Водные биоресурсы и среда обитания

2020, том 3, номер 1, с. 27–41

<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru

ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

Aquatic Bioresources & Environment

2020, vol. 3, no. 1, pp. 27–41

<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru

ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

УДК 502.7

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ АБИОТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАЖНЕЙШИХ ПРОМЫСЛОВЫХ МИГРАНТОВ АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2020 С. Ю. Чередников, Е. С. Власенко, Н. А. Жердев,
И. Д. Кузнецова, С. В. Лукьянов

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»),
Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону 344002, Россия

E-mail: cherednikov_s_y@azniirkh.ru

Аннотация. Представлены компилятивные сведения из разных источников о лимитирующих факторах водной среды (температура, соленость, кислородный режим, скорость водного потока) и биологических характеристиках наиболее важных промысловых проходных и полупроходных рыб Азовского моря, таких как судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), тарань *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758), карась серебряный *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) и черноморско-азовская сельдь *Alosa immaculata* (Bennett, 1835). Собраны также данные о плодовитости, возрасте созревания, времени инкубации и питании этих видов в условиях Азовского моря. Материалом к данной статье послужили литературные источники, собственные многолетние наблюдения и мониторинговые исследования. Анализ имеющихся данных позволил определить нижний и верхний температурные пределы указанных видов рыб, сравнить температуру начала нерестового хода и температурные оптимумы для их нереста, проследить особенности их резистентности к солености воды, соотнести оптимальное содержание кислорода для разных видов рыб, сопоставить отличительные черты их репродуктивного цикла, сравнить скорость их движения и найти различия в их пищевых предпочтениях.

Ключевые слова: Азовское море, промысловые мигранты, проходные виды, полупроходные виды, температура, соленость, кислородный режим, плодовитость, возраст созревания, питание, инкубационный период, онтогенез, пелагиаль, бентос

LIMITING FACTORS OF THE ABIOTIC ENVIRONMENT AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF IMPORTANT COMMERCIAL MIGRATORY FISH SPECIES OF THE AZOV SEA

S. Yu. Cherednikov, E. S. Vlasenko, N. A. Zherdev, I. D. Kuznetsova, S. V. Lukyanov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI “VNIRO”),
Azov-Black Sea Branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”), Rostov-on-Don 344002, Russia

E-mail: cherednikov_s_y@azniirkh.ru

Abstract. The data, collected from different sources, are referred to the limiting factors of the aquatic environment (temperature and salinity effects, oxygen regime, water flow speed) and biological characteristics of the most commercially important anadromous and semi-anadromous fish species of the Azov Sea, such as zander *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), common roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), common bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), vimba bream *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758), the Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), and the Pontic shad *Alosa immaculata* (Bennett, 1835). Data on fertility, age of maturation, incubation time and feeding of these species in the Azov Sea environment are also presented. The material is based on the literature sources, long-term observations, and monitoring studies. Analysis of the available data has made it possible to identify upper and lower temperature limits for the listed fish species, to compare the temperature at the beginning of their spawning and their thermal optimum for spawning, to provide insight into the specificity of their salinity resistance and optimal oxygen content, to collate characteristic features of the reproductive cycle of different fish species, to compare their movement speed, and to find dissimilarities in their feeding preferences.

Keywords: Azov Sea, commercial species, anadromous fish species, semi-anadromous fish species, temperature, salinity effects, oxygen regime, fertility, age at maturity, feeding, incubation period, ontogenesis, pelagic zone, benthos

ВВЕДЕНИЕ

В структуре промысла рыбных объектов Азовского моря, включающего в себя нижнее течение Дона до Цимлянского водохранилища, важнейшую роль играют аборигенные проходные и полупроходные нерестовые мигранты, такие как лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), тарань *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), рыбец *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758), черно-морско-азовская проходная сельдь (далее — сельдь) *Alosa immaculata* (Bennett, 1835), а также аллохтонный карась серебряный (далее — карась) *Carassius gibelio* (Bloch, 1782), родина которого — пресные водоемы Востока и Юго-Востока Азии. Карась обосновался в водах Юга России сравнительно недавно и до настоящего времени пребывает в статусе акклиматизанта, или вселенца, и считается скорее сорным, нежели промысловым, видом. Эти виды представляют наиболее востребованную часть рыбной продукции Азовского бассейна, их доля в общем объеме вылова рыб пресноводного комплекса, по данным промысловой статистики, составляет порядка 98 % (рис. 1), поэтому им уделяется особое внимание, а их биологические особенности и требования к условиям внешней среды нуждаются в изучении.

Целью настоящей работы является сведение воедино разрозненных данных по некоторым аспектам биологии этих наиболее значимых промысловых рыб, их требованиям на разных этапах онтогенеза к температурному режиму, солености, скорости водного потока, плодовитости и характеру питания, накопленных за многие годы их изучения рядом исследователей [1–17].

Рис. 1. Структура промысла в Азовском море в 2016–2018 гг., %

Fig. 1. The structure of fisheries in the Azov Sea in 2016–2018, %

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом к данной статье послужили литературные источники [1–17], а также многолетние наблюдения авторов, изучающих биологию и промысел проходных и полупроходных рыб в бассейне Нижнего Дона и Азовском море в ходе выполнения государственного контракта с использованием общепринятых методик.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Донские промысловые рыбы: полупроходные (лещ, судак, тарань, карась) и проходные (рыбец, сельдь) — первичноводные животные, вся их жизнь полностью проходит в водной среде. Поэтому параметры водной среды, такие как температура, концентрация растворенного кислорода, соленость, скорость течения, играют в их жизни первостепен-

ную роль. Однако на разных стадиях онтогенеза эти требования различаются. Критическими на этапах развития являются стадия икры (ova), стадия личинок (larvae) и связанный с ней переход на самостоятельное питание и морфологическое завершение построения тела, стадия мальков (juveniles), которая длится с момента появления чешуйчатого покрова и формирования плавниковых лучей до стадии полового созревания (adults). По мере созревания проходные и полупроходные рыбы скатываются в море, где абиотические и биотические условия водной среды в значительной степени меняются: увеличивается соленость, температура, меняется состав кормовой базы.

Температура воды в жизни рыб имеет огромное значение. Для водных обитателей температура является неустранимым экологическим фактором, и единственным способом для организма выжить являются физиологические адаптации. Обладая высокой теплопроводностью, вода особенно важна для пойкилотермных животных, не способных поддерживать постоянную температуру тела. У большинства рыб температура тела выше температуры окружающей среды на 0,5–1,0 °C [1]. Связано это с теплопродукцией, которая, хоть и медленно, но идет. Температурный диапазон, в котором проходит жизненный цикл вида, называется нормой реакции по температурным условиям. В ней выделяют зоны оптимальной температуры, пессимума, сублетальной и летальной.

Для донских рыб нижняя граница температуры жидкой воды отсутствует. Все аборигенные рыбы Азовского бассейна выдерживают длительный зимний период, когда температура воды приближается к 0 °C, но находятся при этом в состоянии холодового оцепенения. Для леща такое состояние наступает ниже 2 °C, для тарани — 4 °C, а для карася — 6 °C. Сельдь зимует в Черном море, где продолжает нагуливаться при температуре 3–5 °C, охотясь на хамсу. Обычно же в условиях зимовальных ям температура стабильно держится у отметки 4 °C. Нагул у этих рыб начинается с более высокой температуры: у леща — с 5 °C, у тарани и карася — с 4 и 11 °C, соответственно. Для интенсивного питания температура должна быть на 9–11 °C выше. Наибольший темп роста карась, лещ, рыбец и судак показывают при температуре 17–26 °C [15]. Тарань питается круглогодично, но в зависимости от температуры интенсивность питания различается: в зимне-весенний период при температуре не

выше 5 °C интенсивность питания минимальна, а с мая по сентябрь, при температуре воды не ниже 10 °C, наблюдается период интенсивного нагула. Оптимальные, предельные и летальные значения температур для донских проходных и полупроходных рыб, по материалам многолетних наблюдений многих авторов [1, 3–7, 9–13, 16–20], приведены в табл. 1.

Температурные параметры наиболее важных жизненных циклов рыб, таких как периоды выхода из зимнего холодового оцепенения, нерестового (анадромного) хода, нереста, нагула, теплового оцепенения в летний период, отражены на диаграмме (рис. 2).

От величины температуры зависит скорость обмена веществ и, как следствие, потребление кислорода. В период летней стагнации на температурный режим накладывает свой отпечаток снижение концентрации растворенного кислорода в воде, что становится дополнительным неустранимым фактором среды. Если при низких температурах речные рыбы могут довольствоваться содержанием кислорода 0,5–1 мг/л, то при высоких этого количества кислорода будет недостаточно. При увеличении температуры активность рыбы растет до определенного момента, после которого она впадает в тепловое оцепенение, постепенно приводящее к гибели. Опыт показал, что температура воды свыше 30 °C является критичной для большинства донских рыб, но в целом температурные адаптации разных видов неодинаковы (табл. 1).

С изменением температуры связана общая резистентность рыб к поллютантам. Отмечено, например, что выживаемость карася в конце токсикологического опыта падает с уменьшением температуры. Так, в экспериментах по действию ксенобиотиков при 11–17 °C выживаемость карася составляла 88,2 %, а при 1–3 °C — 56,1 % [21].

Соленость воды является чрезвычайно важным фактором, обуславливающим стратегию приспособления рыб к регуляции осмотического давления внутренних жидкостей. Чем совершенней осморегуляторные механизмы, тем больше независимость состава и давления внутренней среды организма от внешней [1]. У таких рыб, как лещ, судак, тарань, рыбец, карась, относящихся к генеративно-пресноводному комплексу видов, для которых оптимальной является соленость в пределах 0,5–1,0 ‰, адаптивные механизмы приспособлены к давлению сока тела больше, чем в окружающей среде, но в Азов-

Таблица 1. Требования к температурным условиям для донских проходных и полупроходных рыб**Table 1.** Requirements to temperature conditions for the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Периоды онтогенеза Periods of ontogenesis	Температура, °C / Temperature, °C		
		оптимальная optimum	предельная limit	летальная lethal
Лещ Bream	<i>ova</i>	16–22	8; >22	6; >28
	<i>larvae</i>	17–23	2–5; 25	<2; 28–35
	<i>juveniles</i>	17–23	2–5; 25	31–35
	<i>adults</i>	15–26	2–5; 30	>35
Судак Zander	<i>ova</i>	12–16	6–8; 18–20	<5,5; >25
	<i>larvae</i>	15–18	7; 26	<4; >30
	<i>juveniles</i>	12–24	5; 26	>32
	<i>adults</i>	12–26	5; 35	>35,4
Тарань Roach	<i>ova</i>	8–10	12,7	<4–6; >15
	<i>larvae</i>	8–15	12,7	>15
	<i>juveniles</i>	15–18	20	29–35
	<i>adults</i>	15–18	25	29–35
Карась Prussian carp	<i>ova</i>	14–23	23	>26
	<i>larvae</i>	15–23	26	>35
	<i>juveniles</i>	20–28	28	>35
	<i>adults</i>	20–28	30	>35
Рыбец Vimba bream	<i>ova</i>	19,3–23,8	14	<10; >25
	<i>larvae</i>	19,3–24,6	25	28–29
	<i>juveniles</i>	18–25	26	28–29
	<i>adults</i>	2–25	0,5; 28	<0,5; >29
Сельдь Pontic shad	<i>ova</i>	17	22	26
	<i>larvae</i>	18–20	24	<9,5; >26
	<i>juveniles</i>	18–20	24	7; >26
	<i>adults</i>	4–29	30	<3; >30

Рис. 2. Температурные диапазоны жизненных циклов донских проходных и полупроходных рыб**Fig. 2.** Temperature ranges of life cycles of the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

ском бассейне им приходится нагуливаться при солености, достигающей 9–12 ‰. Полупроходные формы, мигрирующие для нагула в солоноватые воды Азовского и Черного морей, обычно не выходят за изогалину 11 ‰. Основная осморегуляторная функция пресноводных костистых рыб сводится к удалению избыточного количества воды, поступающего осмотическим путем через жабры, кишечник и, в меньшей степени, через наружные покровы, защищенные чешуей. При этом недостаток солей пресноводная рыба восполняет с пищей. Проходные, а вместе с ними и полупроходные рыбы, вынужденные совершать нерестовые и нагульные миграции из моря в реки и из рек в море, выработали механизм, обеспечивающий им постоянство внутренней среды. Этот механизм требует затрат энергии. Оптимальные, предельные и летальные значения солености воды для донских проходных и полупроходных рыб, по материалам многолетних наблюдений различных авторов [2–7, 9–13, 16–19, 22], приведены в табл. 2.

Таблица 2. Требования к солености водной среды для донских проходных и полупроходных рыб**Table 2.** Requirements to salinity of the aquatic environment for the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Периоды онтогенеза Periods of ontogenesis	Соленость, ‰ / Salinity, ‰		
		оптимальная optimum	предельная limit	летальная lethal
Лещ Bream	<i>ova</i>	1,85	2,7–3,7	>7,5
	<i>larvae</i>	2,5–5	7,5	>8,6
	<i>juveniles</i>	2–5	8	>10
	<i>adults</i>	2–6	11	>15
Судак Zander	<i>ova</i>	2,0–2,5 (до 4,5)	10	>10
	<i>larvae</i>	2–6	10–12	>12
	<i>juveniles</i>	2–10	14	>14
	<i>adults</i>	2–12,5	13–14	>15
Тарань Roach	<i>ova</i>	2–5	10	>10
	<i>larvae</i>	2,5–6	6–10	>10–12,5
	<i>juveniles</i>	3–7,5	7,5–12	>13
	<i>adults</i>	2–9	14–15	>17
Карась Prussian carp	<i>ova</i>	0,5–1	2	>5
	<i>larvae</i>	0,5–2	2	>5
	<i>juveniles</i>	0,5–6	8	>10
	<i>adults</i>	0,5–9	11	>15
Рыбец Vimba bream	<i>ova</i>	0,5–4	5	>7
	<i>larvae</i>	4–5	7	>8
	<i>juveniles</i>	4–5	6–7	>10
	<i>adults</i>	6,5–7	10	>11
Сельдь Pontic shad	<i>ova</i>	2	3	>3
	<i>larvae</i>	3	4	>4
	<i>juveniles</i>	7	8	>9
	<i>adults</i>	18–35	35	>35

Первые стадии жизни проходных и полупроходных рыб Азовского бассейна могут проходить только в пресной воде, с соленостью, не превышающей 1–3 ‰. Для молоди судака и тарани предельные значения солености выше, но не могут превышать 11–12 ‰. Взрослые рыбы, скатываясь в Азовское море, способны выдерживать соленость до 15–17 ‰, а, возвращаясь в реки, вновь переходят на гипогалинный режим обитания, впитывая воду через жабры и кожные покровы по градиенту осмотического давления. Внутренние соки при этом разбавляются, а избыток воды выводится через почки с разбавленной мочой. Образующийся недостаток солей пресноводная рыба восполняет с пищей. В морской воде по тому же градиенту осмотического давления, но в обратную сторону, организм рыбы теряет воду и вынужден для восполнения ее потерь пить морскую, выводя избыток солей через жабры и клетки Кейс-Вильмера. Этот механизм у большинства пресноводных рыб работает в очень ограни-

ченном диапазоне, и по-настоящему эвригалинными видами их назвать нельзя [1]. Наиболее эвригалинным в рассматриваемой группе видов может считаться сельдь, являющаяся генеративно-морским видом, способным выдерживать океаническую соленость 35 ‰.

Содержание кислорода, растворенного в воде, — необходимое условие жизни большинства видов рыб. Естественно, что прекращение поступления в кровь кислорода в более или менее короткий промежуток времени приводит к гибели рыб. Лишь немногие виды, которые обитают в водоемах, часто испытывающих дефицит кислорода, приспособились к дыханию кислородом воздуха. В заморный период рыбы поднимаются к поверхности, стараясь использовать наиболее насыщенный кислородом слой воды, т. е. «глодают воздух». Опыты над рыбами показали, что при отсутствии кислорода в тканях и крови быстро нарастает концентрация очень токсичной молочной кислоты. Для

большинства пресноводных рыб оптимальное содержание кислорода составляет 5–7 мг/л, но резистентность видов к нехватке кислорода весьма различна. Пороговая величина насыщения кислородом воды для этих видов в природе составляет 3 % при 5 °С, 5 % при 10 °С и 14 % при 25 °С, что составляет примерно 0,8 мг/л [23].

Требования к содержанию кислорода для донских проходных и полупроходных рыб, собранные по материалам разных авторов [1, 3–7, 9, 12, 13, 16–20, 24], приведены в табл. 3. Самым стойким к дефициту кислорода видом является карась. Поразительны возможности карася выносить низкое содержание кислорода в воде. Содержащиеся в аквариуме без компрессора рыбы переставали питаться, «глотали» воздух, но месяцами выживали при концентрации кислорода всего

0,1 мг/л. Судак, лещ, тарань и рыбец более требовательны к кислороду, их гибель наблюдается уже при 4 мг/л. Сельдь обитает в море, где отсутствует дефицит кислорода в пелагиали, поэтому для нее опасно содержание кислорода ниже 5 мг/л. В течение жизни чувствительность рыб меняется. На ранних стадиях рыба более чувствительна к недостатку кислорода и имеет ограниченные возможности для маневра, а во взрослом состоянии способна избегать заморных мест.

Скорость потока — один из важнейших параметров водной среды. Для мигрирующих рыб, совершающих ежегодные анадромные перемещения в верховье рек, этот параметр особенно важен. Во время нерестовых миграций проходные и полупроходные рыбы поднимаются вверх по Дону, преодолевая течение реки и водные потоки рыбо-

Таблица 3. Требования к содержанию кислорода в водной среде для донских проходных и полупроходных рыб

Table 3. Requirements to the oxygen content in the aquatic environment for the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Периоды онтогенеза Periods of ontogenesis	Содержание растворенного кислорода, мг/л Dissolved oxygen content, mg/l		
		оптимальная optimum	предельная limit	летальная lethal
Лещ Bream	<i>ova</i>	6–7	0,7	0,3–0,6
	<i>larvae</i>	6–7	0,7	0,3–0,6
	<i>juveniles</i>	6–7	0,9	0,3–0,5
	<i>adults</i>	6–7	1,2	0,3–0,5
Судак Zander	<i>ova</i>	>7,0	5	<5
	<i>larvae</i>	>7,0	5	<5
	<i>juveniles</i>	>6,0	5,0	<5
	<i>adults</i>	>6,0	4,5	<4,5
Тарань Roach	<i>ova</i>	6,4–7,0	4,2	<4,0
	<i>larvae</i>	6,4–7,0	4,2	<4,0
	<i>juveniles</i>	6,4–7,0	4,2	<4,0
	<i>adults</i>	6,4–7,0	4,2	<4,0
Карась Prussian carp	<i>ova</i>	6–7,0	0,6	<0,6
	<i>larvae</i>	6–7,0	0,5	<0,5
	<i>juveniles</i>	6–7,0	0,2	<0,2
	<i>adults</i>	6–7,0	0,1	<0,1
Рыбец Vimba bream	<i>ova</i>	7–9,0	4	<4
	<i>larvae</i>	7–9	4	<4
	<i>juveniles</i>	6–8	4,9	<4,9
	<i>adults</i>	не менее 7	5	<5
Сельдь Pontic shad	<i>ova</i>	9–10	6–7	5
	<i>larvae</i>	8	6	4
	<i>juveniles</i>	5–7	4	2
	<i>adults</i>	9–10	6–7	5

ходных каналов. Рыбы передвигаются в толще воды, создавая упор, т. е. отталкиваясь от среды, обладающей некоторой плотностью, вязкостью и податливостью [25].

По форме тела, согласно классификации Г.В. Никольского [1], донские промысловые рыбы относятся к группе сплюснутых с боков, лещевидных рыб, осуществляющих движение путем волнообразных изгибаний тела, или ундуляций, за счет интенсивной работы туловищных мышц. При ундуляциях движителем служит не только хвостовой плавник, но почти вся поверхность тела за исключением негибкой головы. Упор при ундуляционном плавании создается движением локомоторной волны от головы к хвосту. За один цикл рыба продвигается с учетом КПД «проскальзывания» (0,7) на длину тела, равную длине ундуляционной волны [8]. Скорость ундуляционной волны равна произведению длины волны на частоту. Длина волны примерно равна длине рыбы, поэтому скорость движения рыбы можно представить как произведение длины рыбы (L) на частоту биения хвоста (f): $V=0,7 \cdot f \cdot L$ см/с. Отсюда видно, что возможность рыбы преодолевать встречный поток по мере ее линейного роста увеличивается. Для леща, карася, тарани и судака максимальная ундуляционная частота не превышает 10 гц, поэтому значения скоростей взрослых производителей донских проходных и полупроходных рыб теоретически должны находиться в пределах 2–3 м/с [8]. Среди показателей, характеризующих локомоторные способности рыб, различают крейсерскую, максимальную и бросковую скорости [17]. Эти скорости не являются обособленными, а лежат в пределах зависимости скоростных возможностей рыбы от времени их проявления. Между ними нет резкого перехода.

Кроме ундуляций тела рыба активно использует для перемещения в воде хвостовой плавник. За счет ударов хвоста рыба может существенно ускорить движение, сделав на короткое время рывок или бросок, например, при испуге или в погоне за добычей. Кроме поступательного движения, хвостовой плавник участвует и в маневрировании. Карась, лещ, тарань и рыбец в рассматриваемой группе рыб самые верткие и могут повернуться на 90° всего за 1 взмах хвостового плавника [1].

Свою наивысшую скорость рыба может показать в очень короткий промежуток времени, измеряющийся долями и единицами секунд. Величина этой,

так называемой бросковой, или рывковой, скорости зависит в первую очередь от генетических возможностей рыбы, отражающихся в форме ее тела, пропорциях. Высокое тело, округлые очертания плавников свидетельствуют о невысоких гидродинамических способностях рыб, а заостренные концы плавников, веретеновидное прогонистое тело свойственны быстрым пловцам (рис. 3).

Рис. 3. Зависимость плавательной способности от пропорций донских рыб

Fig. 3. Dependence of swimming ability on the proportions of the fish species of the Don River

Форма тела у рыб с самой большой бросковой скоростью стреловидная со смещением анального и спинного плавников назад, к хвосту. В наибольшей степени это проявляется у щуки, но свойственно также и судаку. Среди промысловых проходных и полупроходных донских рыб самыми резвыми являются судак и сельдь; тарань — более тихходная. Лещ, обладающий наиболее высоким узким телом, — самая тихходная в этом ряду рыба. Карась по форме тела (рис. 3) ненамного отличается от леща, но более энергичен. На Цимлянской ГЭС, на участке с самым сильным течением, карась отмечался в уловах с такими хорошими пловцами, как голавль, жерех и белый амур, преодолевая течение со скоростью водного потока 2,6–3,0 м/с [26, 27].

Бросковая скорость характеризует максимальные возможности рыбы, но на короткое время. Судак наиболее быстр и в погоне за добычей может развить скорость, равную 8,1 м/с [23]. Высокотелый лещ во взрослом состоянии имеет мало врагов, его бросковая скорость не превышает 2,6 м/с.

Скорость, с которой рыба может плыть в течение от одной до нескольких минут, можно считать максимальной. Этого времени хватит, чтобы преодолеть, например, быстрину. Она примерно равна скорости сносимого потока, в котором рыба не в состоянии долго удерживаться, и составляет примерно 1/2 бросковой скорости. Скорость же, с которой рыба может двигаться десятки минут и даже часов, считается крейсерской. Для обитателей равнинных рек достаточно развивать скорость чуть больше 0,2–0,5 м/с, чтобы добраться до нерестилищ. По величине она равна примерно 1/6 бросковой скорости.

При анадромной миграции производители проходных и полупроходных рыб ориентируются на скорость течения. Это безусловное рефлекторное поведение, когда рыба поворачивается рылом к течению, именуется реореакцией [8]. Реореакционное поведение возникает в результате действия определенных рецепторов и наличия в окружающей

среде соответствующих раздражителей для этих рецепторов-ориентиров. Для каждого вида с соответствующими размерами есть пороговая скорость, ниже которой рыба не чувствует потока. В зависимости от условий ориентации, интенсивности турбулентности и других факторов, у донских проходных и полупроходных рыб она изменяется в пределах от 0,04 до 0,25 м/с [28]. При этом, чтобы стать привлекающей, скорость водного потока должна быть не ниже пороговой и лишь незначительно ниже критической. Так, например, для мигрирующего леща пороговая скорость составляет 0,08–0,13 м/с, критическая — 0,70–1,15 м/с, а привлекающая — 0,70 м/с.

Критическая, или сносная, скорость течения — минимальная скорость течения, при которой рыб сносит потоком воды. Величина этой скорости определяет верхнюю границу интервала скоростей, в пределах которого возможно удержание рыб в потоке. Привлекающие и сносные, а также пороговые и бросковые скорости потока для донских проходных и полупроходных рыб, по данным различных авторов [1, 3–13, 16–20, 28], представлены в табл. 4.

Немаловажными для проявления скоростных возможностей являются размеры рыбы. Резвость

Таблица 4. Требования к скорости водного потока донских проходных и полупроходных рыб

Table 4. Requirements to the water flow speed for the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Периоды онтогенеза Periods of ontogenesis	Скорость, см/с / Speed, cm/s			
		пороговая threshold	привлекающая cruising	сносящая critical	бросковая burst
Лещ Bream	<i>ova</i>	1	10	20	120–200
	<i>larvae</i>	1	15	30	150–300
	<i>juveniles</i>	2–13	70	70–115	160–320
Судак Zander	<i>ova</i>	1–2	10	100	200–300
	<i>larvae</i>	8–11	20	250	500–700
	<i>juveniles</i>	11–13	50	300	750–830
Тарань Roach	<i>ova</i>	1	10–15	28	50–60
	<i>larvae</i>	3–8	15–20	49	80–100
	<i>juveniles</i>	9–12	50–80	90–120	330–420
Карась Prussian carp	<i>ova</i>	1	5	26	40–50
	<i>larvae</i>	1–8	10	42	75–90
	<i>juveniles</i>	8–9	50	150–200	330–380
Рыбец Vimba bream	<i>ova</i>	1	20–30	36	70–80
	<i>larvae</i>	1–5	30–40	43	100–200
	<i>juveniles</i>	7–8	50–90	100	200–450
Сельдь Pontic shad	<i>ova</i>	1–2	30	80–90	160–180
	<i>larvae</i>	2–7	40	120–180	240–360
	<i>juveniles</i>	8–10	50	250	500–600

мальков довольно ограничена, но в ходе онтогенеза, с ростом рыбы и увеличением ее массы, растут и ее скоростные возможности. Согласно исследованиям Д.В. Радакова и В.Р. Протасова [8], молодь карася массой 4,4 г способна двигаться со скоростью 0,2 м/с в течение 5–20 мин, по достижении ею 7 г максимальная скорость может составить 0,7 м/с, молодь массой 8–10 г способна плыть со скоростью 1,3–1,5 м/с, массой 12,5 г — 1,5–1,6 м/с, а массой 13 г — 1,7 м/с. На резвость рыб оказывают влияние температура окружающей среды и физиологическое состояние рыбы на данный момент. Известно, что повышение температуры воды, а также гормональный сдвиг в организме в преднерестовый период до известных пределов увеличивает величину бросковой скорости.

Организм рыбы представляет собой целостную, динамичную систему, все составные части которой дифференцированы по структуре, функциям и значению. Для оценки промыслового состояния наибольшее значение имеют такие биологические показатели рыб, как возраст созревания, минимальный промысловый размер, плодовитость, величина инкубационного периода, питание.

Возраст созревания рыб определяет конкурентные возможности вида. Чем раньше вид способен принести потомство, тем больше шансов на выживание. Минимальный промысловый размер, регулирующий предосторожное изъятие рыбы, в целом соответствует минимальному возрасту наступления

половозрелости. Обычно это случается на 2–3 году жизни (табл. 5).

Дольше всех созревает проходная сельдь. Ей для созревания гонад требуется до 5 лет. Самая скороспелая — тарань. На средний и максимальный возраст созревания заметное влияние оказывает интенсивность промысла. Выбывая из популяции старшевозрастные группы, промысел искусственно занижает эти показатели.

Плодовитость является одной из основных биологических характеристик воспроизводительной способности популяции. Обычно под плодовитостью подразумевается количество икринок, получаемых после вскрытия половозрелой особи. Эта величина именуется абсолютной плодовитостью рыбы. По стратегии размножения лещ, судак, тарань, карась, рыбец и сельдь входят в биологическую группу R-стратегов, обладающих высокой плодовитостью. Однако даже внутри этой группы есть заметные отличия. Кроме того, плодовитость зависит от линейных размеров, массы и возраста рыб. Так, например, с переходом в следующую возрастную группу, увеличением длины тела самок леща на 1 см и массы на 100 г плодовитость возрастает в среднем на 20100 икринок [13]. Для средней плодовитости популяции важно, насколько много в ней возрастных особей, отличающихся наибольшей массой гонад. Значения плодовитости донских проходных и полупроходных рыб, собранные из литературных источников [1, 3–7, 9–13, 16–20]

Таблица 5. Показатели зрелости донских проходных и полупроходных рыб

Table 5. Maturity indices of the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Минимальный промысловый размер, см* Minimum commercial size, cm*	Возраст созревания / Age at maturity		
		минимальный minimum	максимальный maximum	средний medium
Лещ Bream	28	2	4	3
Судак Zander	38	2	4	3
Тарань Roach	16	1	2	2
Карась Prussian carp	не регламентируется not regulated	2	3	2
Рыбец Vimba bream	22	3	4	3–4
Сельдь Pontic shad	15	2	5	3

Примечание: *В соответствии с Приказом Минсельхоза России от 09.09.2015 № 234

Notes: *In accordance with the Order of the Ministry of Agriculture of Russia dated from 09.09.2015 No. 234

и уточненные по наблюдениям авторов за современным состоянием популяций, сведены в табл. 6.

Нерест является ключевым моментом в жизни рыб и включает в себя нерестовый ход, сам нерест и инкубацию икры. С распада льда в Таганрогском заливе и в низовье Дона начинается весенний ход проходных и полупроходных рыб. По нашим наблюдениям, начинают весенний ход лещ и рыбец, по мере прогрева воды до 8 °С трогается на нерест судак, следом идет тарань. Завершает нерестовый ход сельдь, которая поздно добирается до устья реки, и ее массовый ход происходит в первой декаде мая, когда температура воды достигает 14–17 °С, хотя старт нерестового хода в р. Дон начинается еще во второй декаде апреля, когда водная толща прогревается до 8 °С. Вся эта рыба держится правого берега, выбирая более глубокую часть русла.

Рыбец относится к подгруппе литофильных карповых рыб, которые развиваются при сравнительно высокой температуре воды. Нерест начинается при температуре 13–14 °С и заканчивается при 21–26 °С. Пик нереста приходится на температурный диапазон 16–20 °С. В районе нерестилищ рыбец появляется задолго до нереста. Дозревание происходит на плесе реки. Самки откладывают до трех порций икры. Осеннюю анадромную миграцию рыба в реки можно рассматривать как зимовальную. Особи рыба, достигающие к осени необходимой степени упитанности (около 2 по Фультону) и третьей стадии зрелости, направляют-

ся зимовать в реку. В устьевой части реки рыбец часто не находит достаточно благоприятных условий, поэтому ищет для зимовки более защищенные места на нижнем и среднем течении рек, заходит в Северский Донец. Меньшая часть особей, скатывающихся в море относительно поздно и не достигающих необходимой степени упитанности, остаются на зимовку в опресненных частях моря [18].

Донской лещ перед нерестом чутко реагирует на температуру. В начале марта он сбивается в стаи и идет на нерест. Первыми идут малоразмерные особи, следом — более крупные. Лещ в нерестовый период темнеет, самцы покрываются белой сыпью, которая после завершения процесса икрометания исчезает. Когда температура достигает 11 °С, лещ начинает приготовления к размножению. Период нереста длится 1,5 месяца и прекращается, когда вода прогревается до 22 °С [13].

Следом за рыбом и лещом идет на нерест карась. Для своего хода он использует все русло, а не только его глубинные горизонты. Он начинает нереститься при температуре 14 °С и продолжает до середины июня, когда температура воды в Дону поднимается до 18–20 °С.

Судак начинает нереститься, когда температура воды повышается до 8–9 °С, а при 10–14 °С половина самок обычно бывают отнерестившимися.

Тарань начинает нереститься при температуре 6–8 °С и заканчивает, когда вода прогревается до 17–18 °С; массовый нерест тарани наблюдается при

Таблица 6. Плодовитость проходных и полупроходных донских рыб

Table 6. Fertility of the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Число икринок / Number of eggs		
	минимальное minimum	максимальное maximum	среднее medium
Лещ Bream	94000	340000	206400
Судак Zander	39000	500000	152000
Тарань Roach	7100	178000	42000
Карась Prussian carp	9000	383000	80000
Рыбец Vimba bream	16000	115000	85000
Сельдь Pontic shad	28000	120000	49000

температуре 12–15 °С [20]. У тарани в нерестовый период на чешуе появляются бугорки, более заметные у самцов, чем у самок. Причем этот признак к моменту икрометания у всех половозрелых особей становится более выраженным.

Позже всех нерестится сельдь, места икрометания и время зависят в первую очередь от температуры воды. Сельдь поднимается вверх по течению до тех пор, пока не достигнет района реки, степень прогрева воды которого соответствует их нерестовой температуре (14–15 °С), и откладывает в толщу воды первые порции икры. На р. Дон подобная ситуация в условиях зарегулированного стока наблюдается лишь в многоводные годы. По мере прогрева воды в реке икрометание сельди охватывает новые районы, площади нерестилищ расширяются, отодвигая все дальше нижнюю границу нерестового ареала. Производители скатываются вниз и откладывают следующие порции икры. Чем ниже по течению расположен участок, тем позже здесь происходит нерест. Это подтверждается не только анализом степени зрелости гонад производителей, но и содержанием в уловах из разных участков реки икры ранних стадий развития.

Инкубационный период икры рыб зависит от температуры. С повышением температуры скорость развития усиливается, причем неравномерно. При низких температурах, близких к температурному минимуму, потепление значительно ускоряет развитие. В зоне средненерестовых температур изменение темпа развития с повышением температуры происходит медленнее, при приближении к температурному максимуму — еще медленнее. У разных видов рыб время развития различается [1, 3–6, 9–14, 16–19] (табл. 7).

При низких температурах быстрее развиваются холодолюбивые рыбы, при высоких — теплолюбивые [1].

Питание — одна из важнейших функций организма рыб. За счет энергетических веществ, поступающих в виде пищи в организм, осуществляются его основные функции: рост, развитие, размножение [1].

Сведения о питании донских проходных и полупроходных рыб, собранные из литературных источников [1, 3–6, 9–14, 16–20], представлены в табл. 8.

Первые этапы жизненного цикла рыб обеспечиваются за счет желтка в икре. Однако за счет этого ресурса рыба существует непродолжительное время и после короткого промежутка смешанного

Таблица 7. Инкубационный период проходных и полупроходных донских рыб

Table 7. Duration of incubation period of the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Инкубационный период, сутки Incubation period, days
Лещ Bream	от 9 до 5 суток при температуре воды от 8 до 16°C from 9 to 5 days at a water temperature range of 8 to 18 °C
Судак Zander	от 12 до 10 суток при температуре воды от 12 до 17 °C from 12 to 10 days at a water temperature range of 12 to 17 °C
Тарань Roach	от 17 до 10 суток при температуре воды от 8 до 16°C from 17 to 10 days at a water temperature range of 8 to 16 °C
Карась Prussian carp	от 7 до 5 суток при температуре воды от 14 до 18°C from 7 to 5 days at a water temperature range of 14 to 18 °C
Рыбец Vimba bream	от 6 до 2 суток при температуре воды от 19 до 21°C from 6 to 2 days at a water temperature range of 19 to 21 °C
Сельдь Pontic shad	от 3 до 1,5 суток при температуре воды от 18 до 21°C from 3 to 1.5 days at a water temperature range of 18 to 21 °C

питания целиком переходит на внешний корм. Для разыскивания пищи у рыб имеются органы осязания и вкуса, расположенные вокруг рта. По характеру питания донские проходные и полупроходные рыбы являются животными. Лещ, карась, тарань и рыбец — бентофаги, питаются беспозвоночными, но различаются способностью выискивать добычу в грунте. Глубже всех достает кормовые объекты карась, за ним следует лещ, далее тарань и рыбец [1].

Однако на ранних стадиях онтогенеза для всех них кормом служат мелкие планктонные формы — коловратки, науплии ветвистоусых и мелкие copeподы. По мере взросления рыбы в состоянии потреблять крупный кормовой зообентос — моллюсков, личинок насекомых, олигохет. Все эти виды на ранних стадиях развития способны употреблять и мягкую водную растительность, а некоторые из них, такие как карась, лещ, питаются ею и во взрослом состоянии. Взрослые судак и сельдь являются пелагическими ихтиофагами, замыкаю-

Таблица 8. Питание донских проходных и полупроходных рыб**Table 8.** Feeding of the Don River anadromous and semi-anadromous fish species

Виды Species	Личинки Larvae	Молодь Juveniles	Производители Adults
Лещ Bream	Phytoplankton, Rotifera, nauplii, Cladocera, Copepoda	Chironomidae, Amphipoda, Ostracoda	Oligochaeta; Polychaeta: <i>Nereis</i> sp.; Mollusca: <i>Syndesmya</i> sp., <i>Cardyus</i> sp., Insecta (larvae), Crustacea
Судак Zander	Phytoplankton, zooplankton: Rotifera; Cladocera (larvae, adults), Copepoda, detritus	Mysidacea; Gobiidae: <i>Pomatoschistus</i> sp.; Pisces juveniles: <i>Percarina demidoffii</i> Nordmann, 1840; <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1810; <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758) et al.	Pisces (juveniles et adults): <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840); <i>Percarina demidoffii</i> ; <i>Atherina boyeri</i> ; <i>Engraulis encrasicolus</i> ; Gobiidae et al.
Тарань Roach	Phytoplankton, zooplankton: Ciliata, Cladocera (nauplii), Mysidaceae (larvae), Copepoda, Rotifera, Nematoda	Zooplankton, Chironomidae, Gammaridae, Mysidaceae, Crustaceae, Mollusca: <i>Cardium</i> sp. et al.	Mollusca: <i>Hydrobia</i> sp., <i>Cerastoderma</i> sp. et al.
Карась Prussian carp	Phytoplankton; zooplankton: Ciliata, Cladocera (larvae), Copepoda, Rotifera, Nematoda	Macrophytobenthos, zoobenthos: Oligochaeta, Chironomidae et al.	Bivalvia: <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771); Polychaeta: <i>Neanthes</i> sp.; Chironomidae; detritus
Рыбец Vimba bream	Bacillariophyta, Ciliata, Rotifera, Nematoda	Zooplankton: Cladocera, Copepoda, Bivalvia (larvae), Macrophytobenthos, Detritus, Polychaeta, Oligochaeta	Insecta (larvae), Pisces (juveniles), Mollusca, Crustaceae
Сельдь Pontic shad	Plankton: Bacillariophyta, Cyanophyta, Rotifera, Mollusca (larvae), Crustaceae, Pisces (larvae)	Mysidaceae, Copepoda, Cirripedia	Mysidaceae; Copepoda; Pisces (juveniles, adults): <i>Clupeonella cultriventris</i> ; <i>Atherina boyeri</i> ; <i>Engraulis encrasicolus</i> ; Gobiidae

щими трофическую цепь в Азовском бассейне. Лишь на ранних стадиях своего развития они кормятся фито- и зоопланктоном, но даже на стадии поздней личинки могут охотиться на мелкий ихтиопланктон.

По мере ската молоди из реки в море ее спектр питания меняется. В пищевом комке появляются солоноватоводные формы, например, в рационе судака попадают мелкие бычки — средиземно-морские вселенцы рода *Pomatoschistus* [16], в рационе сельди — усонogie раки и мизиды [14].

ВЫВОДЫ

1. Нижний температурный предел для сельди, рыбца, леща, судака, карася и тарани находится

примерно в одном диапазоне 0,5–5,0 °C, в то время как теплоустойчивость у этих рыб разная: лещ, тарань, судак и карась выдерживают до 35 °C, а рыбец и сельдь — только до 30 °C.

2. Нерестовый ход в низовье Дона начинают рыбец и лещ, за ними на нерест трогается судак, следом идут тарань, карась и сельдь. Нерест у судака начинается при 12 °C, леща — 11 °C, карася, рыбца и сельди — 14 °C.
3. Температурные оптимумы для нереста у донских рыб не совпадают: сельдь заканчивает нерест при прогреве воды выше 17 °C, судак — 20, лещ — 22, карась — 23, рыбец — 26 °C.
4. Наиболее устойчива к солености взрослая сельдь (>30 ‰); карась, тарань и лещ выдер-

живают соленость не больше 15 ‰, рыбец — 10 ‰.

5. Для всех видов проходных и полупроходных рыб характерно повышение резистентности к солености воды по мере смены фаз онтогенеза: от 0,5–2,0 ‰ на стадии икры до 10–30 ‰ у половозрелых особей.
6. Оптимальное содержание кислорода для леща, карася, тарани и судака находится в пределах 6–7 ‰, у рыбца и сельди требования к кислороду выше — 7–10 ‰.
7. По скоростным возможностям среди изученных рыб лидируют судак и сельдь, развивающие скорость в броске до 6–8 м/с; бросковая скорость рыбца, тарани и карася равна примерно 4 м/с, а тихоходного леща — 3 м/с.
8. Возраст созревания азово-донских рыб в условиях интенсивного промысла имеет тенденцию к снижению и в среднем составляет 2–3 года.
9. Все изученные в работе виды по типу размножения являются R-стратегами. Наибольшая средняя плодовитость у леща — 206400 икринок, наименьшая у тарани — 42000.
10. Наименьший инкубационный период у икры сельди и рыбца (1,5–3 и 2–6 сут), наибольший — у судака и тарани (10–12 и 10–17 сут, соответственно).
11. По пищевым предпочтениям судак и сельдь во взрослом состоянии являются ихтиофагами, охотящимися на тюльку, хамсу, перкарину, бычков; остальные донские мигранты являются зообентофагами, питающимися хирономидами, олигохетами, полихетами, моллюсками и ракообразными, частично — мягкой водной растительностью и детритом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никольский Г.В. Экология рыб. М.-Л.: Высшая школа, 1963. 366 с.
2. Карпевич А.Ф. Экологическое обоснование прогноза изменений ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря // Труды ВНИРО. 1955. Т. 31, вып. 2. С. 3–84.
3. Котова Е.А. Современное состояние популяции тарани (*Rutilus rutilus heckelii*) Ейского лимана и проблемы ее воспроизводства : автореф. дис. канд. биол. наук. Краснодар, 2010. 24 с.
4. Могильченко В.И. Водный сток — основной фактор колебания численности азовских сельдей // Гидробиологический журнал. 1976. Т. 12, № 1. С. 76–84.
5. Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. 330 с.
6. Лещинская А.С. Выживание икры, личинок и мальков кубанской тарани в азовской воде различной солености // Труды ВНИРО. 1955. Т. 31, вып. 2. С. 97–107.
7. Могильченко В.И. Воспроизводство проходной сельди в условиях измененного режима Дона // Труды ВНИРО. 1972. Т. 90. С. 87–93.
8. Радаков Д.В., Протасов В.Р. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. М.: Наука, 1964. 49 с.
9. Агапов С.А. Условия обитания, воспроизводства, биологическая характеристика и промысел азовской тарани в 1986–92 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна : сб. науч. тр. АзНИИРХ. Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, Полиграф, 1996. С. 186–188.
10. Карпенко Г.И., Шевцова Г.Н., Переверзева Е.В. Промышленное разведение рыбца в рыбоводных хозяйствах комплексного назначения : технологическая инструкция. Ростов-н/Д.: Эверест, 2004. 48 с.
11. Карпенко Г.И., Переверзева Е.В., Корниенко Г.Г. Оптимизация промышленного разведения популяции рыбца *Vimba vimba natio carinata* (Pall.) — ценного биологического ресурса Азовского бассейна. Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 2010. 228 с.
12. Иванченко И.Н. Состояние популяции и промысел карася *Carassius gibelio* в 2010–2011 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2010–2011 гг.) : сб. науч. тр. АзНИИРХ. Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 2012. С. 121–130.
13. Иванченко И.Н. Лещ (условия обитания и промысловое значение полупроходной популяции р. Дон). Ростов-н/Д.: Изд-во АзНИИРХ, 2014. 180 с.
14. Сушкина А.П. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге // Труды ВНИРО. 1940. Т. 14. С. 171–209.
15. Королев А.Е. Биологические особенности судака (*Stizostedion lucioperca* L.) на ранних этапах онтогенеза. СПб: Изд-во ГосНИОРХ, Б.С.К., 1999. 35 с.
16. Васильева Е.Д., Богородский С.В. Два новых вида бычков (Gobiidae) в ихтиофауне Черного моря // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 599–606.
17. Олифан В.И. Экспериментальные эколого-физиологические исследования над икрой и личинками рыб // Зоологический журнал. 1940. Т. 19, № 1. С. 73–98.
18. Биология и промысловое значение рыбцов (*Vimba*) Европы / Под ред. П.А. Заянчаускаса. Вильнюс: Минтис, 1970. 517 с.
19. Сиротенко М.Д. Возрастной состав и закономерности роста азовско-донских сельдей // Труды ВНИРО. 1973. Т. 93. С. 143–150.

20. Цуникова Е.П. Водоемы восточного Приазовья — рыбохозяйственное значение и оптимизация их использования. Ростов-н/Д.: Медиополис, 2006. 225 с.
21. Абраменко М.И. Динамика генетической структуры и промысловых уловов серебряного караса на Цимлянском водохранилище (р. Дон) // Рыбное хозяйство. 2009. Вып. 66. С. 16–20.
22. Васильева С.Д., Лужняк В.А. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов-н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. 272 с.
23. Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербинина Т.В. Справочник по физиологии рыб. М.: Агропромиздат, 1986. 192 с.
24. Козлов В.И. Справочник фермера-рыбовода. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 342 с.
25. Аминев В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 200 с.
26. Вехов Д.А. Серебряный карась *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygidae) на участках с течением в водоемах бассейнов Дона и нижней Волги // Поволжский экологический журнал. 2015. № 2. С. 159–166.
27. Вехов Д.А. Серебряный карась на водосбросе водоема-охладителя Ростовской АЭС // Рыбное хозяйство. 2013. № 5. С. 61–66.
28. Павлов Д.С., Скоробогатов М.А. Миграции рыб в зарегулированных реках. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 413 с.
- of the Far East]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskiy pechatnyy dvor [Kamchatka Print Yard], 2001, 330 p. (In Russian).
6. Leshchinskaya A.S. Vyzhivanie ikry, lichinok i mal'kov kubanskoj tarani v azovskoy vode razlichnoy solenosti [Survival of eggs, larvae and fry of the Kuban roach in the Azov water with different salinity]. *Trudy VNIRO [VNIRO Proceedings]*, 1955, vol. 31, issue 2, pp. 97–107. (In Russian).
7. Mogil'chenko V.I. Vosproizvodstvo prokhodnoy sel'di v usloviyakh izmenennogo rezhima Dona [Reproduction of herring (*Alosa volgensis* Berg) under the new regime of the Don River]. *Trudy VNIRO [VNIRO Proceedings]*, 1972, vol. 90, pp. 87–93. (In Russian).
8. Radakov D.V., Protasov V.R. Skorosti dvizheniya i nekotorye osobennosti zreniya ryb [Speeds of movement and some special features of vision in fish]. Moscow: Nauka [Science], 1964, 49 p. (In Russian).
9. Agapov S.A. Usloviya obitaniya, vosproizvodstva, biologicheskaya kharakteristika i promysel azovskoy tarani v 1986–92 gg. [Living environment, reproductive conditions, biological characterization and fishing of roach *Rutilus heckelii* (Nordmann, 1840) in 1986–92]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseyna : sbornik nauchnykh trudov AzNIIRKH [The main problems of fisheries and protection of waterbodies with fisheries in the Azov and Black Sea Basin. Collection of research papers of AzNIIRKH]*. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., Poligraf [Polygraph], 1996, pp. 186–188. (In Russian).
10. Karpenko G.I., Shevtsova G.N., Pereverzeva E.V. Promyshlennoe razvedenie rybtsa v rybovodnykh khozyaystvakh kompleksnogo naznacheniya : tekhnologicheskaya instruktsiya [Commercial cultivation of vimba bream in multi-purpose fish farms. Technological instruction]. Rostov-on-Don: Everest, 2004, 48 p. (In Russian).
11. Karpenko G.I., Pereverzeva E.V., Kornienko G.G. Optimizatsiya promyshlennogo razvedeniya populyatsii rybtsa *Vimba vimba natio carinata* (Pall.) — tsennogo biologicheskogo resursa Azovskogo basseyna [Optimization of the industrial rearing of the Azov Sea valuable fish species *Vimba vimba natio carinata* (Pall.)]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2010, 228 p. (In Russian).
12. Ivanchenko I.N. Sostoyanie populyatsii i promysel karasya *Carassius gibelio* v 2010–2011 gg. [Population status and fishing of the Prussian carp *Carassius gibelio* in 2010–2011]. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaystva i okhrany rybokhozyaystvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseyna : sbornik nauchnykh trudov (2010–2011 gg.) AzNIIRKH [The main problems of fisheries and protection of waterbodies with fisheries in the Azov and Black Sea Basin. Collection of research papers of AzNIIRKH (2010–2011)]*. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2012, pp. 121–130. (In Russian).

REFERENCES

1. Nikol'skiy G.V. *Ekologiya ryb [Fish ecology]*. Moscow-Leningrad: Vysshaya shkola [Higher School], 1963, 366 p. (In Russian).
2. Karpevich A.F. *Ekologicheskoe obosnovanie prognoza izmeneniy arealov ryb i sostava ikhtiofauny pri osolonenii Azovskogo morya [Ecological substantiation of forecast of changes of areals of fishes and composition of ichthyofauna during salinization of the Sea of Azov]*. *Trudy VNIRO [VNIRO Proceedings]*, 1955, vol. 31, issue 2, pp. 3–84. (In Russian).
3. Kotova E.A. *Sovremennoe sostoyanie populyatsii tarani (Rutilus rutilus heckelii) Eyskogo limana i problemy ee vosproizvodstva : avtoref. dis. kand. biol. nauk [Present state of the roach (Rutilus rutilus heckelii) population in the Yeysk liman and the problems of its reproduction. Extended abstract of Candidate's (Biology) Thesis]*. Krasnodar, 2010, 24 p. (In Russian).
4. Mogil'chenko V.I. Vodnyy stok — osnovnoy faktor kolebaniya chislennosti azovskikh sel'dey [Water flow as the main factor of abundance fluctuations in the Azov herrings]. *Gidrobiologicheskij zhurnal [Hydrobiological Journal]*, 1976, vol. 12, no. 1, pp. 76–84. (In Russian).
5. Naumenko N.I. *Biologiya i promysel morskikh sel'dey Dal'nego Vostoka [Biology and fishery of marine herrings*

13. Ivanchenko I.N. Leshch (usloviya obitaniya i promyslovoe znachenie poluprokhodnoy populyatsii r. Don) [Bream (habitation and commercial importance of the Don semi-migratory population)]. Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publ., 2014, 180 p. (In Russian).
14. Sushkina A.P. Pitaniye lichinok prokhodnykh sel'dey v r. Volge [The feeding of the larvae of anadromous shads in the Volga-River]. *Trudy VNIRO [VNIRO Proceedings]*, 1940, vol. 14, pp. 171–209. (In Russian).
15. Korolev A.E. Biologicheskie osobennosti sudaka (*Stizostedion lucioperca* L.) na rannikh etapakh ontogeneza [Biological particularities of the sander (*Stizostedion lucioperca* L.) on early ontogenetic stages]. Saint-Petersburg: GosNIORKH [State Research Institute on Lake and River Fisheries] Publ., B.S.K., 1999, 35 p. (In Russian).
16. Vasil'eva E.D., Bogorodskiy S.V. Dva novykh vida bychkov (Gobiidae) v ikhtiofaune Chernogo morya [Two new species of gobies (Gobiidae) in the ichthyofauna of the Black Sea]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]*, 2004, vol. 44, no. 5, pp. 599–606. (In Russian).
17. Olifan V.I. Eksperimental'nye ekologo-fiziologicheskie issledovaniya nad ikroy i lichinkami ryb [Experimental ecological and physiological studies of fish eggs and larvae]. *Zoologicheskii zhurnal [Russian Journal of Zoology]*, 1940, vol. 19, no. 1, pp. 73–98. (In Russian).
18. Biologiya i promyslovoe znachenie rybtsov (Vimba) Evropy [Biology and commercial importance of vimbas (Vimba) of Europe]. P.A. Zayanchkauskas. (Ed.). Vilnius: Mintis, 1970, 517 p. (In Russian).
19. Sirotenko M.D. Vozrastnoy sostav i zakonomernosti rosta azovsko-donskikh sel'dey [The age composition of regularities of growth in the Azov-Don herring]. *Trudy VNIRO [VNIRO Proceedings]*, 1973, vol. 93, pp. 143–150. (In Russian).
20. Tsunikova E.P. Vodoemy vostochnogo Priazov'ya — rybokhozyaystvennoe znachenie i optimizatsiya ikh ispol'zovaniya [Water bodies of the Eastern Azov Region: their fishery significance and optimization of their practical use]. Rostov-on-Don: Mediapolis, 2006, 225 p. (In Russian).
21. Abramenko M.I. Dinamika geneticheskoy struktury i promyslovykh ulovov serebryanogo karasya na Tsimlyanskom vodokhranilishche (r. Don) [Dynamics of genetic structure and industrial catches of the silver crucian carp in Tsimlyansk water reservoir (the Don River)]. *Ribne gospodarstvo [Fishing Industry of Ukraine]*, 2009, issue 66, pp. 16–20. (In Russian).
22. Vasil'eva S.D., Luzhnyak V.A. Ryby basseyna Azovskogo morya [Fishes of the basin of the Azov Sea]. Rostov-on-Don: Yuzhnyy nauchnyy tsentr RAN [Southern Scientific Centre of the RAS] Publ., 2013, 272 p. (In Russian).
23. Yarzhombek A.A., Limanskiy V.V., Shcherbinina T.V. Spravochnik po fiziologii ryb [Reference book on physiology of fishes]. Moscow: Agropromizdat [Agriculture Industry Publishing House], 1986, 192 p. (In Russian).
24. Kozlov V.I. Spravochnik fermera-rybovoda [Reference book of fish farmer]. Moscow: VNIRO Publ., 1998, 342 p. (In Russian).
25. Amineva V.A., Yarzhombek A.A. Fiziologiya ryb [Fish physiology]. Moscow: Legkaya i pishchevaya promyshlennost' [Consumer Goods and Food Industry], 1984, 200 p. (In Russian).
26. Vekhov D.A. Serebryanny karas' *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygidae) na uchastkakh s techeniem v vodoemakh basseynov Dona i nizhney Volgi [Gibel carp *Carassius auratus* (Cyprinidae, Actinopterygidae) in flowing water bodies of the Don River Basin and the Lower Volga River Basin]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology]*, 2015, no. 2, pp. 159–166. (In Russian).
27. Vekhov D.A. Serebryanny karas' na vodosbrose vodoema-okhladitelya Rostovskoy AES [Golden carp in the basin-cooler spillway of Rostov atomic power station]. *Rybnoe khozyaystvo [Fisheries]*, 2013, no. 5, pp. 61–66. (In Russian).
28. Pavlov D.S., Skorobogatov M.A. Migratsii ryb v zaregulirovannykh rekakh [Fish migrations in regulated rivers]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK [KMK Scientific Press Ltd.], 2014, 413 p. (In Russian).

Поступила 04.10.2019

Принята к печати 09.12.2019