишь строить ни на чем не основанные предположения.

Что угри идут для икрометания, было выяснено измерениями икринок в их яичнике, произведенными

Бенеке и Гермесом у берегов Пруссии: оказалось, что у угрей в декабре икринки имеют в диаметре 0,03—0,09 мм, в сентябре—0,1 мм, в октябре—0,16 мм, в ноябре—0,18—0,23 мм, т. е. они увеличиваются в размерах и, следовательно, созревают. Время хода угря из рек в море оказалось очень различным,—ход растягивается обыкновенно с весны до осени, но в разных местах достигает максимума в разное время. Так, в устьи Рейна и Везера угри спускаются в наибольшем числе в сентябре и октябре, в реках Балтийского моря наблюдается сильный весенний ход, в реках Дании и Англии угри выходят в море с августа по ноябрь.

Была определена и скорость, с которою угри продвигаются при своем ходе в Балтийском море: по наблюдениям скандинавских исследователей они делают до 36 км в сутки, но иногда быть может и 50 км, средняя скорость их, однако, определяется в 14 км в сутки. При этом, подобно мигрирующим лососям, они ничего не едят и сильно теряют в весе,—на пути от Финляндии к южной Швеции, пересекая Балтийское море, угри теряют за 20—93 дня пути от 75 до 150 г. Путем изучения полового состава угрей, живущих в реке и выходящих в море, было обнаружено и еще одно интересное обстоятельство: оказалось, что в реке держится чрезвычайно мало самцов, не более 10%, тогда как в устье реки, в бухтах и предустьевых пространствах рек преобладают самцы, отличающиеся относительно малыми размерами, в устьях итальянских рек самцы составляют от 73 до 90%. Повидимому, большое количество прозрачных угрей не поднимается в реку вовсе, а остается в устье и в море перед ним, в солоноватой воде и там превращается во взрослых угрей, присоединяющихся затем к идущим из реки самкам (Walter, 1910).

Все эти исследования, детализировавшие условия хода угрей в море, не решали основного вопроса о месте и способе нереста угря. Решение этого вопроса пошло другими путями.

С первой половины прошлого столетия еще была известна маленькая прозрачная рыбка с высоким, сжатым с боков телом, попадавшаяся в Мессинском заливе, где подводные течения выходят с глубины и часто выносят на поверхность обитателей глубин. Строение

ее было столь своеобразно (рис. 71, 2), что заставило систематиков не только создать для нее особый род— *Leptocephalus*, — но и отдельное семейство и даже отдельный отряд, который, впрочем, ставился еще Ярреллем (Yarrell, 1859) рядом с угрями. Было описано несколько видов этих «лептоцефалов» из Средиземного

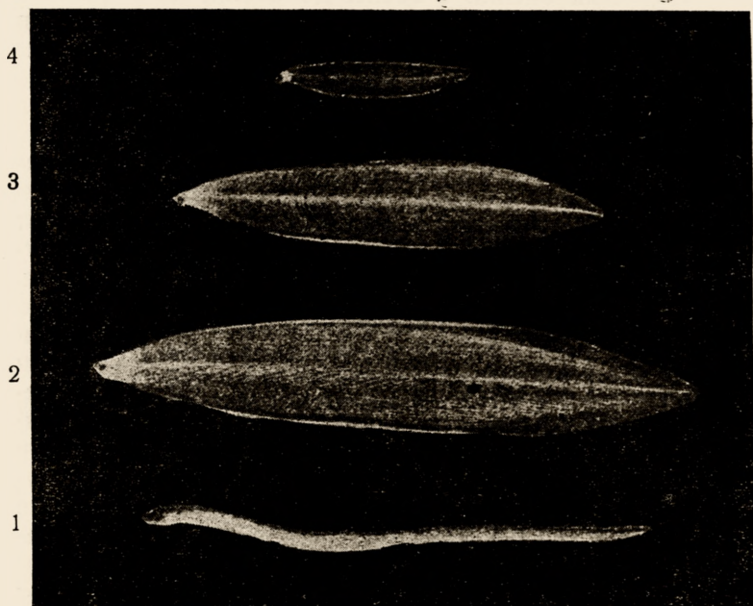


Рис. 71. Четыре стадии развития речного угря: 1—прозрачный угорь („elver“), входящий в реки; 2—лептоцефал (*Leptocephalus brevirostris*) в 75 мм длины; 3—лептоцефал в 55 мм длины; 4—лептоцефал в 25 мм (по Иог. Шмидту).

моря и из Атлантического океана, различавшихся формой тела, строением зубов и другими признаками. В 1861 г., однако, германский зоолог Ф. В. Карус высказал предположение, что «лептоцефалы», по всей вероятности, личинки рыб; несколькими годами позже Джилль в Соединенных штатах и Дарест во Франции связали этих личинок с морскими угрями (*Conger*), а А. Гюнтер в 1880 г. — с муренами (*Muraenidae*). Наконец, в 1897 г. было опубликовано сенсационное открытие двух ита-

льянских ученых, проф. Б. Грасси и его ученика Каландруччио (Grassi et Calandruccio, 1897), которым удалось проследить шаг за шагом превращение одного из лептоцефалов — *Leptocephalus brevirostris* — в давно уже всем знакомого прозрачного угря. Они получили лептоцефалов в Мессинском заливе и не только сравнили их анатомически с прозрачным угрем, входящим в реку, причем обнаружилось, например, одинаковое число позвонков, но и нашли промежуточные стадии между ними; наконец, они проследили за метаморфозом лептоцефала в прозрачного угря и непосредственно в аквариуме. Грасси и Каландруччио высказали предположение, что речные угри размножаются тут же на больших глубинах и первые стадии развития проводят зарывшись в грунт дна, подобно ланцетникам. Это как будто подтверждалось тем обстоятельством, что в том же Мессинском заливе течение выносило на поверхность и угрей с очень темной окраской тела, с огромными глазами и с сильно развитыми половыми железами.

Установление связи между *Leptocephalus brevirostris* и речным угрем дало ключ к решению вопроса о месте и способах размножения угря: надо было лишь найти место, где встречаются эти личинки в море и проследить за их развитием. В это время существовал уже Международный совет по изучению морей, и вопрос об изучении размножения угря силами всех объединившихся государств севера Европы был поставлен им на первую очередь, причем особо деятельное участие в решении этого вопроса приняла Датская секция совета, так как Дания была наиболее заинтересована в промысле угрей. Потребовалось, однако, много лет упорного труда и огромной затраты энергии, таланта и знаний со стороны главного инициатора этого дела, знаменитого датского ихтиолога Иоганна Шмидта, скончавшегося в 1933 г., прежде чем удалось решить эту трудную проблему.

В 1904 г. датским экспедиционным судном «Тор» был впервые найден в Атлантическом океане, между Исландией и Фарерскими островами, *Leptocephalus brevirostris*, и в том же году ирландское экспедиционное судно «Хельга» поймало второй экземпляр к западу от Ир-

ландии, в поверхностных слоях воды над глубинами в 1 000 м. Эти находки доказывали несомненность размножения речного угря в Атлантическом океане, и с 1905 г. Иоганн Шмидт предпринял ряд систематических поисков тех мест в океане, где встречаются наиболее молодые личинки угря. С 1905 по 1910 г. эти поиски предпринимались в водах, ближайших к берегам Европы, на датском экспедиционном пароходе «Тор», с 1911 по 1921 г. (с продолжительным перерывом, вызванным мировой войной) они производились частью путем планктонных ловов с коммерческих датских судов, которым предоставлялось лишь необходимое снаряжение, частью (в 1913 и в 1921 и 1922 гг.) на шхунах «Маргарита» и «Дана», предоставленных частными компаниями. Вместе с тем была проделана и огромная лабораторная работа по изучению личинок угрей Атлантического океана, которые чрезвычайно трудно различимы и требуют таких кропотливых приемов, как счет миомеров (мышечных сегментов) и позвонков под микроскопом.

Первые же проведенные надлежащим образом пелагические ловы показали, что *Leptocephalus brevirostris* встречается в большом количестве в Атлантическом океане к западу от линии, соединяющей Фарерские острова с западной оконечностью Франции (Бретань) и к западу от 1 000-метровой глубины, тогда как в береговых водах, в Немецком море, в Балтийском, в Ламанше и на банках встречаются либо прозрачные угри, либо лептоцефалы, проходящие метаморфоз. При этом оказалось, что при метаморфозе личинка угря укорачивается на 10 мм и прозрачные угорьки, входящие летом в реки Англии и имеющие среднюю длину 65 мм, происходят от тех личинок в 75 мм длины, которые ловятся к западу от указанной линии. Превращение их в прозрачных угрей требует около года времени (Schmidt, 1923).

В 1910 г. исследования норвежского экспедиционного судна «Михаил Сарс» показали, что в центральной части Атлантического океана, кроме лептоцефалов средней длиной в 75 мм, встречаются более мелкие, но относящиеся к тому же виду в 41—60 мм (рис. 71, 3). Это заставляло думать, что центр размножения угря нахо-

дится посредине океана, где-то между Азорскими и Бермудскими островами, и что эти маленькие личинки произошли в том же году, а крупные в 75 мм имеют уже год от роду (Hjort, 1910).

В 1911 г. Иоганну Шмидту удалось найти в одном из сборов коммерческих судов личинку еще меньшей длины, в 34 мм, пойманную далее к западу, а также доказать, что личинки в 47—69 мм встречаются весной, — это делало мало вероятным, чтобы их можно было считать личинками того же года.

Необходимо было предпринять систематические поиски в Атлантическом океане, чтобы выяснить точное распределение личинок разной длины, а также наметить границы, за которыми они отсутствуют. Иоганну Шмидту удалось это сделать в 1913 г., когда ему была предоставлена небольшая шхуна «Маргарита». На ней он проделал путь от Фарерских островов до Азорских, оттуда до банок Нью-Фаундленда и обратно на юго-запад к островам Вест-Индии. Эта поездка дала обширный сбор личинок угря (714 экземпляров) и выяснила ряд интересных обстоятельств. Прежде всего обнаружилось, что к западу количество лептоцефалов возрастало и достигло максимума западнее 50° з. д. Вместе с тем, к западу размеры личинок уменьшались, как показывают следующие цифры

Долгота станции	29° з. д.	45° з. д.	56° з. д.
Длина личинок	59—65 мм	50—55 мм	35—40 мм

Намеченные этим рейсом «Маргариты» границы распространения личинок угря делали ясным, что личинки появляются откуда-то из юго-западного угла океана, но сколько-нибудь точного местонахождения все же получить не удалось. В то же время была найдена личинка еще меньших размеров, длиной в 17 мм и несколько личинок в 20—30 мм (рис. 71, 4), но они составляли лишь 1—2% всего сбора.

Экспедиция на «Маргарите» закончилась катастрофой: шхуна потерпела крушение, сев на подводные скалы. К счастью, никто из членов экспедиции и из команды не пострадал и собранные коллекции также удалось спасти. Затем последовал долгий перерыв в работе из-за мировой войны, и лишь в 1920 г. Иоганну

Шмидту удалось продолжить начатые исследования в западной части Атлантического океана на моторной шхуне «Дана» в 550 тонн. За две навигации было сделано 130 станций и был собран огромный материал по личинкам речного угря (6 000 экземпляров), американского угря и различных видов морских угрей. Самый замечательный результат заключался, однако, в том, что удалось найти лептоцефалов длиной менее 10 мм,— это были уже несомненно личинки, только что вышедшие из икры (рис. 72). Они были обнаружены на глубине 200—300 м на 25 станциях, и если эти пункты нанести на карту, то оказывается, что все они находятся в пределах одной области, расположенной между Бермудскими и Багамскими островами, примерно между 22 и 30° с. ш. и 48 и 65° з. д. (рис. 73). Благодаря большому количеству станций «Дана» и богатым сборам явилась возможность провести границы распространения и для личинок длиной менее 15, 25 и 45 мм, а сопоставляя время поимки с крайними и средними размерами личинок удалось безо всякого труда установить и их возраст. Результаты этих определений выразились в следующей таблице:

Год от рода	Область распространени	Пределы размеров (в мм)	Средние размеры (в мм)
0	Западный Атлант. океана	7—37	25
I	Средн. часть океана . .	40—70	52
II	Континент. ступень . .	60—88	75
III	Устья рек Европы . . .	Прозрачные угри после метаморфоза	

Таким образом была выяснена вся история развития личинок. Икрометание угрей происходит весной, появляющиеся тогда 7—10-миллиметровые личинки требуют двух лет, чтобы достичь предельной для личинки 75 мм длины, и еще одного года для того, чтобы превратиться в прозрачных угрей, подходящих к берегам Европы. За время этого роста они частью активно, но, главным образом, благодаря подхватывающему их течению Гольфстрима пересекают океан и рассеиваются, так что, подходя, к берегам Европы, оказываются

распределенными на пространстве от 60° с. ш. до Гибралтара и даже несколько южнее его.

Во время рейсов «Дана» были собраны богатые материалы также по личинкам американского угря (*Anguilla rostrata* Le Sueur), который в Северной Америке распространяется от южной оконечности Гренландии и от Лабрадора до Гвианы и островов Вест-Индии, не достигая, однако, южных берегов Караибского моря (рис. 74). Его образ жизни в реках Америки совершенно со-

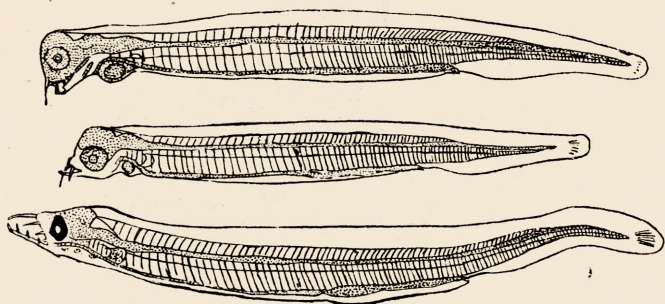


Рис. 72. Личинки речного угря. Две верхние — самые ранние („praelarvae“), в 6 и 5 мм длины с нерезорбированным желточным пузырем. Нижняя — без желтка, длиною в 7 мм (по Иог. Шмидту).

ответствует образу жизни нашего речного угря, и сам американский угорь трудно отличим от последнего, — он различается лишь числом позвонков. Личинки обоих угрей также очень схожи между собой, и различить их можно только на основании подсчета миомеров под микроскопом: у американского угря среднее число их больше, чем у нашего речного. Исследования, произведенные на шхуне «Дана», показали, что и области икротетания обоих угрей находятся приблизительно в одном месте, только центр области икротетания американского угря располагается несколько западнее и южнее центра европейского угря. Личинки американского угря, длиною в 7—8 мм, появляются в феврале, когда очевидно происходит икротетание; в апреле их средние размеры уже 20—25 мм, в июне—30—35 мм, в июле — 40 мм, в сентябре — 50—55 мм, и к концу года они достигают нормальных размеров в 60—65 мм,

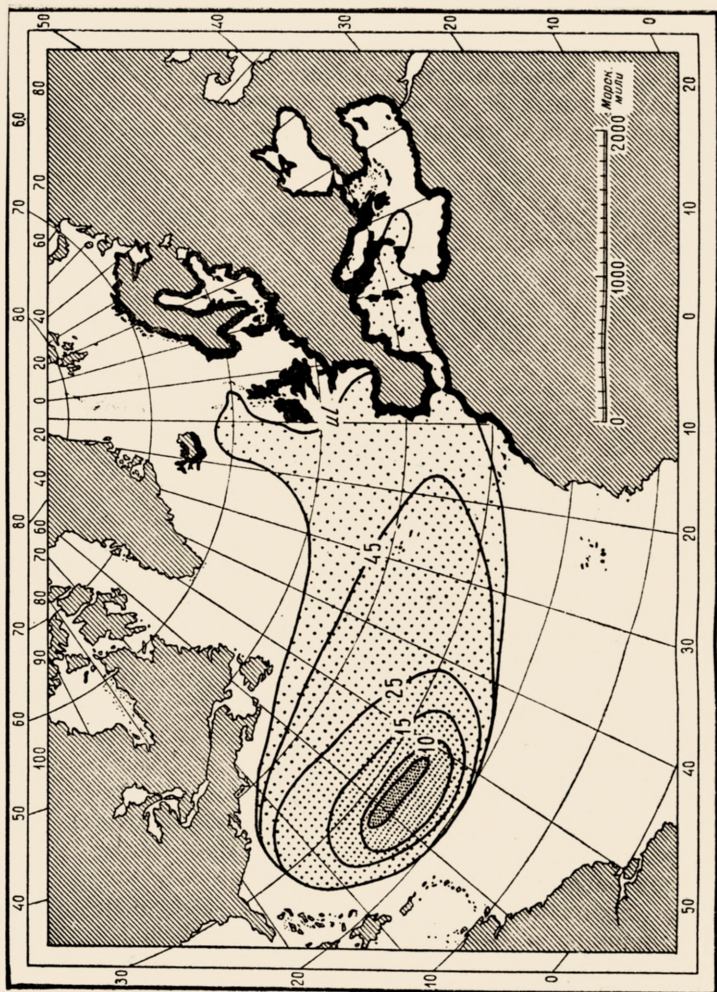


Рис. 73. Распространение личинок угря и взрослых речных Угрей в Атлантическом океане и по-его берегам. Черная полоса по берегам Европы и Африки отмечает те области, в реки которых входят прозрачные угри. Заштрихованное пространство, ограниченное линией *и*, отмечает область распространения пелagicких личинок речного угря. Кривые ограничивают пространство, где встречаются личинки меньшей длины (в миллиметрах), чем цифра, стоящая на кривой. Темная полоса внутри границ 10 мм личинок отмечает область, где были найдены личинки в 5—7 мм (по Йог. Шмидту).

так что в начале зимы приступают к превращению. Уже в марте совершенно прозрачные угорьки длиной в 57 мм (они при метаморфозе также укорачиваются)

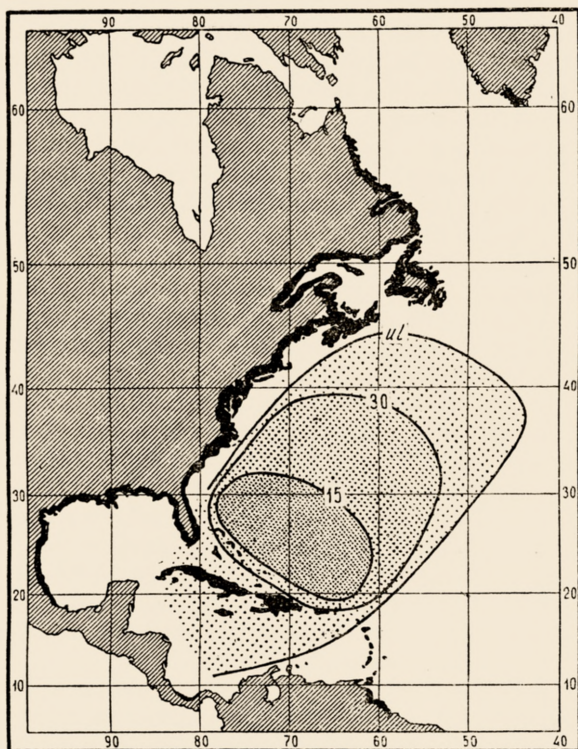


Рис. 74. Распространение личинок и взрослых форм американского угря (*Anguilla rostrata*) в Атлантическом океане. Черная полоса по берегам Америки отмечает области, в реки которых входят прозрачные угри. Заштрихованное пространство—область распространения пелагических личинок американского угря. Кривые ограничивают пространство, внутри которого встречаются личинки меньшей длины, чем стоящая на кривой. *ul*— граница лептоцефалов, не находящихся на стадии превращения в прозрачных угрей (по Иог. Шмидту).

проникают в устья рек в Вест-Индии, в апреле они входят в реку Потомак (залив Чезапик), в мае — в реки штата Массачусетс. Таким образом, все развитие американского угря совершается не в три года, а в один

год. Иоганн Шмидт ставит это в связь с тем обстоятельством, что «так как пелагическая стадия личинок американского угря продолжается лишь один год, у личинок нет времени совершить путешествие до берегов Европы, — до них слишком далеко, чтобы можно было пройти это расстояние в течение года, у европейского угря дело обстоит иначе, — время его личиночного развития в три раза длиннее, и вследствие этого он оказывается далеко от западной части Атлантического океана, когда совершается его превращение в прозрачного угря» (Schmidt, 1923). С такой постановкой вопроса, однако, едва ли можно согласиться. Скорее можно себе представить, что из этих двух видов угря нормальное развитие мы встречаем у американского, так как у него развитие длится примерно такой же срок, как у морских угрей, — около года, и скорость развития личинок, а равно быстрота их миграции являются вполне согласованными с расстоянием места его икрометания от устьев рек, до которых должны добраться его личинки. Что касается европейского угря, то его развитие, без сомнения, ненормально растянуто вследствие того, что его место икрометания оказалось слишком удаленным от устьев рек, в которых он живет во взрослом состоянии. Другой вопрос, как могло произойти такое удаление места икрометания, и на него мы пока можем ответить лишь гипотезами, о которых далее будет речь.

Исследования, произведенные на шхуне «Дана», решили во всяком случае многовековую загадку размножения угря, и решение это показало, что угорь обнаруживает действительно совершенно исключительные способности миграции: два раза в своей жизни — первый раз в качестве личинки, второй — во взрослом состоянии — он совершает миграцию через моря (Балтийское, Немецкое, Средиземное) и через весь Атлантический океан — путь, составляющий по воздушной линии 7 000—8 000 км. Жизнь его делится на три периода, в течение которых он коренным образом меняет среду и свои к ней отношения. Родившись на мрачных глубинах, куда не проникает ни один луч света, под огромным давлением, угорь в виде личинки поднимается на залитую лучами тропического солнца поверхность

моря и в течение трех лет движется по течению и увлекается последним. Претерпев за пределами 1 000-метровых глубин превращение, вызванное вероятно уменьшением солености воды, он устремляется в пресную воду и идет по реке уже против течения. За время своей продолжительной жизни в пресной воде, иногда в течение 20—25 лет, угорь обнаруживает чрезвычайную подвижность и способность приспособляться к самым разнообразным условиям жизни: он держится то в прозрачных водах озер, находящихся на 1 000 м над уровнем моря, то в мутных устьях реки, где зимою зарывается в ил, поднимается то вверх по реке вместе со своею молодеью, то опускается вниз, иногда даже покидает водную среду и преодолевает по суше большие пространства, разделяющие водоемы. С приближением половой зрелости, но задолго еще до ее наступления, он снова меняет свой облик и вместе с тем меняет и отношение к окружающей среде, определенно направляясь вниз по течению к морю, снова приспособляясь к морской воде и к существованию на больших глубинах (на это указывает увеличение его глаз и приобретение костями скелета рыхлости, а кожей — черного пигмента). На этой третьей стадии своей жизни он идет в море — теперь опять против течения, устремляясь к той единственной, относительно небольшой области, по другую сторону океана, где только и возможно его размножение. Совершив этот важнейший акт единственный раз в своей жизни, угорь погибает на больших морских глубинах, — ни один из угрей не возвращается снова к берегам. Мы имеем таким образом у угря миграционную способность, доведенную до крайних пределов сложности и совершенства, — с нашей человеческой точки зрения, доведенную до абсурда.

Вполне естественно возникает теперь вопрос: каким же способом возможно осуществление этого изумительного цикла миграций угря, особенно — как может осуществляться нахождение области икрометания половозрелыми угрями? Говорить здесь об участии памяти, как справедливо указывает Свен Экман (Eckman, 1932), не приходится, так как личинки угря во время своего трехлетнего путешествия через океан

не получают никаких раздражений, которые могли бы быть запечатлены памятью и могли бы послужить затем ориентировочными моментами. Личинки несутся течением в массе прозрачной океанической воды, помогают сами активными движениями своему продвижению вперед к неизвестной им цели, но не встречают по пути никаких вех, которые могли бы зафиксироваться в их памяти и послужить взрослому угрю через много лет жизни для обратного нахождения дороги к месту своего рождения.

Основываясь, с одной стороны, на гидрологических особенностях Атлантического океана, с другой — на

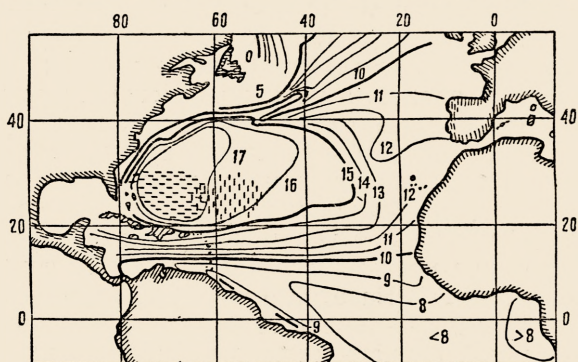


Рис. 75. Северный Атлантический океан с изотермами, представляющими распределение температур воды на глубине 400 м. Вертикальная штриховка покрывает область нереста и икрометания речного угря, горизонтальная — область размножения американского угря (по Свену Экману).

физиологических реакций угря, Экман дает очень правдоподобное объяснение этому явлению. Область икрометания речного угря, расположенная в Саргассовом море над наибольшими глубинами Атлантического океана в 6 000—7 000 м, характеризуется тем, что является самой теплой областью в океане, как показывает прилагаемая карта (рис. 75), изображающая распределение температур на глубине 400 м, — из нее ясно, что область икрометания европейского угря располагается между изотермами 16—17°, тогда как область американского охватывается изотермой 17° Ц. На этих глубинах температуры остаются почти круглый год по-

стоянными, почему, быть может, угорь и придерживается глубин. Впрочем, глубины для него имеют еще и другие преимущества, — на них не простирается волнение, движение воды там вообще очень слабо и там меньше встречается крупных хищников, которые могли бы быть опасными угрю. Если взглянуть на распределение всех других изотерм в Атлантическом океане к востоку от области икрометания угря, то ясно, что из какого бы пункта побережья Европы или Северной Африки ни вышли угри, если они будут руководствоваться постепенно повышающейся температурой воды, они должны будут притти кратчайшим путем к области наиболее теплой воды, т. е. к месту своего икрометания. Известно, что рыбы вообще обладают способностью тонкого различения температурных разностей и руководствуются ими в своих миграциях. Достаточно допустить у угря такую способность, чтобы понять, каким образом он может достичь области икрометания без всякого участия памяти, — достигнув ее, он останавливается автоматически, так как далее уже не наблюдается повышения температуры. В данном случае возможно, впрочем, допустить и участие чувствительности угря к изменению солености, так как линии одинаковой солености, изогалины, распределяются в Атлантическом океане почти параллельно изотермам, и область икрометания угря принадлежит в то же время и к области максимальной солености. При переходе из реки в море угорь под влиянием новых внешних раздражений, а может быть и благодаря внутренним раздражениям половыми гормонами, приобретает склонность двигаться в сторону наибольшей солености и наиболее высокой температуры. Если он идет из Балтийского моря, то первое время, вероятно, преобладает влияние раздражений со стороны солености воды, и с помощью этих раздражений он находит датские проливы, к которым соленость воды постепенно повышается, вступает в Немецкое море с его еще большей соленостью и из него вокруг Англии или через Ламанш попадает в океан, где уже одновременно может руководствоваться и химическими и температурными раздражениями. Он устремляется к источнику максимальных раздражений совершенно так же, как

ночная бабочка летит на свет фонаря, раздражающий ее органы зрения.

Обратная миграция личинок-лептоцефалов является преимущественно пассивной миграцией. Их листовидная форма тела не что иное, как приспособление к пассивному перенесению течением: увеличение поверхности угревидно извивающегося плоского тела усиливает давление на него движущейся воды течения. Активные движения личинки руководствуются главным образом отрицательным реотаксисом, т. е. стремлением двигаться по течению, а не навстречу ему. Некоторую роль, вероятно, играют химические и термические раздражения, получаемые личинкой, но едва ли они могут при ее слабости направлять ее движения. Влияние их сказывается, однако, когда личинка достигает континентальной ступени у материка Европы, где соленость воды сильно падает: здесь под влиянием новых раздражений начинается превращение в прозрачного угря. Движение личинок в океане, завися главным образом от течения, подчиняется различным случайным влияниям, почему они движутся не по одной линии, а расходятся широким веером и оказываются распределенными по всему побережью Западной Европы и Северной Африки. При этом, разумеется, происходит полная перетасовка их и, например, потомство какого-нибудь норвежского угря может частично оказаться в устье африканской реки. Это подтверждается биометрическими исследованиями европейских угрей, произведенными Иоганном Шмидтом: исследуя угрей из самых разнообразных и сильнейшим образом между собою различающихся местностей, он не нашел среди них отдельных рас, — все угри вариировали приблизительно в одних и тех же пределах, представляя собою как бы одно население.

Самый процесс миграции угря, таким образом, становится для нас более или менее понятным, но совершенно загадочным кажется их способ возникновения. Действительно, как объяснить образование места размножения угрей в расстоянии нескольких тысяч километров от тех рек, в которых они проводят значительную часть жизни, где вырастают и накапливают силы и резервные вещества для предстоящего огромного пу-

тешествия? Некоторым разъясняющим обстоятельством может служить происхождение речного угря. Его ближайшие родственники—американский угорь (*Anguilla rostrata*) и японский угорь (*A. japonica*) ведут очень сходный с ним образ жизни, все же остальные угри — рыбы исключительно морские и свойственные тропическим водам Индийского и Тихого океанов. Они также размножаются на глубинах и имеют пелагических личинок-лептоцефалов. Это объясняет до некоторой степени привязанность нашего угря к самому теплему месту Атлантического океана. Происходя от тропических угрей, приспособившись во взрослом состоянии к пресной воде и приобретя необходимую в связи с этим выносливость по отношению к резкому изменению температур, речной угорь все же для своего размножения и первых стадий развития удержал привязанность к сильно соленой воде глубин с высокой температурой.

Для объяснения удаленности места икротетания угря от берегов Европы рядом исследователей была сделана интересная попытка связать размножение угря с известной теорией перемещения материков А. Вегенера. По этой теории перед началом третичной эпохи Атлантический океан представлял собою узкую щель между сдвинутыми в те времена континентами Европы, Азии, Африки — с одной стороны и Америки — с другой. В эоцене материки раздвинулись сильнее и образовали более широкое море со значительными глубинами, связанное мелководным рукавом на месте современного Средиземного моря с Индийским океаном и вторым проливом через Центральную Америку с Тихим океаном. В это время в этот зачаточный Атлантический океан и могли проникнуть угри из Тихого или из Индийского океана. Расстояние от обоих берегов места икротетания угрей в те времена было почти одинаковое, и миграции как американского, так и европейского угря могли легко выработаться и установиться благодаря относительной незначительности этого расстояния. Позднее, в течение последующих геологических периодов, материки разошлись сильнее, — американский материк стал постепенно отодвигаться к западу, а вместе с ним отодвигалась и глубокая впадина океа-

на с местом икрометания. Таким образом европейскому угрю пришлось постепенно удлинять свои миграции, пока они не достигли современной протяженности. Л. Убиш (Ubisch, 1924) на основании соображений о месте икрометания угря пытается даже внести крупную поправку в теорию Вегенера. Ему кажется, что при таком расположении континентов, как допускает Вегенер, место икрометания угря должно было перемещаться на запад, а так как «мы знаем, что все животные очень прочно удерживают место своего рождения, а в особенности свои места икрометания и развития», то трудно допустить, чтобы инстинкт угря менялся, и он полагает, что правильнее считать, что не американский материк передвигался на запад, а материки Европы, Азии и Африки двигались на восток. Экман справедливо возражает Убишу и несколькими поддерживающим его взгляды авторам, указывая на то, что, поскольку дело касается геологических эпох, мы не имеем доказательств или каких-либо примеров прочности инстинктов, — напротив, даже в ближайшие к нам геологические времена, хотя бы в последнее время, мы видим сильное изменение инстинктов у большого количества животных, принужденных переменить свое место обитания.

Сам Экман, однако, не дает объяснения необычайной удаленности места размножения европейского угря, тогда как нам представляется, что из его экологических соображений естественно вытекает вывод, легко объясняющий это все же экстраординарное и мало понятное явление. На самом деле, если угри действительно направляются к области максимальных температур (17°C на глубине 400 м) в Атлантическом океане, то стоит только предположить, что такие температуры в предыдущие геологические эпохи имелись и в восточной части океана или, может быть, полосой тянулись через весь океан, а затем в силу тех или иных причин стали понижаться на востоке и пришли к современному положению, не изменившись лишь в западном конце, то в этом случае удлинение миграций угря будет вполне понятно. Температуры воды океана зависят прежде всего от течений, а течения — от ветров и от распределения континентов. В данном случае

очень вероятно, что в восточной части Атлантического океана имелись высокие температуры в начале третичной эпохи, когда этот океан, если не принимать теории Вегенера, представлял собою западную часть моря Тетис и с севера был замкнут континентом (см. Ihering, 1927, карта 2). Возможно также, что они сохранились и в позднейшие периоды, до наступления ледникового периода, а может быть даже и во время последнего, так как Гольфстрим был тогда сильно отжат к югу и все его тепло расходило у берегов Франции, Португалии и Африки. Лишь с окончанием ледникового периода с отходом льдов к северу и с установлением связи с Ледовитым океаном, куда направился главный поток Гольфстрима, должны были сильно понизиться температуры у берегов Европы и Африки. Пока полоса высоких глубинных температур находилась неподалеку от берегов Европы и Африки, европейским угрям не приходилось делать больших и продолжительных миграций, — вероятно, подобно американским угрям, их личинки достигали рек и проходили весь цикл роста и превращений в течение года. Но когда температуры в восточной части Атлантического океана начали понижаться, то угри были принуждены отыскивать теплую воду все далее и далее на западе и постепенно удлинять и растягивать во времени как свою пассивную миграцию в личиночном состоянии, так и активную миграцию взрослых форм. Так мало-помалу могло создаться современное столь необычайное положение. Конечно, прочное основание такому объяснению может быть получено лишь когда мы узнаем ближе условия климата моря в разные геологические эпохи, но нам кажется, что именно на этом пути может быть найден правильный ответ.

ГЛАВА V

МИГРАЦИИ И СРЕДА

(Заключение)

При характеристике миграций различных рыб в предыдущих главах нам приходилось постоянно отмечать связь миграций с внешними условиями окружающей среды. В заключение мы попытаемся дать общую оценку значения для миграций влияния внешних условий, внутреннего состояния организма рыбы и причин исторического характера.

Не подлежит сомнению, что наиболее полное воздействие оказывается внешней средой при пассивной миграции икры и молоди рыб. Икра рыб, не обладая подвижностью, всецело находится во власти движений водной среды морских течений или потока реки. У пелагических рыб моря и у многих донных мы видим пелагическую икру, как бы специально приспособленную для передвижения морскими течениями. Каждая пелагическая икринка, снабженная некоторым количеством жира и водянистым белковым веществом, обладает таким удельным весом, что даже если она выметана на дне, то поднимается в верхние слои воды. В этих условиях протекает все развитие икры, и выходит личинка, продолжающая пелагическое существование и первое время неспособная бороться с течением своими слабыми движениями. Как икра, так и личинки увлекаются течением и совершенно пассивно несутся в массе воды, не будучи даже в состоянии заметить своего движения, как мы не замечаем поступательного движения земного шара в мировом пространстве. Под влиянием разницы в освещении и в температуре верхних слоев воды днем и ночью пелагические личинки

рыб вместе со всем планктоном совершают, однако, в тех или других пределах, вертикальные миграции, поднимаясь на поверхность ночью и опускаясь глубже днем. Сильное волнение поверхностных слоев также нередко заставляет их опускаться в более глубокие и потому более спокойные слои воды. Как мы видели на примере морской сельди и трески, пассивное движение икры и молоди, увлекаемой далеко течением, является нередко источником отдаленных миграций рыб, так как во взрослом состоянии рыбам приходится возвращаться обратно к тем местам, где они появились на свет, и при этом проходить большие расстояния против течения.

Морские течения таким образом играют большую роль в определении миграций многих рыб. Пассивная миграция в молодом состоянии и активная — во взрослом состоянии в каждом отдельном случае замкнутый цикл, при котором жизнь данной группы рыб протекает в пределах некоторого твердо намеченного пространства, более или менее обширного, не выходя нормально за его границы. Биологически это является вполне понятным, так как каждый живой организм приурочен к комплексу внешних условий, колеблющихся лишь в известных пределах температуры, солености и т. п., в море же комбинация таких условий может существовать лишь в определенном ограниченном пространстве. По сравнению с оседлыми рыбами, не подвергающимися действию морских течений, рыбы, находящиеся под влиянием последних, значительно расширяют ареал своего обитания, иногда захватывая при этом области, благоприятные для их питания, но мало благоприятные для размножения, как мы это видели на примере трески, размножающейся у берегов Норвегии и идущей откармливаться в наши воды Баренцова моря.

В прибрежных водах моря морские течения сказываются слабее, но зато большое влияние оказывают приливы и отливы. Ежедневно два раза в сутки вода движется к берегу и от берега, развивая сильное перемещение частиц не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. Пелагическая икра и молодь в этих условиях подвергались бы сильнейшим

механическим воздействиям и повреждениям, потому большинство прибрежных рыб прикрепляет икру к водяным растениям или к камням, прячет ее в трещины, в раковины моллюсков или под камни. Наконец, среди береговых же рыб чаще всего мы встречаем живорождение или вынашивание икры до ее развития в ротовой полости. Мальки береговых рыб держатся в большинстве случаев у дна между водорослями или камнями. У некоторых из них развиваются даже специальные временные органы прикрепления в виде присосок или клейких желез.

Береговые рыбы таким образом не подвергаются пассивным миграциям, а потому и активные миграции их очень незначительны — они сводятся к перемещениям на короткие расстояния, к подходу к берегам для икрометания и отходу от них для питания или на зимовку. Мы не находим среди них видов, которые совершали бы отдаленные миграции. То же самое можно сказать, как мы видели в предыдущей главе, и о рыбах, обитающих в пресноводных стоячих водоемах. Что касается речных рыб, то им приходится еще более, чем прибрежным рыбам моря, бороться с движением воды в одном направлении, и мы видели уже выше, как они вырабатывают различные приспособления и инстинкты для того, чтобы удержаться в той части реки, к которой приспособлены. Их миграционные способности также незначительны, если только не унаследованы от предков, совершавших миграции из моря в пресные воды.

Мы видим, следовательно, что длинные миграции рыб в значительной степени порождаются движениями воды, — они являются как бы приспособлением к последним, притоком совершенно неизбежным, так как если бы молодые рыбы, далеко отнесенные течением от места своего рождения, не возвращались обратно, им приходилось бы приноравливаться к условиям, для них новым, не к тем, к которым приурочена их организация, унаследованная от родителей. Установившийся в течение веков цикл из пассивной и активной миграции закрепляется наследственностью за определенной группой рыб, иногда получающей и некоторые морфологические особенности и превращающейся в расу.

Он остается неизменным или, вернее, колеблющимся в определенных пределах, пока сохраняются относительно неизменными внешние условия, его породившие.

Несколько более сложный миграционный цикл наблюдается у рыб проходных, морских по происхождению, но приспособившихся к проведению части своей жизни в пресной воде. Их икра, отложенная в верховьях реки, как у всех пресноводных рыб, неподвижна и иногда, как у лососей, даже предохранена еще от перенесения в другое место тем, что зарыта в грунт. Мальки первое время также неподвижны, затем совершают наполовину пассивную миграцию вниз по течению реки и, наконец, уже совершенно активно вступают в море. При дальнейшей жизни в море совершаются также иногда значительные миграции, не имеющие определенного направления. С наступлением половой зрелости наступает обратная активная нерестовая миграция к устью реки и вверх по ней, и цикл замыкается. Главное усложнение здесь заключается в двукратном, а иногда и многократном переключении рыбы от жизни в пресной воде к жизни в морской и обратно, — это переключение, связанное с физиологической перестройкой всего организма рыбы.

При пассивной миграции икра или личинки рыб могут лишь слабо реагировать на изменения окружающих условий и приспособляться к ним. Иначе обстоит дело при активной миграции: здесь рыба превращается в сложный воспринимающий аппарат, чувствительный ко всем раздражениям внешней среды, так как только эти раздражения и могут руководить ее движениями и указывать верный путь к достижению биологически важной цели. Попробуем разобраться в этих различных влияниях, направляющих миграцию.

Одним из главнейших факторов внешней среды, служащих рыбам для ориентировки, является, без сомнения, движение воды, — ее течение. Способность рыб ощущать течение, даже очень слабое, установлена многочисленными опытами, но какими органами оно воспринимается, является еще спорным. Многие исследователи считают, что именно для этой цели служит орган чувств, свойственный только рыбам и амфиби-

ям, — боковая линия. Она состоит из слизевого канала, тянущегося вдоль всего тела рыбы по бокам непосредственно под чешуей и содержащего нерв, от которого отходят веточки к своеобразным нервным окончаниям, симметрично расположенным соответственно каждому мышечному сегменту. Поочередное механическое раздражение этих нервных окончаний, одного за другим, током воды при движении рыбы вперед или при движении воды по бокам ее тела, может действительно восприниматься как ощущение быстроты тока, а неравномерное давление тока на правую или левую боковые линии может давать рыбе направление тока воды. Как бы то ни было, но по видимому даже очень слабые морские течения воспринимаются рыбами и могут служить во многих случаях направляющим моментом, — они, собственно говоря, являются единственной ариадниной нитью в море, сохраняющей некоторое постоянство. Отношение рыб к движению воды, как мы видели неоднократно выше, может быть различным: в одних случаях рыба обнаруживает, как говорят физиологи, «положительный реотаксис» и движется против течения, в других — «реотаксис отрицательный» — идет по течению. Степень восприимчивости этих реотаксических раздражений у разных рыб очень различна: особенно чувствительны к ним рыбы рек и ручьев и пелагические рыбы, менее чувствительны рыбы, обитающие в стоячей воде или мало подвижной воде. Насколько сильно влияние течения на рыбу, показывают опыты Чайдистера (Chidester, 1921), — он направлял на рыб, обнаруживающих положительный реотропизм, струю воды и таким образом заставлял их входить в отравленную воду, в которой они погибали.

Действие света в качестве направляющего фактора при миграциях рыб не столь твердо установлено (Chidester, 1923). Правда, в тех вертикальных миграциях пелагических личинок рыб, которые, как мы уже говорили, они совершают совместно с остальным планктоном, положительный и отрицательный фототропизм может играть роль, но возможно, что в этом случае личинки рыб просто идут за более мелкими животными планктона, которыми питаются. Отрицательный фо-

тотропизм обнаруживают угри, когда направляются из реки в море, — как мы видели, они избирают для этого ночи, когда на небе нет даже луны. Роль зрения при миграциях не особенно велика, так как в воде нет никаких ориентировочных точек, которыми возможно было бы руководствоваться. Зрение может служить лишь для того, чтобы избегать врагов и ловить свою добычу. Рыба может им пользоваться также для определения мутности и прозрачности воды, но в данном случае могут участвовать в оценке воды также обоняние и вкус.

Большое значение в смысле направления миграций рыб имеет температура, являющаяся вообще одним из важнейших факторов внешней среды, так как от нее зависит быстрота и интенсивность всех внутренних процессов, прежде всего процессов роста и развития. Рыбы большую частью «стенотермичны», т. е. приспособлены к узким температурным границам и трудно переносят резкое понижение или повышение температуры против установленной для каждого вида нормы. Молодые стадии рыб — икра, личинки, мальки — особенно требуют тепла для возможно быстрого развития, и в значительной степени этим обуславливается как образование пелагической икры, плавающей в поверхностных, наиболее сильно прогреваемых слоях воды, так и нерестовые миграции рыб к берегам и откладывание икры на мелководья, иногда у самой береговой черты, а также в заливах и бухтах, а у речных рыб — на заливных лугах, — словом, везде, где тонкий слой воды легко прогревается лучами солнца. Впрочем, и помимо икрометания многие береговые рыбы летом приближаются к берегам, привлекаемые более высокими температурами воды. Точно так же на севере холодолюбивые рыбы, вроде сайки или наваги, отходят летом от берегов и встречаются у окраин льдов.

Чувствительность рыб к температурам иногда очень значительна. По опытам Шельфорда и Поуерса (Shelford a. Powers, 1915) сельди реагируют уже на разницу температур в $0,2^{\circ}$; точно так же и приведенные в первой главе наблюдения Гейнке над сельдью в Кильской бухте заставляют думать, что она очень чувстви-

тельна к повышению и понижению температур. В какой мере, однако, при миграционных движениях хотя бы та же сельдь руководствуется только температурами, сказать очень трудно, тем более что изменение температур обыкновенно сопровождается изменением солености воды, а последнее еще легче ощущается рыбами. Впрочем, в некоторых случаях определенно доказано, что рыба обращает внимание на температуру. Так, по наблюдениям Чемберлена нерка идет в те реки, которые выходят из озер, а именно у этих рек температура воды несколько выше, чем у других, и выше температуры морской воды. По отношению ко многим рыбам удалось установить, что они мечут икру лишь при определенных температурах и допускают колебания их лишь в известных пределах. Впрочем, эта привязанность к температурам свойственна обыкновенно не отдельным видам рыб, а тем или иным группам, расам или местным разновидностям, и в других водах температуры икротетания могут быть совершенно иными. Само собою разумеется, что отношение к тем или иным температурам и у одного вида может меняться в зависимости от возраста или от биологических условий: так, при входе в реку из моря рыба может обнаруживать предпочтение более высоким температурам, при скате из реки в море — может переходить в более холодные воды. Мы видели также выше, что продвижение лососей по реке останавливается при встрече с водой низкой температуры, например, со снеговыми водами.

Химический состав воды, особенно ее соленость, сильнейшим образом отражается на миграциях рыб, так как к изменению среды в этом направлении они чрезвычайно чувствительны. Это и не удивительно: организм рыбы тесно соприкасается с водой, так как в жабрах его внутренняя кровяная среда отделена от наружной водной лишь тонкими легко проницаемыми перепонками. Всякое изменение в количестве солей, растворенных в воде, сказывается изменением осмотического давления и либо извлечением, либо добавлением солей в кровь рыбы, а следовательно, изменением состава и свойств крови. Такое изменение не может не отразиться на всем химизме тела рыбы и не может

прежде всего не вызвать раздражения нервной системы. Вполне понятно, что при этих условиях малейшее изменение солености должно ощущаться, улавливаться и вызывать некоторую реакцию в организме рыбы. Правда, опыты Грина над определением точки замерзания крови чавычи (см. стр. 164) показывают, что изменение состава крови при перемене морской воды на пресную очень незначительно, — при продолжительном пребывании чавычи в пресной воде количество солей в ее крови уменьшается лишь на одну пятую, однако и такое незначительное изменение вызывает, очевидно, очень сильную реакцию, как это можно заключить уже из того упорства, с которым рыба устремляется в пресную воду, чуть только почувствует ее близость. Значительность этой реакции сказывается также и в том обстоятельстве, что проходные рыбы обыкновенно не сразу входят в реку, а проводят некоторое время в ее устье, в солоноватой воде, как бы постепенно привыкая и перестраивая весь химизм своего тела на новый лад.

Способность рыб улавливать ничтожные разности в солености воды и находить в море в большом отдалении от рек малейшие струи чуть-чуть пресной воды едва ли может быть подвергнута сомнению после всего, что мы узнали выше о миграциях проходных рыб. Тем не менее некоторые исследователи (Franz, 1910) сомневаются в том, чтобы рыбы могли улавливать разницу в солености воды на переднем и на заднем конце своего тела, — ведь только при этих условиях они могут ориентировать свое тело так, чтобы своей длинной осью оно направлялось прямо в сторону повышающейся или понижающейся солености. Нам не известны, однако, пределы чувствительности нервных окончаний органов чувств животных, и многие примеры, с которыми мы знакомы, заставляют нас только изумляться тонкости восприятий этих аппаратов. Ведь, например, если бабочка летит с большого расстояния на свет фонаря по прямой линии, то как ничтожны должны быть разницы в силе света, падающего на нервные окончания ее правого и левого глаза при отклонении от прямого пути, а между тем, только учитывая эти разницы в освещении, может она при-

держиваться правильного направления на свет. Еще более изумительна обонятельная способность пчелы, находящей путь к цветущим растениям по рассеянному в воздухе ничтожному следу запаха другой пчелы, пролетевшей за несколько времени до нее со взяткой, или прилет из-за нескольких километров бабочек-самцов к самке, сидящей в коробке на окне. Если принять во внимание такую тонкость чувств насекомых, то способность рыб улавливать ничтожнейшие разности солености уже не покажется нам такой необычной.

Способность различения солености воды, равно как и способность приспособляться к той или иной степени опреснения или осолонения воды у разных рыб очень различны и наследственно закреплены, как и другие их способности и инстинкты. Они варьируют также и в пределах вида, — так, мы видели в предыдущей главе, что сазан, лещ и другие пресноводные рыбы в дельте Волги подолгу гостят в морской воде с соленостью, половинной против нормальной морской. Очень различно также отношение к солености и на разных стадиях развития рыб. У пресноводных рыб икра и молодь гораздо более чувствительны к солености воды, чем взрослые рыбы, и легко в солоноватой воде погибают. В то же время опыты над некоторыми морскими рыбами показали, что даже нежная пелагическая икра сравнительно легко приспособляется к опресненной воде, в которой она первоначально опускается на дно из-за приспособленности своей к более высокой плотности.

Само собою разумеется, что и содержание газов в воде — кислорода и углекислоты — и концентрации водородных ионов не могут быть безразличны для рыб и в той или в другой степени влияют на их миграции. Имеется целый ряд исследований в направлении определения их роли в жизни и в перемещениях рыб, результаты этих исследований, однако, еще очень противоречивы и неопределенны. Можно думать, что химические раздражения, проистекающие от таких факторов, которые сами по себе не направлены и зависят от многих привходящих условий, лишь в ред-

ких случаях могут служить направляющими моментами при миграции рыб.

Выявление влияния факторов внешней среды на миграции рыб затрудняется тем обстоятельством, что как в море, так и в пресных водах мы наблюдаем лишь действие комплексов этих факторов и далеко не всегда можем с уверенностью сказать, который из них оказывает направляющее влияние. Так, мы видели, что угри, направляясь к своему месту нереста, руководствуются, повидимому, одновременно и температурами и повышением солености воды. Возможно, что и проходные рыбы, отыскивающие пресную воду, используют для этой цели не только химическое чувство, но и температурные разности. Наконец, вполне возможно, что во всех этих случаях рыбами используется и реотаксис, так как течения в море являются единственными факторами, имеющими строго направленное действие и скорее всего могут руководить движением рыб.

Ясно во всяком случае, что гидрологические факторы внешней среды играют важную роль в направлении миграций, — по существу они являются и основной причиной миграций, так как их периодичность вызывает и периодические перемещения рыб. Это особенно сильно сказывается на таких крупных проявлениях физической жизни морей, как мощные морские течения, вроде Гольфстрима или Куро-Сиво. Исследованиями норвежской секции Международного постоянного совета по изучению моря установлено, что Гольфстрим у берегов Норвегии не является постоянным, а обнаруживает по годам колебания как своей температуры, так и напряжения тока воды. Бывают годы, когда средние температуры выше и напор воды сильнее, так что массы теплой воды проникают дальше на север и вместе с ними заходят далее на север и теплолюбивые рыбы. В другие годы воды Гольфстрима оказываются менее нагретыми и сила течения ослабевает, при этом холодные воды полярного бассейна отесняют его, и вместе с ними к берегам Норвегии проникают холодолюбивые рыбы. Эти пульсации Гольфстрима, с одной стороны, отражаются на климатических условиях Северной Европы, с другой — на жизни всех обитателей моря. Сами они в свою очередь зависят от геофизи-

ческих и космических причин, — прежде всего от количества тепла, получаемого поверхностью земного шара и ее водной оболочкой от Солнца. В 1904 г. Нансен и Гелланд-Гансен сделали попытку связать годовые колебания температур северо-восточной ветви Гольфстрима, температур воздуха на берегах Норвегии и результатов уловов трески с колебаниями в количестве солнечной энергии, получаемой Землею. Количество тепла, даваемого Солнцем, зависит от энергии деятельности фотосферы светила, а эта энергия выражается в деятельности солнечных пятен: чем большую поверхность занимают солнечные пятна на Солнце, тем сильнее его тепловое излучение. Количество и размеры пятен на Солнце обнаруживают, как известно, 11-годовичную периодичность, — через 11 лет наступает максимум развития пятен и тепловой деятельности Солнца, затем энергия последнего идет на убыль, чтобы через $5\frac{1}{2}$ лет опять выявить постепенное усиление. Увеличение количества тепла, получаемого водными массами под тропиками, сказывается на повышении температуры Гольфстрима и должно отражаться на всем населении моря. В частности на треске, которая подходит к Лофотенским островам для икрометания и становится здесь добычей промысла, повышение температуры воды сказывается неблагоприятно: половые железы ее запаздывают развитием, так как она слишком рано подходит к берегам, и в печени ее не успевает накопиться достаточное количество жира. Замечено, что в теплые годы с высокой температурой морской воды треска приходит с недостаточно развитой икрой и с тощей печенью. Если сопоставить количество добытой на Лофотенских промыслах печени и количество икры по годам с температурами воздуха (соответствующими температурам воды) и с развитием солнечных пятен, то обнаруживается чрезвычайно интересное совпадение в периодичности всех этих столь, казалось бы, разнородных явлений (рис. 76), указывающее на их взаимную зависимость.

Признавая влияние гидрологических, геофизических и даже космических факторов на миграции рыб, мы не должны все же переоценивать их значение, как это делают некоторые авторы (Franz, 1910, 1911). Полного

автоматизма здесь не наблюдается, — следует помнить, что хотя раздражения, обуславливаемые изменением среды, и вызывают реакцию у рыбы, заставляющую ее менять свое поведение, но они действуют далеко не всегда одинаково. Даже у одной и той же рыбы одни и те же раздражения могут обуславливать реакции различные, иногда противоположные, в зависимости от ее внутреннего состояния. В одних случаях под влиянием течения рыба идет навстречу ему, в других — направляется по течению; точно так же и более низкие

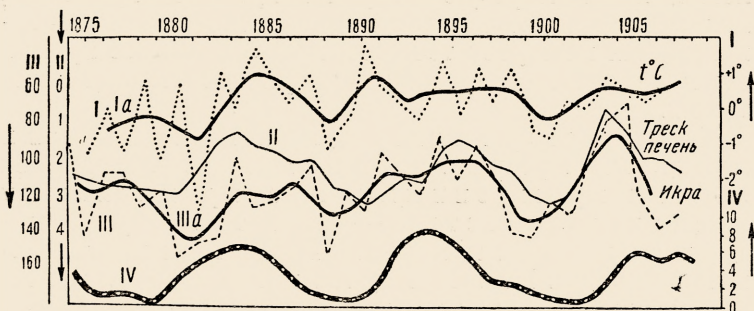


Рис. 76. Диаграмма колебаний числа солнечных пятен, температур воздуха и количества добытой на Лофотенских островах тресковой печени и икры (по Нансену и Гелланд-Гансену). *I* — средние температурные аномалии воздуха у маяка Она, с 1. XI по 30. IV; *Ia* — кривая, выравненная по своей формуле; *II* — количество печени трески, добытое на Лофотенских островах (в гектолитрах на 1000 тресок); *III* — количество тресковой икры, добытой на Лофотенских островах (в литрах на 1000 тресок); *IV* — число солнечных пятен (в относительных числах).

температуры то отпугивают рыбу, то привлекают ее в зависимости от степени развития, от состояния половых желез, от степени упитанности и т. п. Очевидно, дело не только в силе и качестве раздражения, но и в форме восприятия и переработки его рыбой. Если с чисто физиологической точки зрения рассматривать реакцию ее как рефлекс, то надо себе представлять, что в одном случае раздражение пойдет по одной нервной дуге, в другом — по другой и вызовет совершенно иное действие со стороны рыбы. Внутреннее состояние рыбы зависит прежде всего от возраста; молодые ста-

дии реагируют совершенно иначе на внешние раздражения, чем взрослые, как мы это знаем из многочисленных примеров морских, пелагических и донных, а также и проходных рыб. Большое влияние на внутреннее состояние имеет и половая зрелость, повидимому, сопровождающаяся и у рыб выделением половых гормонов в кровь, которые производят полное переключение всех рефлексов, вызываемых раздражениями. Под влиянием половых гормонов проходная рыба, вроде лосося, безудержно устремляется в сторону опреснения, меняя морскую воду на пресную, производя полный переворот во всем химизме своего тела, и направляется навстречу течению, преодолевая все преграды и доводя свой организм до крайней степени истощения.

Наконец, следует отметить, что все эти установки и переключения реакций рыбы на внешние раздражения являются врожденными и закрепленными наследственностью, — они в то же время специфичны для вида и, конечно, выработаны многовековым подбором. По существу мы имеем здесь перед собою не что иное, как то, что называется обыкновенно инстинктом, — унаследованную от предков, вложенную в нервную систему способность к производству ряда действий, в известной последовательности разрешающихся под влиянием внешних и внутренних раздражений. Этот термин — инстинкт — употребляется, однако, в столь разнообразном понимании, что пользоваться им следует с осторожностью. В вышеуказанном толковании он, по нашему мнению, вполне применим к тому, что наблюдается при миграции рыб. Действительно, в каждом мальке лосося заложена способность предпринять по достижении определенного возраста миграцию вниз по реке. Эта способность проявляется при соответствующем раздражении течением реки. По достижении устья реки новые раздражения солоноватой водой вызывают новые скрытые способности: малек перестраивает химизм своего тела, изменяет свою внешность и переходит в совершенно новую и чуждую ему среду — в море. Деятельность эту вполне можно истолковать как проявление миграционного инстинкта, точно так же как и обратную миграцию в

реку той же рыбы через несколько лет под влиянием раздражений со стороны половых гормонов.

Наследственная преемственность инстинктов приводит нас к необходимости признать и третью категорию причин, влияющих на формирование миграций рыб, — причин исторических. Если в самом деле миграционные инстинкты рыб вырабатывались в течение ряда веков с большою постепенностью и передавались от поколения к поколению вместе со всеми остальными инстинктами, то на них должны были отразиться не только современные условия, но и совершенно иные условия прежних эпох, когда они закладывались и развивались. Эта область почти не затронута исследователями. Мы старались в предыдущих главах впервые сделать попытку выяснить, как влиял на возникновение миграции рыб ближайший к нам геологический период — ледниковый. Что он не мог не влиять, — это ясно: условия тогда были совершенно непохожими на нынешние. Север Европы и Америки находился под толстым ледниковым покровом гренландского типа (рис. 68). Северная часть Атлантического океана, примерно до линии, соединяющей Ламанш и мыс Код, представляла собою ледовитое море, с пловучими айсбергами, напоминающее современные воды Антарктики. Гольфстрим был отжат льдами к югу, и, очевидно, вся фауна рыб нынешней умеренной полосы ютилась в узком пространстве, примерно от Ламанша до Гибралтара. Ясно, что при этом миграции сельди, трески, камбалы и других морских рыб не могли иметь такого характера, как в настоящее время. Современные условия миграций должны были сложиться позднее, в период отступления ледников, таяния ледникового покрова. К этому же времени, когда мощные потоки воды тающих ледников, во много раз превышавшие своей водностью современные реки, вверглись в море, относится и выработка миграций проходных рыб: обширные пространства моря были, без сомнения, опреснены и являлись удобным промежуточным этапом для позднейшего завоевания рек этими рыбами. Дальние миграции сельдей и трески могли сложиться лишь в этот переходный период между временем оледенения севера Европы и современностью. Многие в современных миграциях рыб

может стать понятным лишь с точки зрения этого в геологическом отношении недавнего прошлого.

В заключение следует отметить, что мы находимся сейчас лишь в самом начале изучения миграций рыб. Для полного выяснения этого замечательного явления природы предстоит еще очень много сделать, идя по намеченным уже путям, особенно по пути экспериментального исследования с применением мечения рыб в море и с широким развитием экологических работ, сопровождающихся подробным изучением гидрологической обстановки. Не подлежит сомнению, что такого рода исследования могут дать ценнейший материал не только для теоретического понимания миграций как биологического явления, но и для практических целей крупного рыбного промысла, почти всецело привязанного к использованию рыб в период их миграций.

АЛФАВИТНЫЙ СПИСОК ЦИТИРОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А. И., 1931. Сельдь (*Clupea pallasii* С. V.) залива Петра Великого. Изв. Тихоокеан. науч. инстит. рыбн. хоз., т. 6, стр. 13.
- Antipa G., 1912. Das Ueberschwemmungsgebiet der unteren Donau. Ann. Inst. Geolog. Romania, Bd. IV. N. 2.
- Аверинцев С. В., 1927. Сельди Белого моря. Ч. I. Тр. Научн. инст. рыбн. хоз., II, стр. 39—77.
- Аверинцев С. В., 1928. Сельди Белого моря. Ч. II и III. Тр. Научн. инст. рыбн. хоз., III, в. 4, стр. 71—112.
- Awerinzew S., 1928. Die Heringe des Japanischen Meeres. Zool. Anz., Bd. 76.
- Аверинцев С. В., 1934¹. О сельдях Белого моря и их промысле. За рыбн. индустр. Севера, № 2—3, стр. 18—21.
- Аверинцев С. В., 1934². Промысел сельди Баренцова моря. За рыбн. индустр. Севера, № 4—, стр. 24—30.
- Аверинцев С. В., 1934³. Сельди Севера СССР, важнейшие черты их биологии и промысла. Природа, 23, № 10, стр. 67—68.
- Берг Л. С., 1911. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces), т. I, Фауна России и сопредельных стран. Изд. Зоол. муз. Ак. наук.
- Берг Л. С., 1915. Предварительный отчет о сельдях, собранных в 1913 году. Матер. к позн. русск. рыбол., т. IV, в. 6. Изд. деп. земл.
- Берг Л. С., 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Изд. Всес. инст. озерн. и речн. рыб. хоз., Ленинград, стр. 899.
- Берг Л. С., 1934¹. Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии. Изв. Геогр. общ., т. 66, в. 1, стр. 69—78.
- Берг Л. С., 1934². Яровые и озимые расы у проходных рыб. Изв. Ак. Наук СССР, стр. 711—732.
- Берг Л. С., 1936. Материалы по биологии семги, Обзор работ, произведенных в 1930—1934 гг. Всесоюзным институтом озерного хозяйства. Изв. Инст. рыбн. хоз., т. XX, стр. 3—112.
- Bishop W., 1908. Eels in water pipes and their migration. Proc. Trans. Nova Scotian Instit. Nat. Sc. Halifax, v. XI, pp. 640—650.
- Борисов П. Г., 1923. Рыбы реки Лены. Тр. Ком. по изуч. Якутск. автон. сов. соц. республики, т. IX. Изд. Ак. наук., стр. 181.
- Bouhhiol I. P., 1911. Une theorie hydrodynamic des pseudomigrations du thon commun (*Th. vulgaris* C. V.) dans la Méditerranée. Comp. rend. hebdom. Acad. Sc. Paris, v. 152, pp. 733—736.

- Брейтфус Л. и Гебель Г., 1908. Материалы по естественной истории трески и пикши. Экспед. для научн.-пром. исслед. у берегов Мурмана, стр. 113—153.
- Broch H., 1903. Förteckning öfver Göteborgs Museum sillsamlingar. Svensk Hydrogr. Biol. Komm. Skrift, v. 3.
- Buen O. de, 1924. Les migrations du thon (*Orcynus thynnus*) sur les côtes atlantiques du Sud de l'Espagne. *Compt. Rend. hebd. Ac. Sc. Paris*, v. 178, pp. 1104—1106.
- Calderwood W. L., 1913. Results of salmon marking. 31 Ann. Rep. Fish. Board of Scotland.
- Chamberlain F. M., 1907. Some observations on Salmon and trout in Alaska. *Bull. U. S. Bur. Fish. Docum*, Nr. 627.
- Chidester F. C., 1921. A simple apparatus for studying the factors influencing fish migration. *Proc. Soc. f. Exper. Biol. a. Med.*, y. 18.
- Chidester F. C., 1922. Studies on fish migration. The influence of salinity on the dispersal of fishes. *Americ. Natur.*, v. 56.
- Chidester F. C., 1923. Light as a factor in fish dispersal. *Proc. Soc. f. Exper. Biol. a. Med.*, v. 20.
- Chidester F. C., 1924. Examination of the evidence for physical and chemical influences on fish migration. *Brit. Journ. Exper. Zool.*, v.
- Cobb. I. N., 1910. The king salmon of Alaska. *Trans. Americ. Fisher. Society* (1909), pp. 124—129.
- Dahl K., 1903. The scales of the herring as a means of determining age, growth and migration. *Rep. Norw. Fish. Mar. Investig.*, v. 2.
- Dahl K., 1911. Age and growth of salmon and trout in Norway, London, pp. 141.
- Dahl K., 1927. The „blege“ or dwarf-salmon. A land-locked salmon from lake Byglands fjord in Setesdal. *Skrift utg. Norsk-vidensk. Akad. Oslo. I Math.-Naturw. Klasse*, № 9.
- Damas D., 1903. Contribution a la biologie des Gadides. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int Expl. Mer.*, v. 10.
- Danois E. le, 1923. Recherches sur la biologie du thon blanc ou germon. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Int. Perm. Expl. Mer.*, № 29, pp. 72—75.
- Дементьева Т. и Танасийчук В., 1935. К вопросу о расах трески Баренцова моря. *За рыбн. индустр. Севера*, № 5, стр. 40—43.
- Дементьева Т. Ф., Плечкова Е. К., Розанова М. И. и Танасийчук В. С., 1931. Расовый состав трески Баренцова моря. *Докл. Первой сессии, Гос. океан. институт*, № 2, стр. 49—78.
- Державин А., 1911. Материалы по ходу рыбы в дельте р. Волги в 1910 году. *Тр. ихтиол. лабор. Упр. восп.-волжск. рыбных и тюленьих промыслов*, т. II, в. 3, стр. 60.
- Державин А. Н., 1922. Севрюга (*Acipenser stellatus Pallas*), биологический очерк. *Изв. Бакин. ихтиол. лабор.*, т. I, стр. 393.
- Державин А. Н., 1930. *Гидробиол. журн.*, VIII, № 10—12, стр. 199.
- Дубровская Н. В., 1934. К материалам по биологии и промыслу приморской горбуши. *Отчет за 1934 год.* (Рукопись.)
- Ескман Sv., 1932. Prinzipielles über die Wanderungen und die tier-geographische Stellung des europäischen Aales, *Anguilla anguilla (L.)*, *Zoogeogr.*, Bd. 1, 2, pp. 85—106.

- Ehrenbaum E., 1907. Versuche mit gezeichneten Flundern oder Elbbut (*Pleuronectes flesus*), *Wiss. Meeresunt., Abt. Helgoland*, Bd. 8.
- Ehrenbaum E., 1912. Raport on the mackerel. Preliminary account. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer.*, v. 14.
- Ehrenbaum E., 1923. Ueber die Makrele, Laichverhältnisse und Jugendformen. *Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland, Festschr. Heincke*, S. 32.
- Ehrenbaum E., 1924. Scombriformes, *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908—1910 to the Mediter. and adjacent seas*.
- Ehrenbaum E. u. Marukawa H., 1914. Ueber Alterbestimmungen und Wachstum beim Aal. *Fischerei-Zeit.*, Bd. 14, pp. 89—127.
- Есипов В. К., 1931. К вопросу о расах трески Баренцова моря (Мурманская турянка). *Тр. Инст. по изуч. Севера*, вып. 48, стр. 75—94.
- Есипов В. К., 1933. Новоземельская треска. *Тр. Арктич. инст.*, VII, стр. 71—30.
- Franz V., 1908. Neuere Ergebnisse über die Fischwanderungen in der Nord- und Ost-See. *Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, Bd. 1.
- Franz V., 1910. Die Laichwanderungen der Fische, *Arch. f. Rass. u. Gese. Biol.*, Bd. 7.
- Franz V., 1911. Ueber Ortgedächtnis, bei Fischen und seine Bedeutung für die Wanderungen, *Allg. Fischerei-Zeit.*, Bd. 36.
- Fritsch A., 1894. *Der Elbelachs. Eine biologisch-anatom. Studie*, Prag., S. 113.
- Fujita T. a. Kokubo S., 1927. *Studies on herring. Sapporo* (на япон. яз. с англ. резюме).
- Garstang W., 1903. The distribution of the plaice in the North Sea, Skagerrak and Kattegat, according to size, age and frequency. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer.*, v. 11.
- Gilbert C. H., 1924. Experiments in tagging adult red salmon in Alaska peninsula, summer of 1922. *Bull. U. S. Bur. Fish.* v. 39.
- Gilbert C. H. a. Willis H. R., 1926. Second experiment in tagging salmon in Alaska peninsula, fisheries reservation, summer 1923. *Bull. U. S. Bur. Fish.*, v. 42.
- Грацианов В. И., 1907. Опыт обзора рыб Российской империи. *Тр. отд. ихтиол. Имп. русск. общ. акклим. животных и растений*, т. IV, Москва.
- Grassi V. et Calandrucio, 1897. Fortpflanzung und Metamorphose des Aales, *Zschr. f. Fischerei*, Bd. 22.
- Greene C. W., *Physiological studies of the chinook salmon*, *Bull. U. S. Bur. Fish.*, v. 24.
- Greene C. W., 1912. Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon *Bull. U. S. Bur. Fish.*, v. 32.
- Гуревич Г. С., 1932. Треска у берегов Новой Земли в 1929 и 1930 гг. *Изв. Лен. н.-ис. ихт. инст.*, т. XIII, в. 2, стр. 101—111.
- Hansen, P. M., Jensen A. J. a. Tánning A. V., 1935. Cod marking experiments in the waters of Greenland, 1924—1933. *Komm. Danm. Fisk-og Havund. Ser. Fisk*, X, № 1.
- Heincke F., 1898. *Die Naturgeschichte des Herings. I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen*

- Meeren. Abhandl. d. deutsch. Seefisch. Ver. (полная библиография до 1896 г.).
- Hjort J., 1903. Uebersicht über die Resultate der Untersuchungen der Kommission. A. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer., v. 10.
- Hjort J., 1910. Report on herring investigations until January 1910. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer., № 53.
- Hjort J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer., v. XX, pp. 228.
- Hjort J. a. Lea E., 1911. Some results of the international herring investigations. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer., № 61.
- Hoek P. P. C., 1912. Les cupéides (Le harenz excepté) et leurs migrations. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer., v. 14, v. 18 (1914).
- Holt E. W. L., 1895. North Sea investigations. Journ. Mar. Assoc., v. 3, pp. 19—201.
- Ihering H., 1927. Die Geschichte des Atlantischen Ozeans, Jena, G. Fischer, S. 237.
- Idelson M., 1931. Fish marking in the Barents Sea. Journ. Cons. Int. Expl. Mer., v. 6, № 3, pp. 432—433.
- Иванов А., 1935. Летняя сельдяная путина на Мурмане. За рыбн. индустр. Севера, № 8, стр. 11—12.
- Jacoby L., 1880. Der Fischfang in der Lagune von Comacchio, nebst einer Darstellung der Aalfrage. Berlin, S. 93.
- Johansen A. C., 1927. On the migration of the herring. Journ. Cons. Intern. Expl. Mer., v. 2.
- Иокояма Сиорай и Каваками Сиро, 1932. Отчет об исследованиях лососевых промыслов и сельди в открытом море в водах северной части Курильской гряды (на японском языке).
- Jordan D. S., Evermann B. W. a. Clark H. W., 1910. Check list of the fishes and fishlike vertebrates of N. a. M. America. Rep. U. S. Com. Fish., p. II, 1930, pp. 670.
- Кагановский А. Г. и Башкиров К. А., 1932. Иваси (лов и обработка). Изд. Даггиза, Хабаровск, стр. 194.
- Кесслер К. Ф., 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области. Труды Арал.-Каспийской экспед., выд. 4, стр. 312—313.
- Киселевич К. А., 1923. Каспийско-волжские сельди. I. Систематика. Тр. Астрах. научн.-пром. эксп. 1914—1915 г., стр. 155.
- Крохин Е. М. и Крогус Ф. В., 1934. Очерк Курильского озера и биологии красной, нерестующей в его бассейне. Рукопись.
- Кузнецов И. И., 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. Изв. Тихоок. научн.-пром. станц., т. II, в. 3, стр. 196, Владивосток.
- Landmark A., 1905. Merkning av Laks. Norsk Fisk Tidendi.
- Lea Einar, 1927. Investigations on norwegian herrings. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer., v. 41.
- Lea Einar, 1929. The oceanic stage in the life-history of the Norwegian herring. Journ. de Cons. Sereah IV, pp. 3—42.
- Ловецкая Е. А., 1914. Данные по промысловой биологии кеты (*Oncorhynchus keta* Walb. infrasp., bennis Berg). Рукопись.

- Макушок М. Е., 1932. К вопросу об ареале обитания мурманской сельди и о центре этого ареала. Тр. Г. океаногр. инст., I, в. 4, стр. 66.
- Макушок М. Е., 1934. Сельди Печорского моря. За рыбн. индустр. Севера, № 8, стр. 31—34.
- Макушок М. Е., 1935. Сельди Карского моря. За рыбн. индустр. Севера, № 1, стр. 23—25.
- Мейснер В. И., 1931. Предварительные данные о миграции сельдей в Каспийском море. Бюлл. Всекасп. научн. рыбох. эксп., № 1—2.
- Мейснер В. И., 1933. Промысловая ихтиология. М. Снабтехиздат, стр. 192.
- Meek A., 1916. The migrations of fish. London, pp. 427.
- Menzies W. J. M., 1931. The salmon, its life story. Edinburg a. London, pp. 213.
- Miescher-Ruesch F., 1830. Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachs im Süßwasser, Mitt. d. internat. Fischereiausstellung, Berlin, 1880, pp. 154—228.
- Михин В., 1925. Беломорская и мурманская треска. Изв. Отд. прикл. ихтиол. и науч.-пром. иссл., т. III, в. 1, стр. 189—207.
- Навозов-Лавров Н. П., 1927. Результаты работ по обследованию промысла и этиологии лососевых р. Амура в 1923 году. Производ. силы Дал. Востока, в. IV, Животный мир, стр. 75—174.
- Nordquist O. F., 903. Das Aufsteigen der Lachse in die Flüsse Finlands. Allg. Fischerzeit., Bd. 31.
- Paton D. N., 1897. The physiology of the salmon in fresh water. Journ. of Physiol., v. 22.
- Paton D. N., 1900. The fats and proteids stored in the muscle of salmon considered as a source of muscular energy. Rep. of Roy. Coll. Physic., v. 7.
- Pavesi P., 1887. Le migrazioni del tonno Rend. Istlt. Lomb. Milano, v. 20, pp. 311—324.
- Павленко М. Н., 1914. Материалы по исследованию восточной сельди (*Clupea harengus* L.). Матер. к познанию русск. рыболов., т. III, вып. 10, СПб.
- Пентегов В. П., Ментов Ю. Н. и Курнаев Е. Ф., 1928. Физико-химическая характеристика нерестово-миграционного голодания кеты. Изв. Тихоок. науч.-пром. станции, т. II, в. 1, стр. 64.
- Petterson O., 1922. Kosmiska orsaker till rörelserna uti hafvets och atmosfärens mellanskikt. Om det Bohuslännska sillfisket periodiskt. Sven.
- Полутов А. И., 1934. Авачинская треска (материалы по биологии, систематике и промыслу). Рыбное хозяйство Камчатки. Бюлл. камч. отд. Тихоок. инст. морск. рыбн. хозяйства. Петропавловск на Камчатке (напеч. на ротаторе).
- Pouchet G., 1891. Nouvelles observations sur la sardine océanique. Compt. Rend. hebdomad. Ac. Sc. Paris.
- Правдин И. Ф., 1928. Очерк западнокамчатского рыболовства в связи с общими вопросами дальневосточной рыбопромышленности. Изв. Тихоок. науч.-пром. станции, т. I, вып. 1, стр. 169—266.

- Правдин И. Ф., 1929. Морфометрическая характеристика западнокамчатской горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walb.). Изв. Тихоок. науч.-пром. станции, т. IV, в. 1, стр. 152.
- Рабинерсон А. И., 1923. О систематическом положении беломорской сельди. Извест. Г. инст. опытно-агроном., I, вып. 3, стр. 106—107.
- Рабинерсон А. И., 1924. Исследования над беломорской сельдью по сборам 1923 г. Изв. Г. инст. агроном., II, в. 4—5, стр. 167.
- Рабинерсон А. И., 1925. Материалы по изучению мурманской сельди. Извест. Отд. прикл. ихтиол., III, в. 1, стр. 67—86.
- Рабинерсон А. И., 1925. Материалы по исследованию беломорской сельди. Труды Научн.-иссл. инст. по изуч. Севера, 25, стр. 144.
- Рабинерсон А. И., 1926. О сельди Чешской губы. Изв. Г. Инст. опыт. агроном., IV, в. 1—2, стр. 83.
- Рабинерсон А. И., 1927. О систематическом положении и темпе роста сельди Чешской губы. Тр. Инст. по изуч. Севера, 34, стр. 59—72.
- Рабинерсон А. И., 1928. Расовая характеристика весенней сельди залива Петра Великого. Изв. Тихоок. научн.-пром. станции, т. I, вып. 1, стр. 143—168.
- Reibich J., 1911. Biologische Untersuchungen über Gedeihen, Wanderung und Ort der Entstehung der Scholle (*Pleuronectes platessa*), Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, Bd. 13.
- Rich W. H. a. Holmes, 1929. Experiments in marking young Chinook salmon on the Columbia River, 1916—1927. Bull. U. S. Bur. Fish. Wash., v. 44, pp. 215—264.
- Robertson A., 1921. Further proof of the parent stream theory. Trans. Amer. Fisher Soc., v. 51.
- Roule L., 1917. Etudes sur les aires de ponte et les déplacements périodiques de thon commun (*Orcynus thynnus*) dans la Méditerranée Occidentale. Ann. Inst. Océanograph.
- Roule L., 1918—1920. Documents pour servir à l'histoire du Saumon dans les eaux douces de notre pays. Bull. Mus. d'Hist. Nat.
- Roule L., 1920. Etude sur le Saumon des eaux douces de la France. Paris.
- Roule L., 1921. Sur les changements périodiques d'habitat du thon commun (*Orcynus thynnus*) et sur leur liaison avec les conditions de milieu. Comp. Rend. hebdom. Ac. Sc. Paris, v. 173, pp. 1418—1419.
- Roule L., 1929. Les poissons et le monde vivant des eaux, t. III, Voyages et migrations, Paris, pp. 373, pl. 12, fig. 54.
- Runnström, 1934. The distribution of the pelagic herring larval in Norwegian waters. Rapp. et Proc. Verb. Cons. P. LXXXVIII.
- Sanzo L., 1910. Studi sulla biologia del tonno (*Orcynus thynnus* L.) Uova pelagiche e periodo di maturità sessuale. Riv. mensile pesca e idrobiol., v. 5, pp. 1—17.
- Schaeffer E., 1919. Der Aal auf dem Lande. Schweiz. Fischer Zeit. Bd. 27, pp. 79—80.
- Scheuring L., 1929. Die Wanderungen der Fische. I. Ergeb. d

- Biologie. Bd. V, pp. 405—691; II. Ibid., Bd. VI, 1930, pp. 4—304 (полная библиография).
- Schmidt Joh., 1906. Contributions to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris* Fl.). Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer, v. 5, pp. 137—264, 265—273.
- Schmidt Joh., 1923. Die Laichplätze des Flussaales. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. XI, pp. 1—40.
- Schmidt Joh., 1930. The Atlantic cod (*Gadus callarias*) and local races of the same. Comp. Rend. d. trav. du Laborat. Carlsberg. XVII, № 6, Copenhagen.
- Schmidt Joh., 1933. Danish eel-investigations during 25 years (1905—1930). Publ. by the Carlsberg Foundation, Copenhagen, pp. 16. (библиография).
- Шмидт П. Ю., 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. Изд. Геогр. общ., СПб.
- Шмидт П. Ю., 1905. Морские промыслы острова Сахалина. Изд. деп. земл., СПб.
- Шмидт П. Ю., 1915. Дыхательные приспособления камбал. Изв. Акад. наук, стр. 421—444.
- Schnakenbeck W., 1927. Rassenuntersuchungen am Hering, Ber. d. deutsch. wiss. Komm. f. Meeresforsch., Bd. 3.
- Schnakenbeck W., 1931. Zum Rassenproblem bei den Fischen. Zeitsch. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 21, H. 3—4, pp. 409—566.
- Sella L., 1926. Le migrazioni dei tonni, studiate per mezzo degli ami. Atti Reale Acad. d. Lincei, v. 3 (6), pp. 696—700.
- Sella L., 1926. Altri fatti sopra le migrazioni dei tonni accertati per mezzo degli ami. Atti R. Acad. d. Lincei, v. 3.
- Schelford V. E. a. Powers E. B., 1915. An experimental study on the movement of herring and other marine fishes. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor., v. 29.
- Смирнов Н. А., 1912. К вопросу о делении рыб на биологические группы. Вестн. рыбопром., № 6—7.
- Смирнов Н. А., 1924. Несколько замечаний об анадромии рыб. Русск. гидробиол. журн., т. III, № 6—7, 130—138.
- Smitt F. A., 1893. A history of Scandinavian Fishes. I. Stockholm—Berlin.
- Солдатов В. К., 1912. Исследование биологии лососевых Амура. I. Рыбн. промыслы Дал. Востока, VII. Изд. деп. землед., СПб.
- Сомов М. П., 1934. Основные выводы по изучению биологии мурманской сельди и предварительный прогноз ее промысла на ближайший период (1935—1936 г.). За рыбн. индустр. Севера, № 10, стр. 15—19.
- Strubberg A. C., 1922. Marking experiments with the cod in Danish water; Meddel. Komm. Havunders (Fisk), v. 7, № 1.
- Суворов Е. К., Чешская экспедиция 1925 года. Предварительный отчет. Тр. инст. по изуч. Севера, в. 34, стр. 7—52.
- Суворов Е. К., 1932. Мотовский залив как нерестилище трески. Изв. Ленингр. н.-и. ихтиол. инст., т. XIII, 2, стр. 61—87.
- Такао Хоккен, 1897. Личные наблюдения водных промыслов острова Хоккайдо. Зап. общ. изуч. Амурск. края, т. VI, в. 1.

- Thielemann M., 1922. Die Fische (in Barentsmeerfahrt des Poseidon Juli — Juni 1913). Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland, N. F., Bd. 13.
- Thompson W. F., 1926. The California sardine. Fish Bull., № 11, Fish. a. Game Comm. of California.
- Thompson W. F. a. Herrington W. C., 1930. Life history of the Pacific halibut (1). Marking experiments. Rep. Intern. Fisher. Commis., № 2, Victoria B. C., pp. 137.
- Чернавин В. В., 1914. Брачные изменения скелета лососей. Изв. отд. Рыбвод. и научн.-пром. исслед., т. I, в. 1, стр. 80.
- Чернавин В. В., 1921. Происхождение брачного наряда у лососей. Журн. Петр. агроном. инст., № 3—4.
- Чугунов Н. Л., 1931. Морские исследования Всекаспийской экспедиции. I. Бюлл. Всекасп. науч.-рыбох. экспед., № 3—4, стр. 7—57, II, 1932; там же, № 5—6, стр. 191—223.
- Чугунов Н. Л., 1936. Краткий промыслово-биологический очерк Каспия. Справочник по Каспию. Изд. ГГИ.
- Ubsch L., 1924. Stimmen die Ergebnisse der Aa-forschung mit Wegeners Theorie der Kontinentalverschiebungen überein? Die Naturwissensch., Bd. 12.
- Вадов Л. А., 1932. Сельдь на Мурмане в 1929 г. (лето), 1930 г. (лето) и 1931 г. (зима). Сборн. науч.-пром. работ на Мурмане под ред. С. Я. Миттельмана, стр. 156—179.
- Walter E., 1910. Der Flussaal. Neudamm.
- Варпаховский Н. А., 1838. Определитель пресноводных рыб Европейской России. Изд. Суворина, СПб.
- Weigold H., 1913. Die deutschen Versuche mit gezeichneten Dorschen (*Gadus morrhua*). Wiss. Meeresunt. Abt. Helgoland, N. F., Bd. 10.
- Yarrell W. History of British Fishes. I, London, p. 40.
-

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ И РЫБ

- Аграханская сельдь 76, 84, 167
 Астрабадская сельдь 76, 78, 85, 167
 Атлантическая норвежская сельдь 35 и сл.
- Балтийская сельдь, весенняя 25
 Банковые сельди 31, 37
 Белоглазка 270
 Беломорская сельдь 30, 53
 Белорыбица 266
 Белуга 183
 Береговые сельди 31, 32
 Берш 267
 Бражниковская сельдь 75, 77, 78, 79, 84, 85, 167
 Бычки 83
 — пресноводные 261
- Вобла 269, 270
 Волжская сельдь 76, 83, 167
 Вьюн 266
- Глубоководная сельдь Немецкого моря 37
 Глубоководные рыбы 20
 Голавль 266
 Голец 266
 Гольян 203
 Горбуша 186, 188, 190, 200, 204—210, 218, 258
 Густера 265, 270
- Долгинская сельдь 75, 84, 167
 Донные рыбы 110
- Еж-рыба 14
 Елец 265
 Ерш 261, 265, 266
 Жерех 270
- Закройка см. Семга
 Заледка см. Семга
 Зобатый сиг 264
- Иваси 90—96
 Исландская сельдь 30, 37
- Камбала 14, 142—163
 — балтийский подвид 156
 — беломорский подвид 156
 — Герценштейна 158, 159, 160
 — Лиманда 157
 — морская 146—154
 — речная 154—156
 — тонкорылая 158, 159
 — шероховатая 158, 160
 — четырехбугорчатая 160
- Каспийская сельдь 74 и сл.
 Карась 13, 265
 Карповые рыбы 260
 Керченская сельдь 74, 169
 Кета 19, 186, 187, 188, 190, 192, 193, 194—204, 218, 254
 — застойная 204
 — «монако» 204
- Кижуч 186, 210, 214, 215, 218
 Килька 68, 79, 83, 84, 87, 88
 — черноморская 88
- Корюшка 263
 Корюшковые рыбы 184
 Краб промысловый 12
 Красная см. Нерка
 Красноперка 266
 Кумжа см. Таймень
 Кутум 266
- Ленки 203
 Лептоцефалы 280, 281, 283, 284, 292

- Лещ 13, 65, 268
 Линь 265
 Листопадка см. Семга
 Лососевые рыбы 184
 Лосось атлантический 254, 258, 259
 — аральский 185
 — благородный см. Лосось обыкновенный
 — карликовый озерный 240
 — каспийский 185, 266
 — ладожский 239
 — невский 263
 — обыкновенный 184, 218 и сл.
 — онежский 239
 — черноморский 185
 Луна-рыба 166

 Макрелевые рыбы 96
 Макрель обыкновенная 97—100
 — тихоокеанская 100
 Мальма 203
 Межень см. Семга
 Мерланг 140
 Миграции активные 17
 — анадромные 17
 — возвратные 72
 — денатантные 17
 — катадромные 17
 — контранатантные 17
 — кормовые 33
 — молоди 33
 — нерестовые 34
 — ординарные 72
 — пассивные 17

 Микижа 186
 Минога 261, 266
 Моллюски головоногие 13
 Морская сельдь 24, 25, 32
 Морские рыбы 18
 — донные рыбы 20
 Морской конек 14
 Мурена 280
 Мурманская сельдь 50, 51, 52, 53

 Навага 140
 Налим 261, 266
 Неотения 237
 Нерестовая марка 233
 Нерка 186, 210—214, 218, 249, 302

 Нерка маленькая 214
 Норвежская сельдь, весенняя 31

 Окунь 261, 265
 Осетр амурский 175
 — обыкновенный 181—183
 Осетровые рыбы 170

 Палтус 160, 161
 Пелагические рыбы 19, 106—109
 Пескарь 265
 Пестрятка 235, 236
 — серебристая 237
 Пикша 110, 136—139
 Плотва 269
 Подуст 266
 Поллак 140
 Полуглубоководные рыбы 20
 Полупроходные рыбы 18, 20, 266
 — — пресноводные 266, 267
 Пресноводные рыбы 18, 20, 260 и сл.
 Придонные рыбы 19
 Приустьевые рыбы 20, 266, 267
 Проходные рыбы 18, 20, 164 и сл.
 — сельдь 79, 84, 85
 Пузанок азовский 74, 169
 — большеглазый 76, 77, 79, 84, 167
 — дунайский 74, 169
 — ильменный 76, 167
 — обыкновенный 76, 79—82, 83, 84, 85, 167
 — северокаспийский 76, 167
 — среднекаспийский 84
 — суворовский 167
 — южнокаспийский 76, 85
 Пресноводные бычки 261

 Разноводные рыбы 18
 Речные рыбы, 265
 Рипус 264

 Русский осетр см. Осетр обыкновенный
 Рыбец см. Сырть
 Япушка 264

 Сазан 13, 267, 268
 Сайда 140
 Сайка арктическая 118, 140
 Сарделька анчоусовидная 74
 Сардинка 88—90

- Сардинка калифорнская 90, 96
Сахалинская сельдь, миграции 62
и сл.
Северюга южнокаспийская 170—
179
Селахии 261
Сельди 23 и сл.
— миграции 33 и сл.
— раса Гейнке 30 и сл.
— — Доггербака 37
— — тохокукайская 58
— — хоккайдская 57
— — чосенская 58
Сельдь аграханская 76, 84, 167
— астрабадская 76, 78, 85, 167
— атлантическая норвеж-
ская, миграции 37—43
— балтийская весенняя 25
— беломорская 30, 53
— — малопозвонковая 53,
54, 55, 56
— бражниковская 75, 77, 78,
79, 84, 85, 167
— Богуслена 46
— волжская 76, 83, 167
— залива Петра Великого, 66
и сл.
— Немецкого моря 37
— долгинская 75, 84, 167
— исландская 30, 37
— каспийская 74 и сл.
— керченская 74, 169
— Кильской бухты 34
— Ламанша 37
— морская 24, 25
— Немецкого моря 35, 37
— — — миграции 44, 45
— осенняя Немецкой бухты
37
— норвежская, весенняя 31
— сахалинская, миграции 62
и сл.
Сельдь тихоокеанская, миграции
56, 59 и сл.
— черноморская 74
— шведская, зимняя 37
— южнокаспийская 75, 167
— Ютландской банки 37
— японская 57—59
Сейга 218 и сл.
— беломорская 219
Серушка 269
Сиг-волоамка 264
Сиг волховской 264
— лудога 264
— озерной 263
— проходной 263
— свирский 264
Сиговые рыбы 184
Симá 186, 218
Синец 270
Скат 13
Собака-рыба 14
Солоноватоводные рыбы 18
Сом 265, 270
Сомовые рыбы 261
Соба 267
Стерлядь 183
— полупроходная 183
Судак 261, 265
— обыкновенный 269
Суточные движения сельди 35
Сырь 265, 270
Таймень 184, 185, 239, 263
— морская 241
— озерная 241
— радужная 186
Тарань 270
Тинда 238
Тихоокеанская сельдь, миграции
56, 59 и сл.
Треска 110—136, 166, 306
— атлантическая 111
— балтийская 113
— исландская 113
— карликовая 140
— лофотенская 117
— медвежинская 117
— миграции 123—130
— мурманская 114, 116, 117
— Немецкого моря 113
— Новой Земли 115
Треска норвежская 113, 114, 126
— «скрей» 119, 125
— тихоокеанская 132—136
— — миграции 134—136
— «турянка» 114, 115
— фиордовая 113
Тунец белый 101—106
— обыкновенный 101—106
Угорь 273 и сл.
— американский 285—288,
293
— морской 280

- Угорь речной 273 и сл.
— японский 293
Уклейка 266
Усач каспийский 266
- Форель озерная 185
— ручьевая 185
- Хайриус 203
Хорациниды 261
- Чавыча 164, 186, 210, 215—218,
229, 254, 303
Частиковая рыба 83
Червь-палоло 12
Черноморская глосса 156
Черноморская сельдь 74
- Черноспинка 76, 83, 167, 168, 202
Чехонь 265, 269
- Шведская зимняя сельдь 37
Шип 183
Шпрот 87, 88
Штремлинги 32, 37
Шиповка 266
- Южнокаспийская сельдь 75, 167
- Эвригалинные рыбы 19
- Язь 266
Японская сельдь 57—59
Ящеры-ихтиозавры 13

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abramis ballerus** L. 270
 — *brama* L. 265, 268
 — *sora* Pall. 270
Acerina cernua L. 265, 266
Acipenser 170
 — *güldenstädti* Brandt 181
 — *nudiventris* Lov. 183
 — *ruthenus* L. 183
 — *stellatus* Pall. 170
Alburnus alburnus Heck 266
Alosa finta 73
 — *sapidissima* 73
 — *vulgaris* 73
Anguilla japonica 293
 — *rostrata* 285, 293
 — *vulgaris* L. 273
Aspius aspius L. 270
Barbus brachycephalus caspius 263
 Berg. 266
Blicca bioarcna L. 265, 270
Boreogadus saida 118, 140
Brosmius brosmie 118
Carassius carassius L. 265
Caspialosa 73, 166
 — *Kessleri* Grimm. 76, 167
 — *maeotica* Grimm. 74, 169
 — *nordmanni* Ant. 74
 — *pontica* Eichw. 74, 169
 — *Suworowi* Berg. 167
 — *tanaica* Gr. 74
 — *volgensis* Berg. 167
 — *brachnicovi agrahanica* 76
 — *autunnalis* Berg. 75
 — *leucocephala* 76
Caspialosa caspia aestuarina Berg. 76
 — *caspia* Eichw. 76
 — *Knipowitschi* Iljin 76
 — — *Saposhnicovi* Grimm. 76
Caspiomyzon wagneri Kessl. 266
Characinidae 261
Chondrostoma nasus L. 266
Cleisthenes herzensteini Schm. 158
Clupea harengus L. 24
 — — *subsp. membras* 37
 — — *pallasii* C. V. 53, 56, 57
Clupeidae 23
Clupeonella delicatula Nord. 83
 — *engrauliformis* Bor. 74
Cobitis taenia L. 266
Conger 280
Coregonidae 184
Coregonus albula L. 264
 — — *m. vimba* L. 264
 — *lavaretus baeri* Kessl. 264
 — — *m. ladogae* Pravid.
 — — — *m. swirensis* Pravid. 264
 — — *lavaretus* L. 263
 — — *ladoga* Pol. 264
 — — *videgreni* Malm. 264
Cottidae 261
Cyprinidae 260
Cyprinus carpio L. 267
Diodon 14
Eleginus navaga Poll. 140
Esox lucius L. 265
Gadus albimaris Der. 111
Gadus aeglefinus L., 110, 136
 — *callarias* L. 110, 135
 — *macrocephalus* Til. 133
 — *luscus* 118
 — *macrocephalus* 132
Gadus merlangus 140

- Киселевич К. А. 167
 Книпович Н. М. 16
 Кокубо 57
 Крашенинников 185
 Кривобок М. Н. 135
 Крогиус Ф. В. 212
 Кройер 28
 Крохин К. М. 212
 Кузнецов И. И. 190, 192, 202, 203,
 204, 207, 215
 Курнаев Е. Ф. 197
 Кювье 28, 56
- Ландмарк А. 250
 Ласепед 28
 Леа 35, 40, 41, 42, 52
 Ле Дануа 106
 Линней 28
 Ловецкая Е. А. 192
 Льюнгман 46
- Макушок М. Е. 50, 52, 54
 Мальм 28
 Марсель де Серр 28
 Марукава 275
 Мейер 25
 Мейснер В. И. 19, 262
 Мензис В. 222, 233, 238, 247
 Ментов Ю. Н. 197
 Мик А. 17, 35, 90, 157
 Мильк 146
 Михин 133
 Мишер-Рюш Ф. 221, 242, 243
 Моисеев П. А. 159
 Мондини 278
 Мюллер О. 278
- Навозов-Лавров Н. П. 209
 Нансен Ф. 306
 Нильсон 28
 Нордквист О. 246, 247
- Окен 28
 Охрямкин Д. И. 160
- Павези 102
 Павленко М. Н. 56, 60
 Паласс 56, 185
 Панин К. И. 94
 Пеннент 27
 Пентегов Б. П. 197, 200
 Петтерсон О. 46
- Плэвилль 98
 Полутов А. И. 133, 134
 Поуерс 301
 Правдин И. Ф. 205
 Пэтон 242, 243
- Ратке 278
 Рабинерсон А. И. 50, 51, 53, 56
 Рич 229
 Руль Л. 103, 104, 225, 247, 248
 Руннстрём 37, 40, 41, 42, 52
- Сабанеев 168
 Санцо 102
 Сарс Г. О. 28, 98
 Селла 104
 Сёмнер 164
 Сендевалль 28
 Сирский 278
 Смирнов Н. А. 18, 19
 Солдатов В. К. 174, 187, 190,
 192, 197, 202
 Сомов М. П. 51, 52
 Стеллер 185
 Струбберг А. 124
 Суворов Е. К. 50, 135
- Такао Хоккен 59
 Танасийчук В. Ф. 116
 Тилеман М. 125
 Тонинг А. В. 129
 Тракэра 142
 Трибом 220
- Уард 211, 212
 Убиш Л. 294
 Уиллис 249
- Фабрициус 98
 Фрейд 278
 Фрич 224, 230, 231
 Фужита 57
- Ханзен П. 129
 Хук Р. 89, 120
- Цетти 101
- Чемберлен Ф. 209, 302
 Червани 194
 Чернавич В. В. 239
 Чугунов Н. А. 75, 267

Шейринг 35, 138, 146, 148, 151, Шмидт П. Ю. 56, 59, 132, 143
155, 220, 221 Штейер 105
Шельфорд 301 Экман С. 289, 290, 294
Шеффер 274 Экштрём 28, 98
Шнакенбек 35, 40 Эренбаум 98, 103, 139, 156, 275
Шмидт В. Ф. 135 Якоби 276
Шмидт И. 111, 113, 281, 282, Яррель 280
283, 284, 288, 292



Редактор Г. Винберг.
Техред. И. Кузьмин.
Зав. граф. ч. Е. Смехов.
Зав. коррект. Л. Голицына.
Ответ. за вып. в типогр. А. Герман.

Уполномоченный Главлита Б-30067.
Биомедги: 209. МД86. Тираж 5000.
Формат $82 \times 109 \frac{1}{32}$. Печ. л. 20. $+\frac{3}{8}$.
Знак. в печ. л. 33600. Авт. л. 17. Сдано
в тип. 2/VI 1936 г. Подп. к печ.
7/X 1936 г. За аз 236. Цена 3 р. 75 к.
Переплет 1 р. 20 к.

17-я ф-ка нац. книги ОГИЗ'а РСФСР
треста «Полиграфкнига». Москва,
Шлюзовая наб., д. № 10.

МОГЕБ
МАГ. № 14

25.-
1079/1445

р. 25 р.

~~U. 4295K.~~
~~MA 86~~

POLSKA AKADEMIA NAUK
BIBLIOTEKA
Instytutu im. M. Nenckiego

8650