

639 3 043

Ф 81

Л. А. ДУКА

В. И. СИНЮКОВА

РУКОВОДСТВО  
ПО ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ  
ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ  
МОРСКИХ РЫБ  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ  
УСЛОВИЯХ

**ПРОВ 2010**

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Л.А.ДУКА, В.И.СИМОНОВА

**РУКОВОДСТВО  
ПО ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК  
И МАЛЬКОВ МОРСКИХ РЫБ  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ  
УСЛОВИЯХ**

Институт  
Биологии южных морей  
БИБЛИОТЕКА

№ 38939

УДК 639.304.3

В руководстве обобщены методы изучения питания личинок и молоди рыб в экспериментальных и полевых условиях. Характеризуется методика сбора и камеральной обработки проб для изучения питания личинок и мальков. Рекомендованы методы определения сырого и сухого веса личинок и их пищеварительной поверхности. Предложен метод определения веса живых личинок. Детально изучены количественные методы определения интенсивности питания, пищевых потребностей, интенсивности обмена, суточного ритма, избирательной способности, обеспеченности пищей и пищевых взаимоотношений личинок и молоди рыб.

Ответственный редактор  
д-р биол.наук Т.В.Дехник

Рецензенты:

доктора биол.наук Я.Я.Щеб, С.Г.Зуссер,  
кандидаты биол.наук О.И.Кудрянская, Н.Я.Липская

Редакция заказных изданий

Д 21009-547  
M221(04)-76

© Институт биологии южных морей им.А.О.Ковалевского  
АН УССР, 1976.

## В В Е Д Е Н И Е

Вопросы питания водных животных интересуют широкий круг биологов. Без знания особенностей питания нельзя понять поведение, миграции животных и их взаимоотношения в сообществах.

В последние годы в нашей стране и за рубежом широко проводятся работы по акклиматизации гидробионтов. Успешное проведение этих мероприятий в значительной степени основано на глубоком изучении внутривидовых и межвидовых пищевых взаимоотношений водных животных.

Одну из важнейших проблем морской гидробиологии представляет разработка биологических основ воспроизводства морских рыб в искусственных условиях и организация управляемых морских хозяйств. Осуществление этих задач требует всестороннего изучения экологии питания рыб в раннем онтогенезе, выявление пищевых потребностей организмов на разных трофических уровнях.

Изучение питания морских организмов требует разных методов исследования, обобщение которых в методические пособия дает общую целенаправленность, возможность получить сопоставимые результаты при изучении питания разных видов рыб из разных водоемов и т.д.

В настоящее время в существующих руководствах [79, 141, 206] детально и полно изложены методы изучения питания взрослых рыб и в очень малой степени приведены методы изучения питания личинок и мальков. Предлагаемое руководство представляет собой первую попытку обобщения методов изучения питания личинок и молоди морских рыб в естественных и экспериментальных

условиях. Его следует рассматривать как дополнение к недавно опубликованному "Методическому пособию по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях" [141]. Основное внимание было уделено изложению методик, разработанных в отделе ихтиологии Института биологии южных морей применительно к личинкам и малькам рыб, а также имеющихся в отечественной и зарубежной литературе.

В связи с тем, что это первое руководство по изучению питания морских рыб в раннем онтогенезе, по некоторым вопросам в нем широко использованы литературные данные по питанию личинок, а также дискуссионные материалы.

Настоящее руководство рассчитано на студентов биологических факультетов и научных сотрудников, начинающих работать в области трофологии морских рыб в раннем онтогенезе.

## 1. ОРУДИЯ ЛОВА ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ РЫБ

### 1. Сети ихтиопланктонные

Сбор личинок производят ихтиопланктонными сетями разных конструкций. Выбор орудия лова зависит от задач, поставленных перед исследователем.

Детальный обзор методов исследования планктона дан И.А.Киселевым [87]. В этой работе приводится также обзор конструкций сетей, их уловистости, а также анализ имеющейся литературы о границах применимости сетного метода, его преимуществах и недостатках. В настоящем пособии дано описание сетей, обычно применяемых в наших исследованиях, и новой конструкции сети, предлагаемой Н.Н.Горбуновой (Институт океанологии).

Обычно применяют сети ихтиопланктонные конические (ИКС) и обратноконические (ОКС). Описания устройства сетей даны по Т.С.Рассу [199]. Для работы с мелких судов — шлюпок, мотолодок и т.п. применяют ихтиопланктонную сеть ИКС-80 (диаметр входного отверстия 80 см, площадь зева —  $0,5 \text{ м}^2$ ) и малую ихтиопланктонную сеть ИКС-56,5 см (диаметр входного отверстия 56,5 см, площадь зева —  $0,25 \text{ м}^2$ ). Ввиду того, что уловы ихтиопланктона при обработке материала пересчитываются на  $1 \text{ м}^2$  площади моря, удобны сети с площадью входного отверстия  $0,5-0,25 \text{ м}^2$ . В первом случае полученное в лове количество личинок удваивается, во втором — увеличивается в 4 раза. Полученные данные характеризуют численность личинок под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря в облавливаемом слое. Для того, чтобы получить количество личинок в кубическом метре, численность их под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря делят на протяженность пути сети. Например, под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря в слое 0 — 100 м насчитывается 150 личинок, в кубическом метре — 1,5 личинки (150:100). Получаются десятые доли, поэтому лучше рассчитывать количество личинок в 10 или в 100  $\text{м}^3$ .

Общий вид сети ИКС-80 показан на рис.1. 1 — металлический

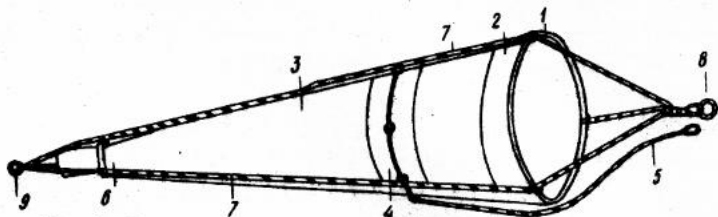


Рис.1. Ихтиопланктонная сеть ИКС-80.

обруч, который изготавливается из латунного или железного прута с сечением 10 – 12 мм, внутренний диаметр 80 см; 2 – надставка из бязи или тика с шестью лопастями, длиной 252 и шириной 30–35 см; 3 – сетный конус из газа № 19–21 или №23 (19–23 нити в линейном сантиметре), длиной от вершины до основания по боковой стороне 300 см; 4 – на сетный конус нашивают средний пояс, шириной 15–20 см с шестью латунными кольцами диаметром 25 мм, через которые пропускается стяжной лить (удавка, 5). Пояс пришивают на расстоянии 1/3 его длины от основания. Стаканный пояс (6) делают шириной 10 – 12 см, длина его зависит от диаметра стакана. Сеть поддерживают оттяжки (7), которые изготавливаются из 8 мм фалшура или лаглиня (оттяжки всегда делаются короче сети). Верхнее кольцо сети (8) диаметром 4–6 см очень прочно сваривают из прута сечением 4–5 мм. Кольцо должно свободно надеваться на крючок замыкателя. Нижнее кольцо (9) предназначено для присоединения груза. Можно также груз крепить прямо к стропам. После замыкания сеть поднимают на удавке, в таком положении она не фильтрует.

В настоящее время при изготовлении планктонных сетей шелк заменяют нейлоном. Испытания сетей из нейлона показали, что диаметр ячее (или толщина нитей нейлона) ни в холодной, ни в горячей, ни в кипящей воде не изменяется. Высушивание сетей из нейлона происходит быстро. Благодаря гладкости нитей нейлона организмы к нему не прилипают, проползают сети легко [297]. Наряду с нейлоном используется также перлон. Раскраивают и шьют сеть из двух полотнищ (рис. 2). Конус сшивают двойным швом, приложив прямую сторону одного полотнища к косой стороне другого.

Для работы с крупных судов применяют обратноконическую сеть Богорова–Расса (БР). Эти сети более ловисты, чем с одним кольцом [113, 114].

Обратноконические сети монтируют на двух обручах (рис.3).

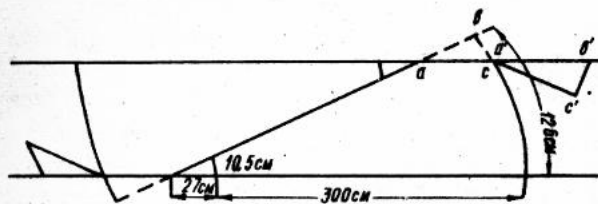


Рис. 2. Раскрой  
ихтиопланк-  
тонной сети.

Сеть БР-80/113 монтируют на обручах 80 и 113 см. Длина бязевой надставки (1) — 140 см, длина сетного конуса (2) — 290 см. Удавку (3) крепят к основному кольцу (113 см). После замыкания сеть повисает на удавке, а свисающая бязевая надставка закрывает ее зев и сеть не фильтрует.



Рис. 3. Обрат-  
но-  
коническая  
сеть Бого-  
рова-  
Расса.

Применяется также малая сеть БР 56,5/80. Ее размеры: верхнее кольцо с внутренним диаметром 56,5 см, площадь 0,25 м<sup>2</sup>; диаметр второго кольца 80 см, длина надставки из тика или бязи 100 см, длина сетного конуса 2 м.

Стаканы для планктонных сетей бывают разной конструкции [9, 86, 87, 199]. Наиболее удобен металлический стакан из латуни со съемной верхней частью (рис. 4). Нижнюю часть стакана затягивают газом, который крепится хомутиком, вставленным в паз на его нижней части (номер газа, закрывающего стакан должен соответствовать номеру газа сетного конуса). Для того, что-

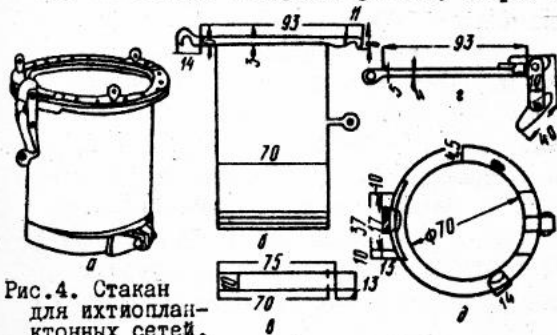


Рис. 4. Стакан  
для ихтиоплан-  
ктонных сетей.

хотимо закру-  
тить. Очень удо-  
бен в работе  
стакан из лату-  
ни с краном,  
также со съем-  
ной верхней  
частью (рис. 5).

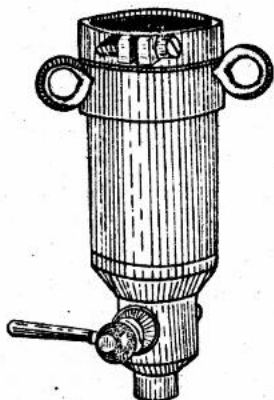


Рис.5. Стакан с краном для ихтиопланктонных сетей.

Одновременно с ловом личинок производится сбор зоопланктона, который необходим для характеристики кормовой базы. Планктон собирают сетью Джеди (рис. 6). Для количественной оценки ихтиопланктона пробы собирают замыкающими сетями, которыми послойно облавливают вертикальный столб воды от определенной глубины до поверхности. Вертикальные ловы производят по горизонтам 0-50, 50-100, 100-200, 200-300, 300-500, 500-1000 и т.д. Замок, при помощи которого происходит замыкание сети, показан на рис.7.

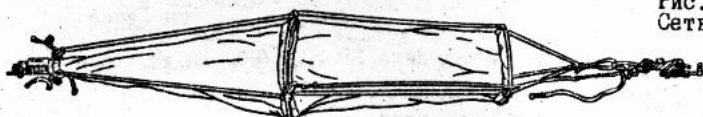


Рис.6. Сеть Джеди.

Чтобы сеть не вращалась, в замок монтируют вертлюг.

Сети поднимают со скоростью 0,7-0,8 м/сек [18, 224] и 1 м/сек [199]. Эта скорость обеспечивает достаточно полную фильтрацию столба воды, облавливаемого сетью. Для получения более точных данных о численности ихтиопланктона определяют коэффициент уловистости сети. Этот коэффициент должен рассчитываться отдельно для каждой сети с учетом ее входного отверстия, площади фильтруемого конуса, стакана, скорости тяги. При расчете сетного коэффициента надо иметь в виду, что он сильно изменяется в зависимости от концентрации планктона, степени засорения сети, усадки шелкового газа, измочаливания нитей и т.д. В последние годы вопросу эффективности лова сетей уделяют большое внимание [87, 245, 249, 250, 260, 278, 280 и др.].

Для фаунистической характеристики ихтиопланктона производят горизонтальный облов на различных глубинах буксируемыми замыкающимися сетями. При горизонтальных ловах сети фильтруют сравнительно большой объем воды из ограниченного интервала глубин. Замыкание сетей на определенных глубинах позволяет су-

дять не только о видовом разнообразии личинок на исследуемом горизонте, но и о верхней границе распределения различных видов.

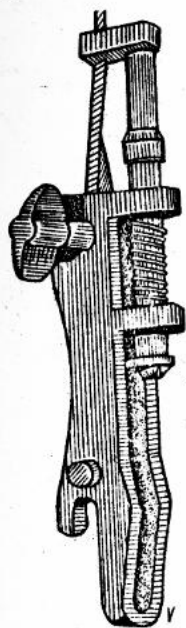


Рис. 7. Вертикальный замыкатель.

Горизонтальные сети буксируют 10 мин. Обычно облавливают горизонты 0, 10, 25, 50, 75, 100, 150, 200, 300 м (в зависимости от задач слой облова можно дробить или объединять). К тросу сеть крепится специальным горизонтальным замыкателем, левая часть которого работает по принципу батометрического замка, а правая — вертикального замка Нансена (рис. 8). Одновременно производятся ловы на двух-трех горизонтах. Горизонтальные ловы могут давать количественную оценку икhtiопланктона в том случае, если в сеть вмонтирован калиброванный счетчик-водомер. В последнее время для сбора икhtiопланктона применяют сеть Бонга [263]. Ю. П. Зайцев [67] предложил пятиярусную сеть для облова приповерхностного планктона, которой одновременно облавливают 5 слоев (рис. 9).

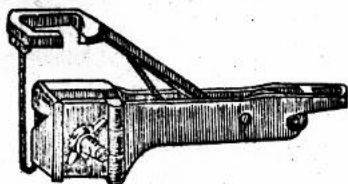


Рис. 8. Горизонтальный замыкатель.

## 2. Тралы, ловушки и др.

Для лова пелагической молоди применяют мальковый трал конструкции АзЧерНИРО. Наиболее удобным и уловистым считается разноглубинный трал Айзекса-Кидда [244, 268, 269], который применяют для облова глубин 300–500 м (рис. 10).

Приповерхностный икhtiопланктон собирают буксируемым нейстонным тралом [289] (рис. 11), который работает по ходу судна при скорости до II узлов. Для стандартных работ скорость составляет около 5 узлов при продолжительности каждого лова 20 мин [184].

На ровном галечном дне или песке удобен для лова молоди салазочный трал [243]. Описание салазочного трала дано по

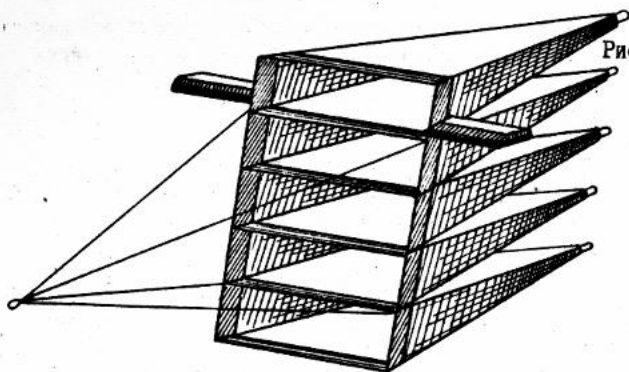


Рис. 9. Пятирусная планктонно-нейстонная сеть Зайцева.

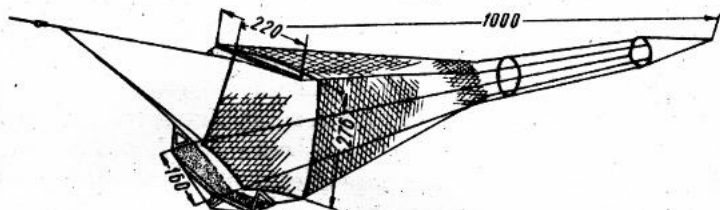


Рис. 10. Разноглубинный пелагический трал Айзекса-Кидда.

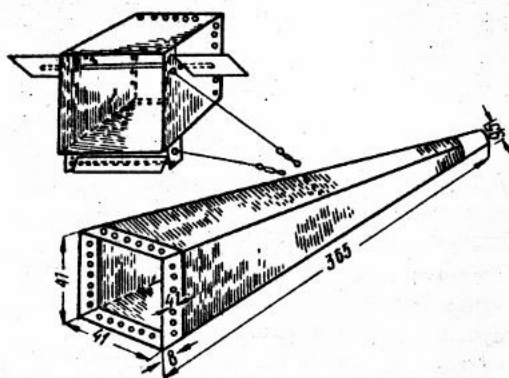


Рис. 11. Модель буксируемого нейстонного трала.

В.А.Яшнову. Разборный каркас салазочного трала состоит из металлической прямоугольной рамы, двух боковых полозьев и листа оцинкованной жести. Прямоугольная рама, в отличие от применяющихся моделей, снабжается металлической перекладиной, прикрепленной вдоль длинной стороны на некотором от нее расстоянии (рис.12,а). Боковые полозья, согнутые впереди в виде полукруга, прикрепляются винтами к нижним углам, а передними концами - к верхним углам рамы и, кроме того, для прочности связываются с нею дополнительными креплениями (рис.12,в); задние концы полозьев соединяются поперечной

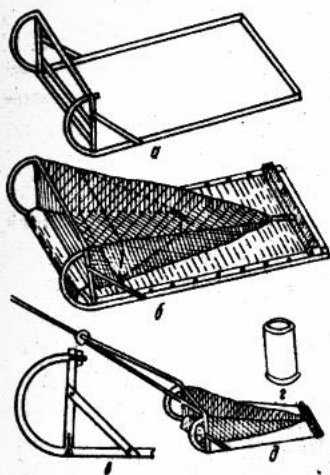


Рис. 12. Салазочный трал.

перекладной, металлический лист загибается вокруг боковых полозьев и укрепляется на них сверху несколькими винтами. Передняя часть листа надрезается вдоль внутренних краев полозьев, плавно загибается назад и кладется сверху на продольную перекладную рамы (рис. 12, б). Величина салазочного трала может быть произвольной. Например, длина рамы — 30, ширина входного отверстия — 16,5, ширина нижней части рамы, отделенной продольной перекладной, — 5,5, длина боковых полозьев — 70 см; площадь входного отверстия равнялась  $0,05 \text{ м}^2$ .

К заднему концу трала прикрепляется съемный груз (железные бруски, колосники и др.), удерживаемый толстой проволокой, пропущенной через отверстия в металлическом листе и на концах боковых полозьев. Применяется груз в 2–3 кг при работе с лодки на небольшой глубине и до 10–15 кг при работе с моторного катера на глубине нескольких десятков метров. Вес груза меняется в зависимости от величины салазочного трала, глубины погружения и скорости движения.

К раме салазочного трала обычным способом пришивается коническая сеть из шелкового газа или иного материала. Внутри сети вшивается вставка, имеющая вид короткого усеченного конуса. Эта вставка делается также из шелкового газа и вершиной пришивается к широкому проволочному кольцу, она препятствует уходу из сети пойманных животных при случайных остановках трала. Стакан сети делается из отрезка латунной трубки длиной 5–8 и диаметром 3–5 см, с напаянными на обоих концах проволочными кольцами (рис. 12, г). Это простое приспособление позволяет крепко привязывать к стакану конец сетяного конуса, подшитый для прочности матерчатой полоской, и съемный кусок шелкового газа, закрывающий отверстие стакана. При помощи двух шнуров стакан привязывается к задней перекладной трала. К верхним углам рамы прикрепляются концы пеньковой уздечки, служащей для крепления троса, на котором салазочный трал спускается под воду (рис. 12, д).

Преимущества модели салазочного трала заключаются в следующем: жесткость конструкции и наличие больших передних дуг на боковых полозьях обеспечивают работу трала даже на каменистом грунте; при движении трала по дну перед его входным отверстием, благодаря способу крепления уздечки и наличию груза, не находится никаких оттяжек, распугивающих животных, прикрепление к раме сетяного мешка облегчается продольной перекладной. Зная площадь входного отверстия салазочного трала и длину пути, определяемого по береговым ориентирам, можно вычислить объем прошедшей через трал воды и количество организмов в единице объема.

Хорошим орудием лова молодежи является также бимтрал конструкции В.И.Ладына [61]. Основой его (рис. 13) служат два дугообразных башмака (А), затянутых делью. Снизу и сзади между башмаками с большой слабью протянута цепь (Б). Вверху башмаки соединены прочным деревянным брусом, называемым бимом (В). К цепи и биму, а также к верхней части башмаков прикрепляется мотня, снабженная иногда внутренним конусом (Г). Верхняя часть мотни несколько заходит вперед и накрывает собою подвижную фауну, встречаемую тралом. Мотню делают из частой дели (5 мм) или мешковины и защищают брезентовым фартуком. Размеры бимтрала: длина башмака—40, высота башмака—25, длина цепи—80, длина бима—70, длина мотни—150 см (описание дано по В.И.Ладыну).

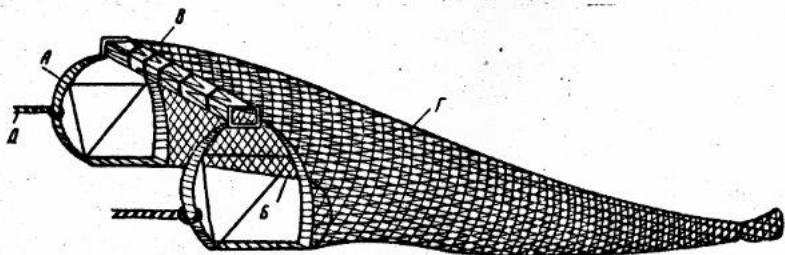


Рис. 13. Бимтрал.

На мелководье молодежь ловят ловушками разных конструкций. Ловушка [295] (рис. 14) сделана из двух прозрачных целлулоидных пластин (1) толщиной 0,4 см, длиной 1,4 м, высотой 0,7 м, скрепленных с помощью досок (2) и шурупов. В случае необходимости длину пластин увеличивают, прикрепив пленку. Пластины соединяют друг с другом под углом, чтобы они образовали входное

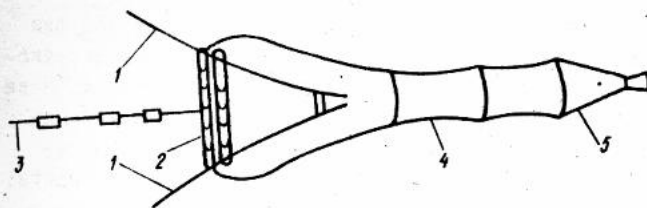


Рис. 14.  
Ловушка для  
лова молодежи.

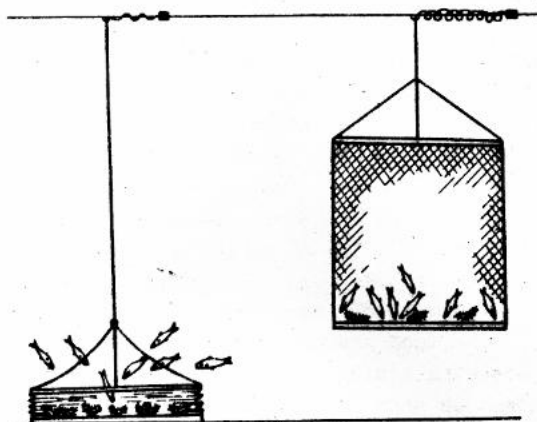


Рис. 15. Ловушка для лова молодежи на мелководье.

отверстие шириной 4 см. К пластинам прикрепляют мешок (4) из стилонового тюля с проволочными обручами. Широкий конец мешка окаймлен резиновым жгутом, что способствует быстрому и герметичному присоединению его к входной части ловушки. К узкому концу мешка пришивают двойную прозрачную пленку (5). Крыло ловушки (3) представляет собой стенку из прозрачной пленки длиной в несколько метров, одним концом оно закреплено между целлюлоидными пластинами. Установку ловушек, выбор рыбы из них производят так же, как и в рыболовных сетях. Из-за небольшой высоты (70 см) целлюлоидных пластин ловят преимущественно этой ловушкой на мелководьях. Конусную сеть делают из мононитевой дели ячеей 0,2 см, концевая часть сделана из стилонового тюля. Диаметр входного отверстия сети равен 1,2 м. Узкая часть сети вставлена в длинный рукав из прозрачной пленки. На его конце закреплен шнур, с помощью которого перегибают рукав, после чего рыба не может из него выйти.

Удобна для лова придонной молодежи на мелководье ловушка [285] (рис. 15). Размеры ловушки: высота — 1 м, диаметр пластиковой основы — 90 см, обшита голубым нейлоном с диаметром ячеек 0,3 см. Сеть при подъеме поддерживают 4 линии. При опускании сети ее стенки оседают. На дно сети кладут приманку. После появления над ловушкой рыб ее быстро поднимают к поверхности.

Над глубиной 1–5 м молодежь ловят сакон из дели с ячейкой 5–6 мм, площадь входного отверстия 1,0 м<sup>2</sup>.

## II. МЕТОДИКА СБОРА И КАМЕРАЛЬНОЙ ОБРАБОТКИ ПРОБ

### I. Сбор материала в море

Необходимое оборудование для сбора проб: I - лебедка, снабженная счетчиком, тросом (сечение 4-5 мм), работающая без перегрева на скорости 0,7-1,0 м/сек; 2 - стрела с блоком; 3 - блок-канифас; 4 - груз весом 30-50-70 кг (в зависимости от глубины лова и волнения моря); 5 - угломер; 6 - сети; 7 - замкатели вертикальные и горизонтальные; 8 - чекеды (скобы); 9 - ведро; 10 - 40-процентный формалин и мерка на 25 см; II - банки с навинчивающимися крышками емкостью 0,5 л с нанесенными масляной краской порядковыми номерами; 12 - отвертка; 13 - таблицы углов наклона троса; 14 - этикетки, журнал для записи проб.

В зависимости от поставленной задачи планируют суточные или многосуточные станции, на которых ловы производят через 2, 4 или 6 ч. Для определения качественного состава пробы собирают по разрезам. В этом случае облавливают большие участки водоемов.

Для изучения суточного ритма питания необходимо облавливать небольшие участки, где сосредоточены личинки одной популяции. Пробы собирают через 4 ч, начиная каждые последующие сутки на 1 ч раньше, таким образом, в течение четырех суток исследователь получает материал, характеризующий питание за каждый час суток. Если ловы производятся чаще (через 2-3 ч), соответственно сокращается продолжительность суточных станций.

Пробы, собранные в ночное время, используют для определения среднего веса личинок. Во-первых, для получения среднего веса нужен массовый материал (сотни личинок), а в ночных сборах личинок рыб всегда значительно больше, чем в дневных, во-вторых, в ночные часы личинки морских рыб, как правило, не питаются, кишечники у них всегда пустые.

Таблица I

## Углы наклона троса и посылки грузов

м	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°	45°	50°	55°	60°
10	13 10	13 10	14 11	14 11	15 11	15 12	16 13	16 13	19 15	22 16	23 18	24 21
25	32 26	32 26	35 27	35 27	36 28	37 30	40 31	43 34	46 36	51 40	58 45	67 52
50	67 52	67 52	68 53	71 55	73 57	77 60	81 63	86 67	94 73	103 80	116 90	132 103
75	100 78	101 79	103 80	105 82	109 85	114 89	120 94	129 101	140 109	154 120	173 135	199 155
100	132 103	135 105	137 107	141 110	146 114	153 119	162 126	173 135	188 146	206 160	231 180	165 206
150	199 155	202 157	206 160	212 165	219 171	230 179	243 189	259 202	281 219	309 241	347 270	397 309
200	266 207	269 209	273 213	281 219	293 228	306 238	324 252	346 269	375 292	412 321	462 359	530 412
300	398 310	403 314	411 320	423 329	438 341	459 357	486 378	519 404	562 437	618 481	692 539	796 619
500	664 517	672 523	686 534	706 549	731 569	765 595	799 629	865 673	936 729	1031 802	1156 899	1326 1031
1000	1331 1035	1346 1047	1372 1067	1410 1097	1463 1138	1530 1190	1619 1259	1731 1346	1874 1458	2062 1604	2370 1797	2651 2062

В каждом квадрате верхняя цифра - глубина, на которой бросают груз, нижняя-глубина закрытия сети.

В экспедиции можно собрать материалы по продолжительности переваривания пищи в естественных условиях у личинок рыб с прямыми кишечниками. Сборы лучше проводить в местах скопления личинок, так как проследить переваривание пищевого комка можно только на большом материале. Пробы берут рано утром, когда после ночного перерыва личинки начинают активно захватывать пищу (в 4-5 ч), интервалы очень короткие, пробы берут через 15-20 мин в течение 2-4 ч. Обрабатывать личинок необходимо сразу после взятия проб, если позволяют условия корабля (не фиксировать формалином!). Если просмотр материала на корабле не возможен, то пробы фиксируют 2-процентным формалином и обрабатывают сразу после возвращения из экспедиции. В кишечниках фиксированных личинок пищевые комки через один-два месяца разрушаются, поэтому обработку надо производить в самые короткие сроки [61].

Вертикальные лова сетями производятся на якоре, горизонтальные - в дрейфе. К тросу крепят вертикальный замыкатель. К нижней его части чекелем (скобой) присоединяют удавку, а на крюк вводят верхнее кольцо сети. На нижнее кольцо сети чекелем крепят груз. Сеть опускают за борт и трос заводят в блок-канифас, чтобы было удобнее измерять угол наклона троса и бросать посылный груз для замыкания сети. Когда верхний обруч достигает поверхности воды, на счетчике устанавливают положение на 0 м и опускают сетку на заданную глубину. Если трос не идет отвесно, а образует угол, то его измеряют угломером и по таблице углов наклона троса (табл. 1) находят поправку. В зависимости от величины угла наклона длину вытравленного троса увеличивают соответственно поправке на угол наклона. Сеть поднимают со скоростью 0,7-1,0 м/сек и замыкают на нужной глубине. Момент посылки груза определяют по специально рассчитанным таблицам (табл. 1).

Сеть дважды прополаскивают в море, не погружая ее полностью, затем опускают на палубу, держа на стропах стакан так, чтобы он был в вертикальном положении. Отцепляют груз, и стакан с нижней частью конуса сети опускают в ведро, тщательно промывают, чтобы содержимое лова полностью было смыто в стакан. Верхнюю часть стакана отделяют, содержимое стакана выливают в банку, прикрыв ладонью дно стакана. Стакан несколько раз погружают в ведро до трети его высоты, небольшим количеством воды

используют  
биологич южных черв

споласкивают дно и выливают в банку. Пробу сразу фиксируют 4-процентным формалином (25 см<sup>3</sup> 40%-ного формалина на 500 см<sup>3</sup> воды) и опускают этикетку, одновременно в журнал записывают номер банки. Перед следующим ловом сеть споласкивают в море, опуская ее без стакана, или тщательно промывают водой из ведра.

Горизонтальные ловы производят на самом малом ходу судна или на коротких толчках (реверсах). Груз прикрепляют чекем к тросу и опускают на глубину 5-6 м. В зависимости от облавливаемого горизонта сети располагают на соответствующем расстоянии друг от друга. Например, для выполнения горизонтальных ловов на 75, 100 и 150 м первую сеть крепят и опускают за борт. Когда кольцо сети коснется воды, на счетчике устанавливают нулевое положение. Вытравливают 50 м троса и навешивают вторую сеть с посыльным грузом на замыкателе. Затем вытравливают 25 м троса и крепят третью сеть также с посыльным грузом. Сети медленно опускают на глубину 150 м, при этом измеряют угол наклона троса и, соответственно поправке, найденной по таблице, травят трос на дополнительную длину, чтобы нижняя сеть находилась на истинной глубине 150 м. Сети буксируют 5-10 мин, затем бросают посыльный груз для закрытия сеток и после этого выбирают сети на борт судна.

При серийных ловах тремя сетками, когда облавливают нижние горизонты, судно должно двигаться с такой скоростью, чтобы угол наклона троса не изменялся, только в этом случае все сети будут идти на заданной глубине. Во время облова верхних горизонтов нужно следить за тем, чтобы край обруча поверхностной сетки выдавался над поверхностью воды. Во время лова судно описывает круг, при этом нужно следить, чтобы сеть не попала в кильватерную струю. Опускать серию сеток надо очень осторожно, чтобы не сорвался посыльный груз и они не закрылись бы раньше времени. В штормовую погоду серией сеток работать практически нельзя, как правило, они замыкаются при опускании. Нужно работать одной сеткой, сократив при этом время траления на одном горизонте до 5 мин, или работать без замыкания, исключив прилов из верхних горизонтов при подъеме сети.

Н.Н.Горбунова (Институт океанологии) рекомендует применять для лова планктона новую конструкцию сетей: буксируемые горизонтальные сети (БГС). Они рассчитаны для одновременного сбора икhtiопланктона на пяти горизонтах (рис. 16) со свободно меняю-

щимися горизонтами облова. Каждая секция состоит из 2 икhtiо-планктонных сеток с диаметром входного отверстия 0,5 м, имеющих мягкое крепление общей штанги, закрепленной у основания замыкателя. На тросе закреплен зажим и один замыкатель с мощным грузиком. Буксировку горизонтальных сетей производят при скорости судна до трех узлов при продолжительности лова 20 мин. Через одну сеть профильтровывается около 300 м<sup>3</sup> воды.

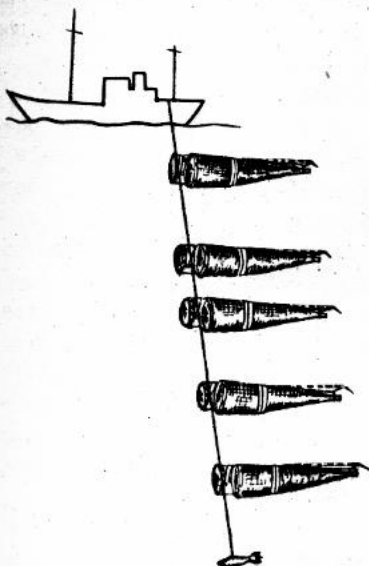


Рис. 16 . Буксируемые горизонтальные сети.

В верхнем 200-метровом слое сеть БГС облавливают не менее 15 горизонтов. В слое 0-100 м расстояние между горизонтами облова составляет 5-10 м и в слое 100-200 м расстояние между сетями увеличивается до 50 м. Пробы буксируемой горизонтальной сети на каждом полигоне собирают на горизонтах: 1, 5, 10, 25, 35, 40, 45, 55, 65, 75, 80, 100, 150, 200, 250 м. В темное время суток на этих же полигонах производят ловы буксируемым нейстонным тралом (БНТ) и разноглубинным тралом Айзекса-Кидда (РТАК). Кроме того, на каждом полигоне в течение суток берут один лов приповерхностного икhtiо-планктона через каждый час. Уловы разбирают по систематическим группам и взвешивают, таким путем получают сравнительные данные биомассы рыб и различных систематических групп макро-планктона.

## 2. Первичная обработка проб икhtiо-планктона

В условиях корабля, особенно, когда экспедиция продолжительная, нужно провести первичную обработку собранных проб: отобрать икhtiо-планктон от прочих организмов планктона. Необ-

ходимое оборудование: бинокляр МБС-1, чашки Петри, две препаровальные иглы, глазная пипетка, чашки Бювери (или небольшие чашки Петри), пробирки, пергамент для этикеток, тушь, ручка, малый пинцет, банка емкостью 0,5 л с разведенным 2-процентным формалином, на которую наклеивают этикетку с обозначением даты и района работ. Пробу перемешивают вращательным движением банки и отливают небольшую часть в чашку Петри. Крупные икринки и личинки отбирают в чашки Бювери без бинокля, затем чашку Петри с пробой обязательно просматривают под биноклем при увеличении 1 x 8 или 2 x 8, чтобы не пропустить мелкие формы. Для быстроты просмотра дно чашки Петри раздвигают стеклорезом таким образом, чтобы при увеличении 1 x 8 две соседние линии были в поле зрения. В этом случае при медленном перемещении чашки под биноклем просматриваются все ее участки без пропуска. Для контроля, после перемешивания иглой, пробу просматривают два раза. После того, как из банки вылита последняя часть пробы, стенки ее тщательно споласкиваются, содержимое выливают в чашку Петри и просматривают (особенно тщательно надо разбирать вертикальные ловы, следить за тем, чтобы личинки не оставались на стенках банки и на стенках пипетки). После разбора пробы заполняют этикетки отдельно для икринок и личинок, которых из чашек Бювери перекладывают в пробирки, посторонние организмы и частицы, попавшие случайно во время отбора личинок и икринок, при этом удаляются. Пробирки доливают 2-процентным формалином, проверяют этикетки, закрывают пробкой из ваты, смоченной в растворе формалина и опускают в подготовленную банку, где они хранятся до последующей обработки в лабораторных условиях /сухой ватой пробирки закрывать нельзя, так как она впитывает влагу из пробирки, в результате икринки и личинки могут подсохнуть/.

### 3. Обработка содержимого пищеварительных трактов личинок и мальков рыб

Прежде чем приступить к обработке кишечников, необходимо в каждой пробе произвести определение личинок до вида или до рода и в отдельных случаях - до семейства. Личинок каждой систематической группы просчитывают отдельно и заносят в карточку

Карточки первичной обработки проб



которые заносятся из полевого журнала все необходимые данные. Образцы карточек показаны в методическом пособии [141], поэтому здесь они не приводятся.

Из пробирки пробу выливают в чашку Петри (следить, чтобы не было потерь личинок), глазной пипеткой на часовые стекла отбирают личинок анализируемого вида по размерам, обработку на питание начинают с самых мелких личинок (20–25 личинок каждого размера, в небольших пробах обрабатывают всех личинок). Перед вскрытием личинок и мальков измеряют. Длину мелких личинок (до 4 мм) определяют под бинокляром с применением окуляр-микрометра; измерение личинок большего размера и мальков производят штангенциркулем. Личинок измеряют от вершины рыла до конца хорды ( $l$ ) и от вершины рыла до конца плавниковой каймы ( $L$ ), мальков – от вершины рыла до конца чешуйного покрова ( $t$ ), общая длина – от вершины рыла до конца хвостового плавника ( $L$ ). Для выявления сходных признаков и отличительных особенностей близких видов делают промеры различных частей тела личинок. Измерения производят на живом и фиксированном материале по схеме (рис. 17). Абсолютная длина  $L_a$  (ав)<sup>\*</sup>; длина тела  $L$  (ac); антеанальное расстояние ( $ad$ ); длина желточного мешка ( $eg$ ); антепекторальное расстояние ( $af$ ); горизонтальный диаметр глаза ( $ki$ ); расстояние от вершины рыла до центра глаза ( $aj$ ); длина грудного плавника ( $fk$ ); высота желточного мешка ( $im$ ); высота головы ( $no$ ); высота тела в области середины желточного

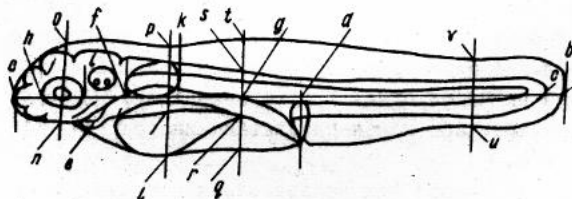


Рис. 17. Схема измерения личинок.

мешка ( $ip$ ), высота преданальной плавниковой каймы ( $qr$ ); высота туловища ( $rs$ ); высота спинной плавниковой каймы ( $st$ ); наименьшая высота тела ( $uv$ ); несколько меньше признаков для измерения предлагают Н.О.Ланге и др. (125). После измерений личинку взвешивают, затем на предметном стекле с лункой промывают в пресной воде. Воду из пробы нельзя использовать для этих целей во

\* В скобках приведены буквы, обозначающие границы промеров; промеры выражены в процентах абсолютной длины тела  $L_a$ .

Избежание попадания в пищевую комок при вскрытии микроскопических организмов из морской воды. Для вскрытия личинок используют медицинские корневые иглы №1 и №2. Энтомологические иглы неудобны в работе, они быстро ржавеют и ломаются. Для вскрытия очень мелких личинок - 2,0-2,5 мм концы игл необходимо затачивать.

Личинку (или личинок одного размера) переносят на предметное стекло в каплю воды и под бинокляром с помощью двух препаровальных игл извлекают кишечник, при этом одной иглой придерживают личинку сначала в области ануса и острием другой осторожно отделяют заднюю кишку, затем, постепенно передвигаясь к головному отделу, вычищают кишечник вместе с пищеводом и жаберной дугой, прилегающей к нему, чтобы избежать потерь пищевых частиц. Кишечник переносят в каплю воды на расчерченное предметное стекло (у крупных личинок и мальков в кишечнике много пищевых организмов и на этом стекле удобно и быстро считать их), визуально делят на три части (третья часть - задняя, почти у всех личинок четко отделяется легким перехватом) и вскрывают каждую часть отдельно. Чтобы не разрушать пищевые организмы, так как это затрудняет их определение и измерение, удобно вскрывать кишечник, продев одну иглу внутрь его близко к поверхности стенки, а острием другой провести по игле, в результате стенку кишки разрезают на две части и содержимое свободно извлекают на стекло. Поскольку истинный вес пищевого комка невозможно определить из-за микроскопических размеров и ничтожно малого веса составляющих его организмов, находят реконструированный вес. Для этого под бинокляром определяют пищевые организмы до вида, просчитывают количество экземпляров каждого вида, измеряют их и по таблицам средних весов находят вес организмов. Затем определяют вес пищи в каждом отделе и общий вес пищевого комка. В карточке обязательно отмечают степень переваренности пищи в каждом отделе кишечника: (Список работ, в которых имеются таблицы стандартных весов зоопланктов разных морей, приведен в книге "Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях" [141]). Пробы с молодью в полевых условиях фиксируют 4-процентным формалином. В лаборатории мальков отбирают, распределяют по видам. Каждого малька измеряют, взвешивают и вскрывают. Отделяют пищеварительный тракт и дополнительно фиксируют его 70-процентным спиртовым раствором. В таком раство-

ре пищевой комок прессуется, становится более твердым и может храниться несколько лет.

В спирте хорошо сохраняются внутренние и внешние структуры организмов. Хитин ракообразных и раковины мелких моллюсков, остракод в спирту просветляются, что облегчает определение их до вида. Переваренное тело червей в растворе формалина очень плохо сохраняется, становится хрупким и разрушается на отдельные куски, в спиртовом растворе тело червей не разрушается.

Желудок и кишечник мальков взвешивают и обрабатывают отдельно. При наличии большого количества мелких организмов одного и того же вида (до 100%) содержимое желудка или кишечника тщательно размешивают в капле пресной воды и равномерно распределяют на широком предметном стекле (4 x 3 см), разделенном на одинаковые участки. Просчитав организмы на нескольких участках, можно получить осредненные данные для всего пищевого комка. Такой просчет можно делать в камере Богорова или в чашке Петри, разделенной на равномерные участки. При наличии в желудочно-кишечном тракте очень большого количества мелких водорослей (диатомовых) можно пользоваться объемным методом определения количества съеденных организмов. Весь пищевой комок размешивается в определенном количестве воды. Затем штепель-пипеткой из всего объема пробы не менее трех раз берут по 1-2 кубика и в них просчитывают организмы, затем вычисляют количество организмов во всем объеме пробы. При просчете пробы удобно пользоваться одиннадцатиклавишным счетчиком, предназначенным для подсчета количества клеток при микроскопических анализах крови. Для этого предварительно на каждую клавишу прикрепляют этикетку с названием пищевого организма.

Некоторые исследователи пользуются групповым методом обработки содержимого желудка и кишечника, т.е. определяют пищу в кишечнике и желудке одновременно у нескольких рыб. Однако этот метод мало эффективен. Групповой метод обработки на питание обесценивает материалы, на сбор которых затрачивается большой труд целого коллектива в полевых условиях. Индивидуальная обработка желудочно-кишечного тракта дает возможность на одних и тех же полевых материалах решить сразу несколько задач.

### III. СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У ЛИЧИНОК И МОЛОДИ РЫБ

#### I. Морфология пищеварительной системы личинок и мальков морских рыб

Личинки морских рыб — зоофаги. В их пищеварительном аппарате, как правило, нет оформленного желудка. Морфология кишечника морских личинок чрезвычайно разнообразна. Несмотря на это, по форме кишечника, особенностям захвата, переваривания пищи и суточного ритма в питании их можно разделить на три основные группы:

I. К первой группе относятся личинки, кишечник которых имеет форму длинной прямой трубки, составляющей до 60% длины тела. Четко выделяется узкий длинный пищевод. Он уже кишечника почти в 2 раза. Границы отделов кишечника, выполняющих различные функции, плохо заметны. Стенки кишечника прозрачны. При заполнении пищей кишечник способен растягиваться и увеличиваться в объеме вдвое в сравнении с объемом кишечника без пищи. Личинки с таким кишечником пищу захватывают через большой промежуток времени (1–2 часа). Они способны переваривать мелких зоопланктеров до аморфной массы, которая выделяется в виде прозрачной слизи. Новый захват пищи начинается только в том случае, когда кишечник полностью освобождается от предшествующей порции или когда переваренная до аморфного состояния пища переходит в задний отдел кишечника. У таких личинок обычно наблюдается два пика максимального потребления пищи: утренний и вечерний.

Личинки этой группы очень часто встречаются в пробах с пустыми кишечниками или остатками аморфной массы (40–80% от всего количества личинок в пробе). Это происходит, очевидно, в силу того, что в прямом кишечнике пища не удерживается при конвульсивных движениях личинок в момент фиксации. При этом пища или отрывается через пищевод, или происходит преждевременная дефекация. Фиксировать формалином таких личинок

следует после того, как они потеряют подвижность. Стенки кишечника в ночное время, когда прекращается захват пищевых организмов, спадаются и просвета в кишечнике не видно. Внешняя поверхность пустого кишечника имеет складчатость (рис.18). Этот тип кишечника можно назвать сельдевым. Такая форма кишечника имеется у личинок сем. *Clupeidae* и *Engraulidae* (хамса, тьялка, шпрот, сардинелла, сардина). На рис.18 дан кишечник личинок черноморской хамсы, относящейся по форме к сельдевому типу. У мальков рыб сем. *Clupeidae* и *Engraulidae* сохраняется сельдевый тип кишечника. В конце малькового периода закладывается желудок.

2. У личинок второй группы кишечник также имеет форму прямой трубки, но характеризуется большим диаметром и составляет лишь 30-40% длины тела. Стенки кишечника плотные, менее прозрачные, чем у личинок первой группы, и имеют четко выраженную складчатость при наполнении пищей и при отсутствии пищи в нем. Структура стенок сетчатая. Дифференциация кишечника на отделы выражена лучше, чем у личинок первой группы. В пищеварительном аппарате можно различить следующие отделы: узкий сравнительно длинный /но короче, чем у личинок первой группы/ пищевод, среднюю кишку, разделенную на короткий передний отдел /несколько расширенный/, выполняющий функцию приемника пищи, задний более широкий и длинный, и сравнительно короткую заднюю кишку.

Рис.18. Кишечник личинок черноморской хамсы.



Пищу личинки захватывают через короткие промежутки времени (15-40 мин). Заглатывание пищи происходит до тех пор, пока передняя часть кишечника не будет полностью заполнена. Захват новых порций происходит еще до полного освобождения кишечника: перед выходом первых порций фекальных масс или сразу после выделения их. Потребляемая пища никогда не утилизирована личинками до аморфной массы. В выделенных

фекальных комках можно установить видовой состав проглоченной пищи. Личинки с пустыми кишечниками в светлое время суток встречаются редко (3-5% от общего числа личинок). Состав пищи довольно разнообразный (10-20 видов зоопланктеров). Личинки обладают высокой пищевой пластичностью.

В суточном ритме питания обычно наблюдается три пика максимального наполнения пищеварительного тракта: утренний, дневной и вечерний. Этот тип строения кишечника можно назвать бычковым. Такой кишечник имеется у личинок всех морских бычков, прилипал, игловок, личинок черноголовой собачки (рис.19-21). При очень интенсивном питании кишечника личинок прилипал могут быть переполнены пищей (рис.21,а). Стенки кишечника растягиваются настолько, что становятся прозрачными. Можно без вскрытия сказать, какая пища съедена личинками прилипал. Личинки с таким наполнением кишечника в природе встречаются очень редко. При обычной средней наполненности стенки кишечника прилипал не просвечивают (рис.21,б).

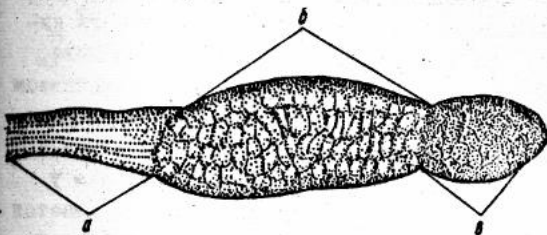
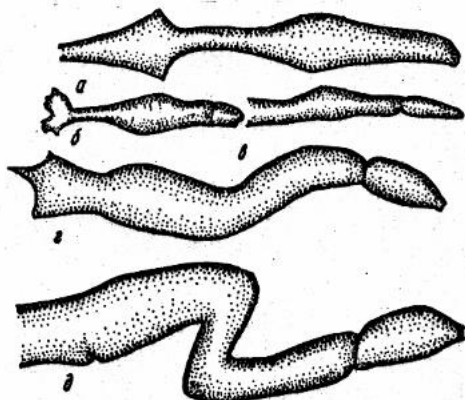


Рис.19. Кишечник личинок морских прилипал (без пищи): а-пищевод, б-средняя кишка, в-задняя кишка.

Рис.20. Кишечник личинок черноголовой собачки 5,2 мм (а); бычка-бланкета размером 4,8 мм (б-в); малька бычка-рыси 13,5 мм (г); 23 мм (д).



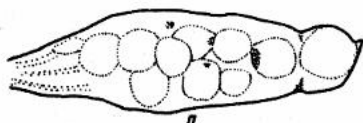
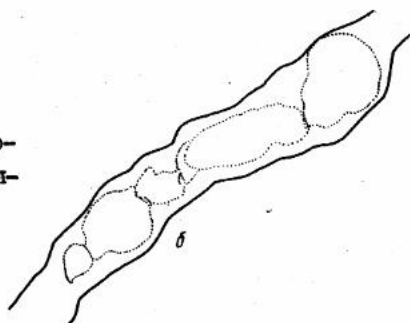


Рис. 21. Кишечник личинок морских прилипал: а - переполненный личинками моллюсков; б - при среднем наполнении.



Мальки рыб, отнесенные ко второй группе, так же, как и мальки первой группы, - безжелудочные.

3. У личинок третьей группы кишечник имеет форму спирали. Пищевод представляет собой короткую узкую трубку. Передняя часть кишечника образует две петли: первая - нисходящая, в которой происходит накопление пищи, вторая - восходящая, где пища в основном всасывается. Задняя кишка сравнительно короткая. В ней образуются фекальные массы. Всасывающая поверхность кишечника очень большая - до 50% длины тела. Стенки кишечника имеют сложную складчатую структуру. Личинки с таким кишечником захватывают пищу через короткие промежутки времени. Съеденная пища никогда не переваривается до аморфной массы. Суточный ритм питания личинок этой группы более разнообразный, чем у личинок первой и второй групп. Так, у морских мышей наблюдается один продолжительный пик в течение светлого времени суток, у личинок черноморской ставриды - 2-3 пика, у морского карася - 2 пика. Личинки этой группы с пустыми кишечниками в светлое время суток, как правило, не встречаются.

Такой тип строения кишечника можно назвать ставридовым. Этот тип характерен для султанки, ставриды, атерины, морских мышей, морских собачек, губановых: горбыля, зубарика, морского карася, кефалей (рис. 22-25). У мальков из передней части кишечника развивается мускулистый желудок (рис. 23 - 25). Исключение составляют молодь собачек и губановых, у которых желудок отсутствует (рис. 22, г, з).

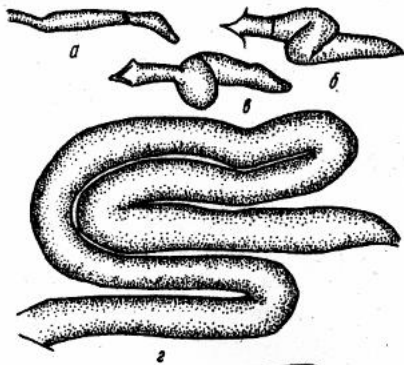


Рис.22. Кишечник личинок и мальков губановых: а-2,4 мм; б-4,6 мм; в-6,5 мм; г-50 мм; морских собачек: д-5,6 мм; е-6,5 мм; ж-II мм; з-42 мм.

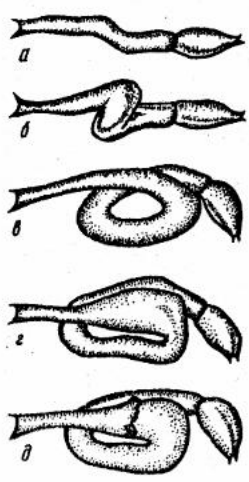
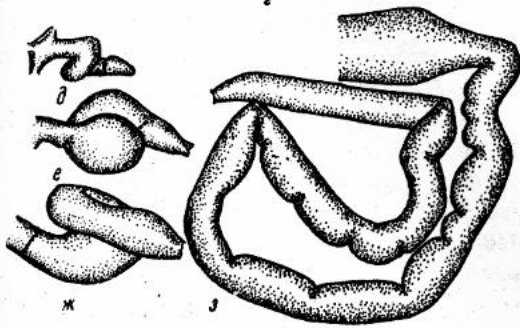


Рис.23. Развитие пищеварительного тракта ставриды [203]: а - кишечник личинки размером 2,4-3,0 мм; б - 3,1-4,0 мм; в - 4,1-5,8 мм; г - 5,9-6,0 мм; д - 8,1-11,5 мм; е - 11,6-16,0 мм; ж - малька размером 16-20 мм; з - 21,0-55 мм; и - 56-80 мм.

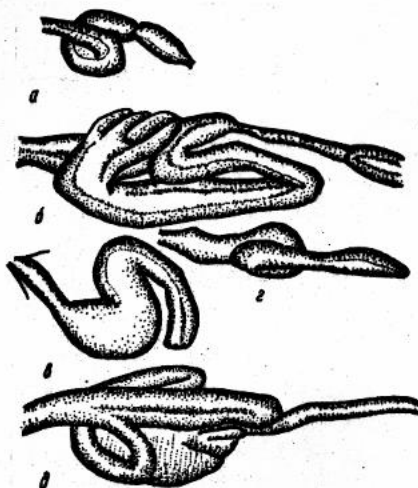
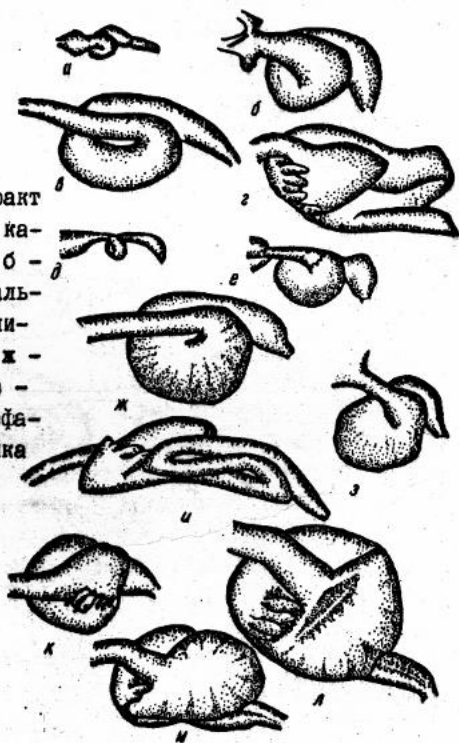


Рис. 24. Пищеварительный тракт личинок и мальков: а - личинки смарида размером 3,7 мм; б - взрослой смарида - 85 мм; в - морской рыбы размером 4,8 мм; г - малька атерины - 28 мм; д - малька луфаря - 67 мм.

Рис. 25. Пищеварительный тракт личинок и мальков морского карася (а - личинки 2,4 мм, б - 3,7 мм, в - 8,0 мм, г - малька 43 мм); султанки (д - личинки 2,6 мм, е - 3,7 мм, ж - малька 9,5 мм); горбыля (з - личинки 3,1 мм); малька кефали - 28 мм; мальков зубарика (к - 10-12 мм, л - 16 мм, м - 19 мм).



## 2. Определение длины кишечника и пищеварительной поверхности

Большинство исследователей считают, что длина кишечника и величина его пищеварительной поверхности определяют объем поступления в организм питательных веществ. Чем больше кишечник и его пищеварительная поверхность, тем больше питательных веществ поступает в органы и ткани животного. Большое значение в переваривании пищи имеет активность пищеварительных желез.

Для личинок и молоди морских рыб эти вопросы слабо изучены. В работе *Tanaka Masaru [296]* приводятся данные о характере строения пищеварительной системы у выклюнувшихся зародышей 17 видов морских рыб. Отмечено, что у видов, выметывающих демерсальную икру, к моменту выклева зародыши имеют более развитую пищеварительную систему, чем у видов с пелагической икрой. При изучении типов питания, особенностей переваривания пищи у личинок и мальков рыб большое значение имеет знание длины кишечника и его относительной пищеварительной поверхности. Измерение длины кишечника производится на фиксированном материале, так как после фиксации личинок их ткани, в том числе и ткани пищеварительной системы, становятся более упругими и эластичными. На свежей ткани для личинок рыб это сделать очень трудно, так как кишечник, отделенный от тела свежей личинки, почти невозможно расправить. Он превращается в комок бесформенной слизи.

Пищеварительная поверхность кишечника (поверхность цилиндра) определяется по формуле  $S = \pi dk$ , где  $S$  — поверхность кишечной трубки без пищевода,  $d$  — диаметр кишечной трубки,  $k$  — длина ее,  $\pi$  — коэффициент.

Пищевод измерять не рекомендуется, так как он является только проводником пищи. Поверхность пищевода никакого участия в переваривании пищи не принимает. Акт заглатывания и прохождения пищи через пищевод мгновенный. Это явление удобно наблюдать с помощью бинокля при захвате личинками и мальками окрашенным прижизненным красителем (нейтральротом) кормовых организмов.

И.И. Гирса [28] отмечает, что в пищеводе многих особей сеголеток сельди обнаружена пища. Это, по-видимому, происходит при фиксации сеголетка, в результате конвульсивных движений и отрывания пищи.

При сравнении величины пищеварительной поверхности разных видов личинок следует пользоваться относительной величиной (отношением абсолютной поверхности кишечника к длине личинки). У личинок с длинными прямыми кишечниками (хамса, шпрот, морские бычки и др.) пищеварительную поверхность измерить легко. Кишечник личинок морских мышей, ставриды, прилипал и др. имеет форму спирали. У таких личинок при измерении  $d$  и  $h$  кишечник без пищевода делится на несколько частей и расправляется на сухом предметном стекле, затем эти части измеряют. Вычисленную пищеварительную поверхность отдельных частей кишечника суммируют. В табл. 2 приведены вычисленные размеры поверхности кишечника у разноразмерных личинок хамсы и морских мышей.

Как видим, относительная поверхность кишечника личинок морских мышей значительно больше, чем у личинок хамсы и уменьшается с увеличением размеров, а у хамсы, наоборот, с увеличением размеров пищеварительная поверхность увеличивается. Причина таких различий определяется особенностями захвата и переваривания пищи личинками этих видов [52, 53]. Личинки морских мышей питаются с большей интенсивностью, чем личинки хамсы. Они захватывают пищу почти непрерывно, что способствует быстрому обновлению содержимого кишечника и непрерывному удалению пищи из его переднего отдела, что в свою очередь обеспечивает возможность нового заглатывания. Частый захват большого количества пищи свидетельствует о высокой интенсивности питания личинок морских мышей. В связи с непрерывным заглатыванием пищи в течение светлого времени суток все отделы пищеварительного аппарата, за исключением пищевода, всегда заполнены пищей [53]. Акт заглатывания способствует более интенсивному перевариванию пищи и ускорению ее продвижения по пищеварительному тракту [96]. Существует также мнение, что уменьшение относительной длины кишечника с возрастом является следствием снижения интенсивности метаболизма. Увеличение же относительной длины кишечника способствует лучшему использованию доступных кормов за счет увеличения поглощающей поверхности кишечника [236]. Пищеварительная поверхность кишечника мальков определяется так же, как и у личинок.

Некоторые исследователи предлагают рассматривать длину

кишечника как эколого-физиологический индикатор при изучении отдельных популяций близкородственных животных [236].

Таблица 2.

Изменение пищеварительной поверхности кишечника личинок хамсы и морских мышей с увеличением размера (% к длине тела).

В и д	Д л и н а , мм				
	2	3	4	5	6
Хамса	-	7,11	7,30	7,41	7,58
Морские мыши	50	41,00	37,00	31,00	28,00

Известно, что кормовая специализация влияет на комплекс морфо-физиологических особенностей животных. В качестве показателя развития органов пищеварения С.С.Шварц и др. [236] предлагают использовать относительную длину кишечника и его слепого отростка (отношение к длине или весу тела). Вес тела в большинстве случаев точнее отражает истинные размеры животного, чем его длина. Для вычисления длины кишечника по отношению к весу животного последний выражается в линейных величинах. Условной единицей, выражающей вес тела в линейных величинах, принимают корень кубический из веса животного в граммах ( $\sqrt[3]{Wr}$ ). Длина кишечника в сантиметрах, деленная на эту условную величину, характеризует относительную длину кишечника по отношению к весу тела [236, с.227]. Этот метод применим для молодежи и взрослых рыб. Для личинок рыб с ничтожно малым весом этот метод можно рекомендовать для характеристики отдельных разноразмерных групп, используя при вычислении их средний вес.

### 3. Реакция пищеварительных соков

Выявление реакции пищеварительных соков у рыб в ранний период жизни имеет большое практическое значение при искусственном содержании и кормлении личинок и молодежи рыб. Выделение

пищеварительного сока при переходе на внешнее питание свидетельствует о степени подготовки пищеварительного аппарата и его желез к приему внешней пищи.

Для взрослых костистых рыб известно, что кислая реакция желудочных соков сменяется на щелочную в кишечнике благодаря щелочному характеру выделяющихся соков и слизи. У безжелудочных рыб кислое пепсиновое переваривание отсутствует, следовательно, в кишечнике пища переваривается исключительно в щелочной среде.

Реакция пищеварительных соков личинок рыб до настоящего времени не изучена. В некоторых работах имеются лишь отрывочные указания по этому вопросу. Для изучения реакции пищеварительных соков необходимо применять витальные индикаторы, которые при определенной интенсивности могут дать правильные показатели. Этот метод прижизненных красителей был применен нами для определения реакции пищеварительных соков у личинок и мальков, бычков, морских мышей и прилипал.

Для прокрашивания применяли нейтральрот. Красный цвет этого индикатора указывает на слабокислую среду, синий — на высококислую, желтый цвет — на высокощелочную среду. Окрашивались как кормовые организмы, так и личинки. Окрашивание производилось следующим образом: в чашку Бювери с определенным объемом воды по капле прибавлялся краситель до тех пор, пока вода не приобретала красноватый оттенок. Затем в этот раствор высаживались кормовые организмы. Через 1,5–2 ч. они окрашивались в интенсивно красный цвет. При более длительном выдерживании кормовых организмов в растворе красителя в клетках откладывались краски в виде гранул. Применение такого корма искажает результаты. Гранулы красителя не полностью нейтрализуются соками секретообразующего отдела кишечника личинки и в результате различные участки окрашенных организмов имеют неравномерную окраску (от оранжевой до красной). Окрашенных личинок вместе с определенными окрашенными кормовыми организмами пересаживают в частую морскую воду. Наблюдения за изменением окраски пищевого комка ведут под бинокуляром.

Через 25–30 мин. после заглатывания личинками окрашенных организмов красный цвет их меняется на ярко-желтый. Такой цвет сохраняется при прохождении всего кишечного тракта. Подобное изменение цвета пищевого комка наблюдалось во всех опытах как у личинок бычков, так и у личинок морских мышей и прилипал.

Наблюдаемое изменение цвета пищевого комка дает основание заключить, что реакция пищеварительных соков у перечисленных личинок щелочная и совпадает с реакцией пищеварительных соков у взрослых безжелудочных рыб.

При изучении питания личинок сельди было обращено внимание на изменение цвета хитиновых покровов копепод в кишечнике этих личинок. На основании покраснения хитина А.П.Сушкина [22] пришла к заключению о наличии кислой реакции в кишечниках личинок сельди. Эти изменения наблюдались на личинках, у которых еще не образовался желудок. Все это дало право автору предположить, что железистые клетки, выделяющие соляную кислоту, развиваются до морфологического обособления желудка и пищеварение у личинок сельди происходит, как у желудочных рыб.

Такое заключение нам представляется недостаточно обоснованным. Окраска пищи в кишечниках личинок рыб зависит от вида заглотанных организмов. Так, акардия и паракаланус в кишечниках личинок всегда имеют красный цвет. Этот цвет они сохраняют и в фекалиях. Ойтона, подон и пенилия имеют слабо-желтый цвет или остаются бесцветными.

## IV. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК И МАЛЬКОВ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

### I. Методы исследования качественного состава пищи

Изучение качественного состава пищи дает возможность решать следующие вопросы.

1. Выявление специализации в питании (монофагии, стенофагии, олигофагии, полифагии, эврифагии). По определению Н.П.Наумова [159], монофагия - существование за счет только одного вида корма; олигофагия - питание немногими видами пищи, принадлежащими к одной биологической группе; полифагия - питание многими кормами, относящимися к нескольким биологическим группам; стенофагия - узкоспециализированное питание; эврифагия - питание разнообразной пищей.

2. Принадлежность личинок к определенному трофическому уровню пищевой сети морских сообществ.

3. Элективность в питании.

4. Степень пищевой пластичности.

5. Степень пищевого сходства и т.д.

Прежде чем приступить к определению систематического состава организмов в пищеварительном тракте животных нужно научиться их определять в пробах планктона и бентоса. Определение следует первоначально проводить на живом материале, чтобы тщательно изучать их морфологию, размеры, цвет. Это намного облегчит идентификацию организмов в переваренном и полупереваренном состоянии в кишечнике. Необходимо заранее заготовить атласы рисунков потребляемых форм, составить таблицы их минимальных и максимальных размеров, таблицы средних весов; если такие в литературе имеются.

Основу питания морских личинок рыб составляют копепо-

ды и их науплиусы и метанауплиусы. При их определении нужно пользоваться таблицами систематических признаков [197, 208].

Для восстановления веса съеденных организмов пользуются средними весами по данным различных исследователей. Средние веса основных форм зоопланктона Черного моря имеются в работе Т.С.Петипы [186], Азовского - в работе Е.Н.Студеникиной и М.И.Черепahiной [220]. А.А.Шмелева [237, 238] приводит весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. Если для исследуемого района таких данных нет, их необходимо получить, проведя специальную работу по взвешиванию зоопланктеров, имеющих наиболее существенное значение в пище личинок.

При изучении питания исследуют качественный состав пищи и количество потребляемых кормовых организмов.

К методам определения количественной характеристики питания относится метод просчета количества организмов в пищевом комке, метод определения весового значения потребляемых организмов и частота встречаемости их в пищевом комке. Все три характеристики определяют одновременно, их сопоставление позволяет установить, какие организмы составляют излюбленную, заменяющую, второстепенную и случайную пищу. Излюбленная пища - это пищевые компоненты, которые постоянно (в разные сезоны, в разных районах, в разные периоды жизни) составляют в пище животного наибольший процент от числа всех потребленных форм - более 40-50% от всего пищевого комка.

Заменяющей пищей является такая пища, которая поедается животным также в большом количестве в том случае, когда излюбленная пища в какой-то период отсутствует или становится недоступной для потребителя.

Второстепенная пища - пища, которая постоянно встречается в пищеварительном тракте, но в небольшом количестве и составляет десятые или сотые доли процента от всех съеденных форм.

И, наконец, случайная пища - пища, которая встречается в небольшом количестве и очень редко. Так, в пищевом комке личинок бычков в Севастопольской бухте несколько раз встречалась пыльца наземных растений. В пище личинок плотвы в небольшом количестве находилась пыльца хвойных растений [33]. Этот компонент пищи, безусловно, случайный.

Метод просчета количества особей в пищевом комке. Этот

метод заключается в том, что во всех пищевых комках личинок или мальков определенных размерных групп подсчитывают количество организмов каждого вида. Сумму всех съеденных организмов принимают за 100%. Затем определяют процентное соотношение между отдельными пищевыми компонентами. При такой обработке кишечника большой группы личинок (не менее 50-100 экз.) совершенно четко прослеживается значение отдельных компонентов в пищевом спектре.

Этот метод может дать неправильное представление о роли отдельных компонентов, когда при одинаковом количестве мелких водорослей и очень крупных моллюсков значение их в питании по количеству съеденных организмов одинаково, а по весу - различно.

При таком соотношении кормовых организмов следует отдельно считать общее количество растительных и животных организмов и затем от каждой суммы находить соотношение организмов в пределах каждой группы. В этих случаях судить о значении животных и растительных организмов в питании следует на основании их пищевой ценности, исходя из их количества, веса и калорийности. Например, в пище мальков носатого губана диатомовые водоросли составляли 60%, а животные организмы гарпактикоиды - 40%. Вес всех диатомовых водорослей составляет 1мг, гарпактикоид - 3мг. Калорийность 1мг диатомовых водорослей равна 3кал., гарпактикоид - 5кал. Отсюда калорийность растительной пищи будет составлять 3, а животной - 15кал. Таким образом, пищевая ценность животной пищи во много раз выше растительной, несмотря на доминирование в данном случае растительной пищи. Опытным путем установлено также, что предлагаемые растительные клетки молодь не потребляет, предпочитая животный корм. Это обстоятельство наталкивает на мысль, что мелкие растительные клетки диатомовых водорослей часто являются случайной пищей и попадают в кишечник при заглатывании животной пищи или вместе с кусками макрофитов, на которых очень много диатомового оброста. Прежде чем судить о значении того или иного корма, желательнее проверить его потребление животными в экспериментальных условиях. Если же в большой группе обрабатываемых на питание особей растительная пища встречалась только у небольшого их числа (1-3%), то при цифровой обработке эти данные следует исключить. При об-

работке большого количества кишечников молоди рыб из зарослевых биоценозов Черного моря мы сталкивались с таким явлением, когда из нескольких сотен мальков одного вида, питающихся животной пищей, встречалось несколько особей, в кишечниках которых были сплошные клетки диатомовых водорослей.

Второй недостаток этого метода состоит в том, что не учитываются такие пищевые компоненты, как детрит, макрофиты, которые нельзя подсчитать. Личинки морских и пресноводных рыб не питаются этой пищей. Они потребляют в основном животный корм, растительные клетки встречаются в их пище очень редко и в небольшом количестве, поэтому метод процентного соотношения потребляемых организмов от общего их количества вполне правомочен. Этот метод правомочен также и при изучении питания молоди, если она потребляет только животную или только растительную пищу. При питании смешанной пищей наряду с количественным методом нужно пользоваться также весовым.

Весовой метод заключается в том, что на основании веса отдельных компонентов пищи дают их процентное соотношение в пищевом комке. Организмы, занимающие наибольший процент по весу, являются любимой пищей.

Расчет значения в питании того или иного организма по количеству или по весу необходимо вести сразу для всей группы особей, а не для каждой личинки (малька) отдельно. Ни в коем случае нельзя выводить средние проценты путем суммирования процентов, полученных для каждого кишечника, и деления суммы на количество исследованных рыб большой группы. На это обстоятельство было обращено внимание в руководстве по питанию рыб [206].

В литературе принято считать, что весовой метод обработки пищевого комка наиболее "точен" и "совершенен". Однако это не совсем так. Он, как и метод учета количества потребляемых форм, имеет также свои недостатки. Во-первых, некоторые пищевые компоненты, встречаемые у личинок, мальков, да и взрослых рыб, невозможно взвесить из-за их малого веса. Пользоваться восстановленным весом также не всегда представляется возможным, так как до настоящего времени еще очень мало данных по среднему весу морских гидробионтов, особенно бентосных и нектобентосных. Во-вторых, этот метод завышает значение крупных животных, которые в пищевом комке могут встречаться редко. По этому поводу интересные примеры приводит И.И. Кузнецова [110]. "..... При сравнении состава питания молоди воibly с составом кормов, которые мог-

ли быть использованы в водоеме, обнаружилось резкое несоответствие: в зоне, где кормилась вобла, была большая масса коловерток и почти отсутствовали хирономиды, в пище отношение было обратным: значение хирономид было бóльшим, а коловерток меньшим". Причиной этого несоответствия оказался метод весового анализа.

При индивидуальном определении пищи 25 кишечников воблы установлено, что у 24 особей пища состояла из коловерток, а в одном кишечнике найден только один хирономус. При подсчете частных индексов оказалось, что наибольший индекс был по хирономидам. Это объясняется тем, что вес хирономуса больше веса коловертки в 1000 раз. Наиболее часто в одном кишечнике воблы встречается 12-15 экз. коловерток. Вес их у 24 особей воблы будет равен 0,144, вес одного хирономуса - 0,400 мг. Соотношение по весу: хирономиды - 74%, коловертки - 26%. Этот расчет показал, что у воблы было "хирономидное" питание, что не соответствовало действительности.

При изучении питания личинок морских рыб с подобными фактами мы почти не встречались. Личинки морских рыб очень мелкие. Строение и размер их ротовой полости и кишечного аппарата не позволяют им питаться животными, резко различающимися по весу и размерам. Основу питания морских личинок рыб, как уже отмечено, составляет мелкая животная пища: науплиусы, метанауплиусы и копеподитные стадии копепод. В питании молоди рыб это явление наблюдается довольно часто. У молоди семейства губановых в пищевом комке могут встречаться сотни мелких гарпактикоид и небольшое количество кладок гастропод или один крупный червь (из полихет), а в процентном отношении по весу они равнозначны. Чтобы избежать ошибки в оценке значения этих организмов в питании молоди, необходимо пользоваться дополнительной характеристикой - частотой встречаемости.

Частота встречаемости. Под частотой встречаемости понимается отношение количества личинок или мальков, в кишечниках которых данные организмы обнаружены, ко всем исследованным особям. В кишечниках 50 личинок найдены: науплиусы копепод - у 20, личинки моллюсков - у 15, яйца копепод - у 5, инфузории - у 10 личинок рыб. Все кишечники (50 экз.) принимают за 100%, отсюда частота встречаемости науплиусов будет составлять 40%, личинок моллюсков - 30, яиц копепод - 10 и инфузорий - 20%.

Частота встречаемости зависит от многих условий (характера распределения хищника и добычи, плотности населения, поисковой и охотничьей активности, скрытности и излюбленности потребляемого объекта), поэтому "весьма затруднительно биологически интерпретировать получаемые показатели". Однако этот показатель представляет несомненный интерес [73].

Мы считаем, что применение этой характеристики в совокупности с другими (метод подсчета количества организмов в пищевом комке и их веса) имеет биологический смысл, если анализ проводится на большом фактическом материале. У рыб в онтогенезе вырабатываются морфо-физиологические и экологические приспособления к добыче пищи в определенных условиях. Соответственно пищевые организмы также приспособляются к воздействию хищника. Показатель частоты встречаемости свидетельствует о доступности потребляемых форм.

Анализ многолетнего полевого материала по питанию личинок многих морских рыб показал, что те организмы, которые очень часто встречаются в их кишечниках, являются излюбленными и составляют в пищевом комке большой процент по количеству и весу. По этим же организмам наблюдаются высокие индексы избирательности.

Необходимо иметь в виду, что при вычислении частоты встречаемости учитываются только те личинки, в кишечниках которых имеется пища. Это особенно важно при изучении питания личинок сельдеобразных, у которых в естественных условиях иногда бывает до 80% особей с пустыми кишечниками.

Для получения надежных данных по частоте встречаемости у личинок рыб с небольшим набором организмов в пищевом комке (3-6 форм) достаточно обработать 50-100 личинок. У молоди рыб пищевые спектры в сравнении с личинками очень широкие. У мальков рыб сем. *Gobiidae*, *Blennidae*, *Labridae* и *Mugilidae* в пищевом спектре насчитывается до 40-50 форм. В этих случаях частоту встречаемости нужно определять на большом материале (не менее 100-300 мальков). У мальков и личинок большой интерес представляет определение частоты встречаемости отдельных пищевых организмов в разные сезоны. Так, изучая в течение четырех лет питание личинок морских мышей *Lallionymus sp.* размером 2,3-6,0 мм в разных районах Черного моря, нами использованы одновременно три метода цифровой обработки: частота встречаемости,

значение организмов по весу и количеству. Анализ трех показателей дает четкие данные о значении отдельных компонентов в питании личинок рыб, первое место занимают по всем трем показателям *Oithona nana* (табл. 3) [53]. После обработки на питание все личинки по морфологическим показателям и по составу пищи распределяются в размерные группы. У личинок хамсы выделены три группы.

Первую группу составляют личинки длиной 2,0–3,5 мм. Они характеризуются наличием желтка. Ротовой щели еще нет, тело окаймлено плавниковой складкой, глаза не пигментированы (рис. 26 а, б). Личинки парят в толще воды, иногда совершают броски, сопровождаемые волнообразными движениями тела. Питаются преимущественно за счет желточного мешка.

Во вторую группу объединены личинки длиной 3,6–6,0 мм. Они характеризуются переходом на активное питание. Ротовое отверстие оформлено, анус открыт, кишечник в виде ровной прямой трубки. Тело окаймлено плавниковой складкой, глаза пигментированы. Личинки очень подвижны (рис. 26 в, г). Первоначальную пищу их составляют мелкие малоподвижные науплиусы *Copepoda* длиной 0,07–0,12 мм, яйца *Copepoda*, копеподитные стадии *Oithona nana* и в небольшом количестве личинки моллюсков. Из фитопланктонных форм изредка встречаются *Exuviaella cordata*, *E. compressa*, *Peridinium sp.* У личинок этой группы размером 3,6–3,9 мм наблюдается смешанное питание (за счет желтка и пищи извне).

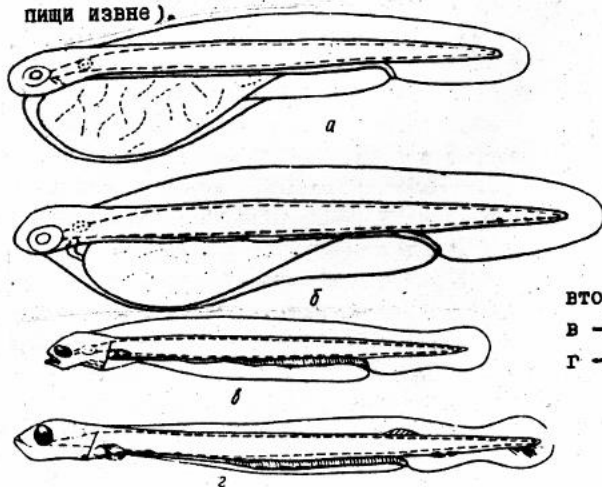


Рис. 26. Личинки черноморской хамсы первой группы:

а - 2,83 мм,

б - 3,20 мм,

второй группы:

в - 3,6 мм,

г - 6,0 мм.

Таблица 3

Состав пищи личинок *Callinectes sp.* размером 2,3-6,0 мм  
в Евпаторийском районе и в Камышевой бухте

Компоненты пищи	Соотношение кормовых организмов, %					
	По весу	По количеству	По частоте встречаемости	По весу	По количеству	По частоте встречаемости
	Евпаторийский р-н, 1957 г.			Камышовая бухта, 1960 г.		
<i>Protocentrum sp.</i>	9,01	0,07	3,09	-	-	-
<i>Tintinnopsis cylindrica</i> Maday	0,02	0,59	1,26	-	-	-
Copepoda (nauplii, metanauplii)	6,67	5,58	24,74	0,06	2,56	9,09
<i>Girripedia</i> (Cypris)	1,50	0,19	1,09	-	-	-
<i>Oithona nana</i> Giesbrecht	76,61	89,63	44,33	60,26	90,77	59,11
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht	0,96	0,79	8,22	12,74	4,03	18,18
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	-	-	-	21,09	0,17	4,54
<i>Centropages panticus</i> Karavajev	-	0,07	1,03	-	-	-
<i>Harpacticoida</i>	-	-	-	5,19	0,07	4,54
<i>Podon polyphemoides</i> Leuck	12,57	2,19	5,12	0,46	2,40	4,54
<i>Lamellibranchia</i> (larvae)	1,66	0,49	6,15	-	-	-

Третью группу составляют личинки длиной 6,1–12,0 мм. В нее объединены личинки от появления первых лучей в непарных плавниках до окончания их формирования. Они очень активны. В светлое время суток легко ускользают от сети – в дневных уловах единичны. Личинки длиной 6,1–8,9 мм заглатывают более крупных науплиусов размером 0,12–0,19 мм, а также копеподитные стадии копепод, которые в пище более мелких личинок не встречаются.

У личинок ставриды выделено 4 группы. Первая группа их размером 1,6–2,0 мм питается за счет желтка (рис. 27, а, б, в).

Ко второй группе отнесены личинки размером 2,3–3,5 мм, характеризующиеся смешанным питанием. Тело их высокое, короткое. Имеется плавниковая складка, голова массивная (высота ее почти равна длине), на челюстях появляются зубы, грудные плавники небольшие. В передней части кишечной трубки намечается изгиб. Четко выражен поисковый инстинкт (рис. 27, г, д). Имея определенный запас энергии в виде питательных веществ желтка, личинки при переходе на внешнее питание способны активно передвигаться в поисках пищи.

В третью группу объединены личинки размером 3,6–5,0 мм, полностью перешедшие на внешнюю пищу (рис. 27, е, ж). У личинок размером 3,6–4,0 мм петля в кишечнике неполная, доходит лишь до середины второго отдела, у личинок более 4 мм кишечник образует петлю. Личинки размером 4,0–4,5 мм еще имеют жировую каплю, позднее она встречается как исключение. Птеригофоры закладываются у личинок размером 3,6 мм.

К четвертой группе принадлежат личинки размером 5,1–10,0 мм (рис. 27, з). У личинок этой группы дифференцируются непарные плавники. Лучи в передней части спинного и анального плавников закладываются у личинок размером 7,8 мм и по достижении размера тела 10 мм формирование непарных плавников заканчивается. Личинки становятся очень подвижными, энергично охотятся за пищей.

Для личинок *Callionymus* sp. выделены следующие три группы

Первая группа. Предличинки размером 1,5–2,2 мм с большим яйцевидным желточным мешком. Голова небольшая. Рот не оформлен. Глаза не пигментированы. Питание эндогенное (рис. 28, а).

Вторая группа. Личинки размером 2,3–3,4 мм имеют большую голову и короткое туловище. Хвостовая часть тонкая, с очень длинным уростителем. Желточный мешок уменьшается в 2–3 раза.

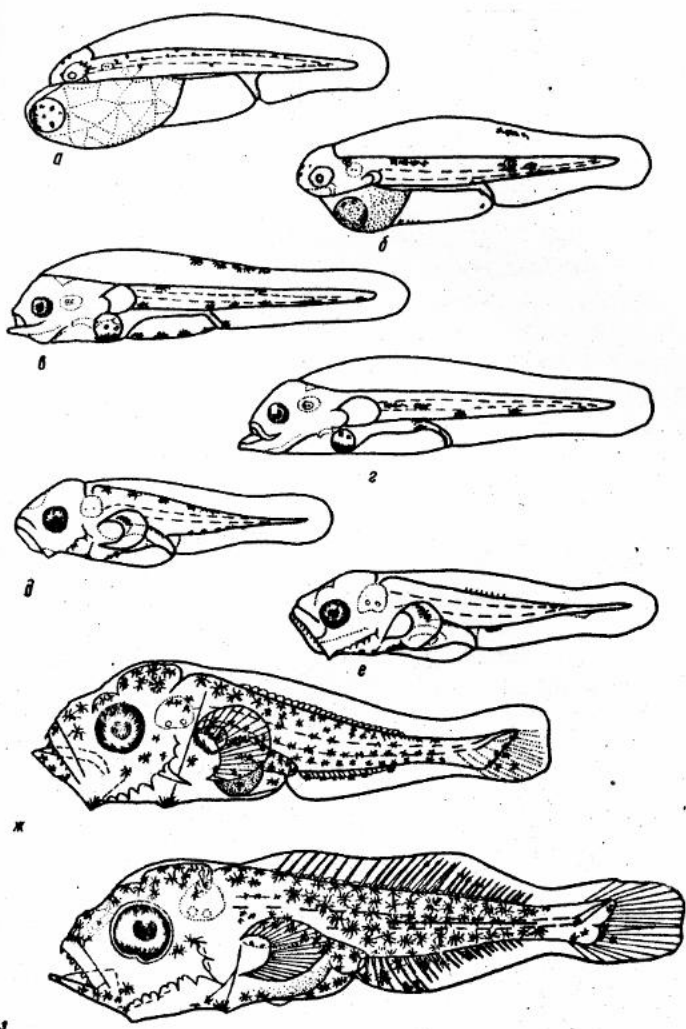


Рис.27. Личинки черноморской ставриды: I группа - а, б, в - желточное питание; г, д - II группа, смешанное питание; е, ж - III группа, внешнее питание; з - IV группа, внешнее питание.

Рот оформлен. Кишечник образует петли. Появляются зачатки грудных плавников (рис.28, б). Личинки совершают резкие броски. Питание смешанное. В кишечниках личинок встречается мелкая растительная и животная пища. Из растительных форм - представители *Dinoflagellata* и *Diatomea*, из животных - *Infusoria* и молодые формы *Copepoda* - науплиусы и метанауплиусы, а также личинки моллюсков.

Третья группа. Личинки размером 3,5-6,0 мм. У личинок этой группы желточный мешок резорбирован, питание экзогенное. Непарные плавники сформированы. Личинки очень активны (рис.28, в, г, д). В экспериментальных условиях они большую часть времени держатся у дна аквариума, облавливая планктон в этом слое воды, изредка поднимаются в верхнюю, более освещенную часть аквариума, где обычно концентрируются кормовые организмы, и активно охотятся за пищей.

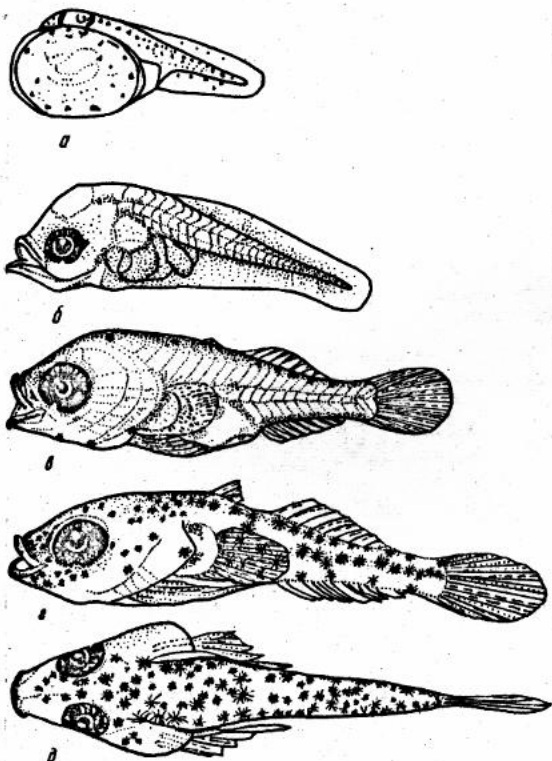


Рис.28. Личинки морской мыши:  
а - предличинка  
1,5 мм; личинки:  
б - 2,4 мм; в -  
4,0 мм; г, д -  
4,8 мм.

Размерные группы выделены также для личинок морских бычков, собачек, карася, султанки [46, 58, 214].

## 2. Индексы наполнения кишечника пищей

К весовому методу относится определение индексов наполнения кишечника пищей. Эти индексы выражают отношение веса отдельных компонентов или веса всего пищевого комка к весу рыбы, выраженные в процимилле ( $^{\circ}/_{1000}$ ). Определяют общие и частные индексы. Частный индекс — это отношение веса потребляемых компонентов одного вида или рода к весу особи. Общий индекс — отношение веса всего пищевого комка к весу рыбы. При вычислении индексов наполнения необходимо брать вес личинок и мальков без веса пищевого комка.

Взвешивание отдельных компонентов, которыми питаются личинки и мальки рыб, практически невозможно, поэтому частными индексами пользуются очень редко. Необходимо учитывать, что индекс, полученный по восстановленным весам, — это индекс потребления [229], а индекс, полученный по абсолютному значению веса пищи в желудке или кишечнике, — индекс наполнения. Индекс потребления почти всегда больше индекса наполнения в той степени, в какой съеденная пища подвергалась действию пищеварительных соков. На основании общих индексов наполнения судят о накормленности рыб, о суточной ритмике питания, о продолжительности переваривания, о суточных рационах.

Общий индекс наполнения пищеварительного аппарата является показателем накормленности, если он вычислен не по восстановленным весам, а по фактическому весу пищевого комка [239]. Индекс накормленности по А.А.Шорыгину [239] и индекс наполнения по Л.А.Зенкевичу и В.А.Броцкой [68] — одно и то же. Индекс наполнения или накормленности свидетельствует о том, как накормлена рыба в момент поимки, много или мало пищи содержится в ее пищеварительном аппарате, а степень переваривания пищи в разных отделах его позволяет судить о времени захвата отдельных организмов.

Многие исследователи для характеристики интенсивности питания рыб пользуются индексами наполнения кишечных трактов. На необходимость осторожности в суждениях об интенсивности питания рыб на основании индексов указывают многие авторы [27, 62, 74, 122, 133, 229, 239] и др.

До настоящего времени общие индексы наполнения разные ис-

следователи вычисляют по-разному. Одни авторы вычисляют средние индексы для личинок с наполненными и пустыми кишечными трактами [133], другие — только для личинок, содержащих пищу в кишечном тракте [130, 173, 211]. Иногда рассчитывают индексы только для питающихся личинок, или для питающихся и не питающихся вместе [129, 221]. В некоторых работах вообще не указано, как вычислялись индексы [124, 228]. Используя индексы наполнения как показатель интенсивности питания, указанные авторы в большинстве случаев не учитывают продолжительности переваривания пищи и не указывают время сбора материала на питание, что имеет большое значение в анализе этого вопроса. В.С.Ивлев [74] подчеркивал, что индекс наполнения может быть интерпретирован как показатель интенсивности питания лишь при знании скорости пищеварительных процессов.

При изучении питания султанки в экспериментальных и естественных условиях было установлено [122], что минимальному индексу наполнения может соответствовать максимальная физиологическая накормленность рыбы. Наличие высокой накормленности рыбы при низких значениях индексов подтверждалось ростом султанки. Так, летом процесс переваривания пищи происходил настолько быстро, что несмотря на повышение общей интенсивности потребления, пища не успевала накапливаться в желудке, и индексы наполнения в это время очень низкие [122].

Д.А.Пановым [178] выявлено, что по мере снижения численности потребляемых форм в экспериментальных условиях в пище личинок леща увеличилось содержание более крупных организмов, а индексы наполнения кишечных трактов не менялись до определенного предела. На этом основании автор утверждает, что судить об обеспеченности пищей личинок леща только по индексам наполнения кишечников, не учитывая другие показатели, неправильно.

Многими исследователями, изучающими питание личинок морских рыб, установлено, что в темное время суток они не питаются [40, 46 — 49, 127, 202, 209, 211, 274 и др.]. Это необходимо учитывать при суточных сборах материала для их питания. Вычислять средний индекс потребления для личинок морских рыб необходимо исходя из количества питающихся личинок в светлое время суток.

У личинок сельдеобразных и других видов рыб, имеющих кишечник в виде длинной прямой трубки, в светлое время суток

очень часто в кишечниках нет пищи или она представлена аморфной массой. Для них следует средний индекс вычислять с учетом только тех личинок, в кишечнике которых содержится пища.

Для личинок, имеющих спиралевидный кишечник (ставрида, горбыль, морские мыши и др.), количество личинок с пустыми кишечниками в светлое время суток встречается редко (3-7%). В данном случае средний индекс рекомендуется вычислять для всех личинок, питающихся и непитающихся.

Индексы потребления личинок могут отражать тенденцию изменения интенсивности питания. Это было отмечено у воibly Северного Каспия.

Для личинок черноморской хамсы также выявлен общий характер изменения индексов потребления и величин суточных рационов. Для получения этих данных необходимо материал по питанию собирать на многосуточных станциях через 1-2 ч. Качественный состав пищи в этот период не должен существенно различаться. Сравнивать индексы потребления и суточные рационы у соответствующих размерных групп животных по районам, сезонам, в разные годы можно в том случае, если был сходный состав пищи, близкие средние температуры.

### 3. Суточный ритм питания

Суточная периодичность многообразных биологических процессов установлена на животных и растительных организмах различного уровня филогенетического развития. Живые организмы обладают внутренней, передающейся по наследству, способностью измерять время. Работа эндогенных "биологических часов" в оптимальных условиях коррелирует с периодическими процессами, протекающими во внешней среде [7]. Следовательно, суточный ритм любого биологического процесса, в том числе и питания, определяется как внутренними причинами (возрастом животных, скоростью обмена веществ, величиной пищевых потребностей и др.), так и внешними (температурой воды, качественным составом и количеством пищевых организмов, их доступностью, прессом хищников и т.д.).

На основании изучения суточной ритмики питания в естественных условиях можно получить представление о некоторых моментах поведения рыб [25, 64, 80, 225, 233, 234 и др.], определять размеры суточных рационов [103, 158, 205, 221, 235, 241 и др.].

Для изучения суточной ритмики питания в естественных ус-

ловиях материал собирают на многосуточных станциях (см. II). Пробы обрабатывают за каждый час наблюдений, устанавливают реконструированный вес пищевого комка. Вес личинок, мальков и съеденной пищи выражают в миллиграммах. Полученные результаты заносят в специальные карточки (образцы - в "Методическом пособии"... [141], стр. 54, табл. I2 и I3). После того, как суточные станции обработаны полностью, карточки с данными по питанию раскладывают по возрастным группам, последовательно по времени от начала питания после ночного перерыва. Основные результаты переносят в журнал отдельно для каждой группы личинок или мальков. Образец записи результатов:

Дата	Время	Температура воды	Размер личинок, мм	Вес личинок, мг	Вес пищи, мг	Средний индекс потребления, %
------	-------	------------------	--------------------	-----------------	--------------	-------------------------------

В пределах каждой возрастной группы в соответствии с продолжительностью переваривания (п. 4) объединяют отдельные периоды наблюдений и для этих отрезков времени вычисляют средний индекс потребления пищи (п. 2). Например, если после ночного перерыва личинки начали питаться в 5 ч, и продолжительность переваривания пищи при данной температуре составляет 3 ч, то средний индекс потребления рассчитывают, объединяя данные за каждые последующие 3 ч, т.е. находят средние размеры и средний вес личинок и пищевых комков за периоды: 5-7; 8-10; 11-13 ч и т.д. По полученным средним величинам рассчитывают индексы потребления.

Ритмику питания принято изображать графически. В системе координат на оси "у" откладывают величины индексов потребления (в ‰) на оси "х" - время. Графики дают очень наглядное представление об изменении интенсивности питания в течение суток. Если на оси "у" отложить вес пищевого комка, выраженный не в индексах потребления, а в процентах веса тела, а на оси "х" - время в соответствии с продолжительностью переваривания пищи, то сумма весов пищи за каждый отрезок времени в течение суток может в приближенном значении характеризовать величину суточных рационов.

В экспериментальных условиях данные по суточной ритмике питания можно получить при определении величины суточных рационов методом прямого учета потребляемой пищи (п. 5).

Для этого фекальные комки отбирают не в общую, а в отдельные пробы через интервалы, равные продолжительности переваривания пищи. Обработку проб производят по общепринятой методике. Суточный ритм питания и активность личинок, мальков и пищевых организмов определяются их биологией и тесно связаны со сменой дня и ночи. Известно, что большинство пелагических личинок рыб, потребляющих планктонные организмы, ночью не питаются [33, 34, 40, 46-50, 127, 134, 169, 202, 209, 211, 213, 216, 221, 252, 266, 271, 274, 275, 292 и др.]. Ночной перерыв в питании может быть вызван разными причинами.

У личинок сельдей основным органом чувств при добывании пищи является зрение, в темноте они не видят и прекращают питание. Это предположение было проверено в экспериментальных условиях. В ярко освещенных аквариумах личинки питались в ночное время, тогда как в неосвещенном помещении питание, как обычно, прекращалось с наступлением темноты и возобновлялось с рассветом [221]. Отмечают недоступность пищи из-за низкой освещенности [29]. Личинки камбал не питаются ночью как в естественных, так и в экспериментальных условиях [292]. В то же время личинки многих рыб, не питающиеся в темное время в естественных условиях, в эксперименте питаются, но с меньшей интенсивностью [46, 100, 127 и др.]. Возможно, одной из причин прекращения питания ночью личинок и молоди некоторых рыб является повышение активности зоопланктонных форм в это время суток. Многие планктонные животные, которые имеют большое значение в питании личинок, характеризуются четко выраженными вертикальными миграциями [85, 93, 155, 185, 222, 232, 264 и др.]. Непосредственные подводные наблюдения за поведением мигрирующих зоопланктеров показали, что 50% из них в дневное время распределяются в нижних слоях и мало активны [247]. *Calanus finmarchicus* днем опускается в нижние слои и перестает питаться, его активность по сравнению с ночным временем резко понижена [222, 223]. Слабо выраженное или полное отсутствие питания и малая активность в дневное время отмечена у мигрирующих рачков в Черном море [187, 188]. Зоопланктеры со слабо выраженными миграциями также более интенсивно питаются и, следовательно, более активны в ночные часы. По сравнению со светлым временем суток [101]. Отмеченные особенности поведения зоопланктонных организмов свидетельствуют о понижении их активности в светлое время суток. Возможно, что по этой причине в это время

они являются более легкой добычей для личинок и молоди рыб. Отсутствие ночного питания может быть вызвано потребностью в покое или сне, как это наблюдается у многих животных. Выживание личинок *Blennius pholis*, *Centrolophus gualletus* при кормлении науплиусами артемии в экспериментальных условиях резко увеличивалось в том случае, если аквариумы попеременно освещали и затемняли. После состояния покоя в темноте личинки становились более активными на свету и интенсивно питались. При условиях постоянной темноты или при постоянном освещении они погибали [283]. Личинки воibly активно передвигаются в светлое время суток, а ночью находятся в состоянии покоя [III]. Некоторые пелагические рыбы также ночью не питаются и держатся неподвижно у поверхности воды [69,70]. Прекращение питания ночью у некоторых видов связано с переходом на оборонительное поведение. Сеголетки сельди вечером совершали горизонтальные миграции в сторону берега и держались плотными стаями среди фукусов, так как со стороны моря за ними охотились крупные сельди и корюшки [29].

В зависимости от особенностей потребляемых организмов питание некоторых личинок и молоди рыб приурочено к ночному времени, многие из них питаются круглосуточно. Личинки *Lolax vulgaris* поедают *Temora longicornis* только ночью [274,275]. Молодь глоссы наиболее интенсивно питалась в ночные часы, когда основным кормом ей служили полихеты [235]. Круглосуточным питанием характеризуются личинки плотвы размером 9-10 мм [33, 34], молодь ставриды [203], молодь сими [24], личинки трески [31].

Характер изменения интенсивности питания в значительной степени варьирует у личинок разных рыб. Для личинок выявлены одно- двух- и трехвершинные кривые изменения интенсивности потребления пищи. Один максимум в 16 ч отмечен у личинок сахалинской сельди [194]. Для личинок сем. *Callionymidae* установлен один растянутый дневной пик с 10 до 15 ч [53]. Два периода максимального наполнения кишечника в утренние и вечерние часы наблюдались у личинок проходных сельдей р. Волги [221], личинок азовской тюльки [129,169], азовской хамсы [38,52], черноморской хамсы [47,175]. Четко выраженный ритм питания выявлен у личинок хамсы в морях Средиземноморского бассейна. Кривая изменения суточного ритма этих личинок характеризуется двумя максимумами интенсивного питания - в утренние и вечерние ча-

сы. Характер кривых, определяющих суточный ритм, оставался постоянным в течение ряда лет [47, 48]. Три максимума при высокой интенсивности питания в течение светлого времени суток наблюдалось у личинок сем. *Cobidae* [46], личинок салаки Рижского залива [125] и балтийской трески [31].

О причинах суточной периодичности питания рыб в настоящее время нет единого мнения. Было высказано предположение, что определенное стимулирующее влияние на суточную ритмику оказывают поляризованные лучи, количество которых преобладает утром и вечером [221]. Большое значение придается фактору освещенности. Изменение суточных ритмов питания и активности личинок рассматривается как адаптация к изменяющимся условиям доступности пищевых организмов (хищники первого и второго порядка) в зависимости от освещенности [28, 91, 92, 194].

Ритмику питания также объясняют насыщением рыб и временем, необходимым для переваривания пищи [36, 80, 242]. Суточные изменения в потреблении пищи перкариной определяются ее адаптацией к питанию той добычей, которую она может поймать в разное время суток с наименьшей затратой энергии, а также физиологическим ритмом, в частности, скоростью переваривания [80]. Ритм питания баренцевоморской трески зимой, в полярную ночь, когда нет воздействия света, зависит от первоначального захвата корма и последующей длительности его переваривания [226].

Некоторые исследователи связывают ритмику питания с миграциями планктона [85, 90, 95, 170, 171, 205]. В.И.Олифан [171] высказала предположение, что суточный ритм питания определяется вертикальными миграциями планктона, который служит для них пищей. Ряд авторов ритмику питания объясняют изменяющейся доступностью пищевых организмов и физиологическим состоянием потребителя [1, 80, 90, 159, 160, 161, 205, 216]. Б.П.Мантейфель и др. [132] пришли к заключению, что суточные ритмы питания и активность хищников зависят от их пищевых взаимоотношений в "триотрофе".

Приведенный далеко не полный перечень литературных данных, касающихся анализа суточного ритма питания, показывает необходимость систематических разносторонних исследований для выяснения механизма этого сложного биологического процесса.

#### 4. Определение продолжительности переваривания пищи

Для расчета рациона по данным среднесуточного наполнения

пищеварительного тракта необходимо определить продолжительность переваривания пищи. Этот параметр характеризуется временем, необходимым для переваривания пищи разового наполнения кишечника (или желудка) от начала захвата корма до полной дефекации. Под разовым наполнением или разовой порцией пищи понимают среднее количество пищи в кишечнике (желудке), стенки которого не растянуты, пищевые организмы расположены плотно, без просветов между ними. Следует иметь в виду, что для выражения этой характеристики в литературе до настоящего времени употребляют два термина: "скорость переваривания" и "продолжительность переваривания" пищи. Н.Я. Липская [121] показала, что эти термины не идентичны. Под скоростью обычно понимают процессы, происходящие в единицу времени, а в данном случае исследователь определяет общую длительность пребывания порции корма в пищеварительном тракте. Скорость и продолжительность переваривания пищи находятся в обратной зависимости: чем больше скорость переваривания, тем меньше продолжительность ее пребывания в пищеварительном тракте. Таким образом, термин "продолжительность переваривания" полностью отражает содержание определяемого параметра. На продолжительность переваривания пищи влияют абиотические и биотические факторы: температура воды, количество растворенного кислорода, освещенность, возраст, размер и мера насыщенности животных, количество и качественный состав пищи в окружающей среде и др. В зависимости от поставленной задачи продолжительность переваривания изучают при изменяющихся условиях температуры, освещенности, при значительных колебаниях количества съеденной пищи и т.д. Продолжительность переваривания пищи можно определить по наблюдениям в естественных и экспериментальных условиях.

Определение продолжительности переваривания пищи в естественных условиях. Непосредственно в море можно определить продолжительность переваривания пищи у личинок и молоди, имеющих прозрачное тело и прямой кишечник (например, у представителей сем. *Clupeidae*, *Engraulidae*). Определение продолжительности переваривания пищи основывается на знании суточного ритма питания и состоит в прослеживании местоположения пищевого комка в кишечниках от момента захвата пищи до дефекации. Материалом для таких определений служат круглосуточные сборы ихтиопланктона через короткие промежутки времени в одном и том же микрорайоне.

Рассмотрим последовательное продвижение пищевого комка по кишечнику на примере личинок хамсы (рис.29 - 38 , увеличение 8 x 10). Ночью личинки не питаются, 100% личинок имеют прозрачные кишечники со спавшимися стенками (рис. 29). Потреблять корм они начинают в 5-5 ч 30 мин. В это время у 70% личинок в передней части средней кишки содержатся пищевые организмы (науплиусы *Copepoda*, взрослые формы *Oithona nana* и копеподиты *Acartia clausi*). Видовую принадлежность проглоченных форм легко установить вследствие прозрачности стенок кишечника личинок хамсы. У личинок длиной 3,6-4,0 мм в передней части средней кишки находятся два-три науплиуса размером 0,07-0,09 мм. Науплиусы, съеденные в первую очередь, частично переварены. Размеры их увеличены в результате набухания (рис.30). У личинок длиной 6-7 мм в кишечниках по одной взрослой особи *Oithona nana* и *Acartia clausi* (рис.31).

6-6 ч 30 мин. Все 100% личинок с полными кишечниками. Пищевые комки из переднего отдела средней кишки продвинулись во всасывающий отдел (рис.32-34). Крупные организмы в кишечниках личинок длиной 6-7 мм сохранили свою структуру и хитин, но стали более прозрачными. Часть мелких науплиусов, захваченные в начале питания, переварены до аморфной массы, состоящей из остатков хитина и отдельных, сильно переваренных частей тела (рис.33). При таком состоянии пищевых организмов установить их видовую принадлежность трудно. Аморфная масса сосредоточена в заднем отделе средней кишки.

7-7 ч 20 мин. У личинок, захвативших мелких науплиусов, пищевой комок в виде аморфной массы равномерно распределен по всему всасывающему отделу. Кишечники вздуты. Участки кишечника, где находится аморфная масса, не прозрачны, имеют темный оттенок (рис.35). У личинок длиной 6-7 мм, захвативших по одному крупному организму *Oithona nana* или *Acartia clausi*, пищевой комок располагается в конце заднего отдела средней кишки, организмы не переварены до аморфной массы (рис.36).

8 ч 25 мин - 8 ч 30 мин. Аморфная масса в кишечниках уплотнилась и продвинулась в заднюю кишку. Личинки вновь начали захватывать корм. У 60% личинок во всасывающем отделе появились свежепроглоченные кормовые организмы (рис.37-38).

Аморфное состояние пищевого комка характеризует окончание процесса переваривания. Продвижение пищи по кишечнику от момен-



Рис.29. Кишечный тракт личинки в ночное время.



Рис.30. Кишечный тракт личинки, начавшей питаться мелкими организмами после ночного перерыва в питании.



Рис.31. Кишечный тракт личинки, начавшей питаться крупными организмами после ночного перерыва в питании (5ч 25мин - 6ч).



Рис.32. Пищевой комок, состоящий из крупных копепод, продвинулся из секреторного отдела кишечника во всасывающий (6ч 32мин).



Рис.33. Пищевой комок, состоящий из мелких науплиусов, при движении из секреторного отдела во всасывающий (6ч 32мин).



Рис.34. Яйца копе-  
под в кишечнике ли-  
чинки, не потеряв-  
шие форму, но став-  
шие более прозрач-  
ными в конце всасы-  
вающего отдела (6ч  
32мин).



Рис.35. Кишечник ли-  
чинки, содержащий  
аморфную массу (6ч  
57мин - 7ч 20мин).

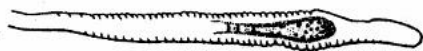


Рис.36. Крупные  
копеподы в кишечни-  
ке личинки, не пе-  
реваренные до аморф-  
ной массы (6ч 57мин-  
7ч 20мин).

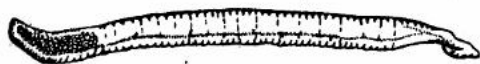


Рис.37. Аморфная  
масса в кишечнике  
личинки, уплотнив-  
шаяся и продвинув-  
шаяся в заднюю киш-  
ку (8ч 25мин - 8ч  
30мин).



Рис.38. Дефекация  
аморфной массы не  
окончена полностью.  
Личинка вновь ста-  
ла захватывать пи-  
щу.

та захвата до образования аморфной массы при температуре 23°C происходит примерно за 2-2,5 ч. Эти данные сходны с данными по продолжительности переваривания пищи, полученными в экспериментальных условиях. Отметим, что для личинок волжской сельди, которые также питаются мелкими копеподами, продолжительность переваривания пищевого комка в экспериментальных условиях при средней температуре 23°C составляет 2 ч 23 мин [221].

У мелких личинок черноморской хамсы, захвативших крупные организмы, которые не перевариваются до аморфной массы, новый захват пищи начинается только после полной дефекации. Такие личинки с пустыми кишечниками в период активного питания встречаются в часы, когда процесс переваривания предыдущей порции окончен, а новый захват пищи не наступил. Крупные личинки хамсы переваривают до аморфной массы и такие организмы, как *Oitona lapa* и *Acartia clausi*.

Результаты наблюдений как в экспериментальных, так и в естественных условиях показали, что личинки хамсы захватывают пищу через относительно большой интервал и новый захват наступает только после эвакуации переваренных остатков из кишечника. Продолжительность переваривания пищи у личинок, имеющих петлевидно или спиралевидно изогнутые кишечники, таким методом определить нельзя.

Определение продолжительности переваривания пищи в экспериментальных условиях. Для определения продолжительности переваривания пищи пользуются методом частых вскрытий рыб, выловленных в водоеме и отсаженных в аквариум, который заключается в том, что вылавливают массовое количество исследуемых рыб, одну часть (25-30 экз.) вскрывают и устанавливают качественную характеристику содержимого пищеварительного тракта; другую часть отсаживают в аквариум без пищевых организмов и через известные промежутки времени вскрывают для анализа содержимого, пока не будет установлено полное освобождение пищеварительного тракта. Несмотря на некоторую неточность определения скорости переваривания, этим методом можно получать в известных пределах надежные данные для некоторых рыб, применение другой методики для которых затруднено. Однако отметим, что для расчета рационов нельзя пользоваться данными по продолжительности переваривания, полученными этим методом. Известно, что при отсутствии кормовых организмов процесс пищеварения замедляется и пища более длительное время находится в

кишечнике [81,82]. Продолжительность переваривания пищи у личинок и мальков рыба, содержащихся в корме, составляла 2 ч, а при отсутствии пищевых организмов эвакуация переваренных остатков замедляется в 2,5–3 раза [128]. Неоднократными опытами установлено, что у мальков бычка-кругляка, зубарика, ставриды переваривание пищи при отсутствии пищевых организмов происходит в 1,5–2 раза медленнее, чем при непрерывном питании. Продолжительность переваривания пищи является важным параметром для расчета суточных рационов и от точности его определения зависит получение близких к истине величин суточного потребления пищи. При отсутствии корма время переваривания съеденной пищи увеличивается, а рационы, рассчитанные на основании этих данных, будут в значительной степени занижены. Например, Е.П. Цуникова [231] определила продолжительность переваривания пищи у личинок судака при отсутствии пищевых организмов и рассчитала суточные рационы (табл.2, с. 873). О том, что полученные рационы были занижены, свидетельствовал тот факт, что приведенные в этой же таблице величины приростов в ряде случаев были выше рационов. Продолжительность переваривания пищи у личинок и мальков рыб следует определять только при содержании их в корме.

Перед определением продолжительности переваривания устанавливают время, в течение которого происходит заполнение пищевой кишечника (желудка) и величину разовой порции пищи.

Определение времени заполнения кишечника пищей. Постановка опытов заключается в следующем. Группу мальков (100–120 экз.) выдерживают без пищи несколько часов для освобождения пищеварительного тракта от пищевых остатков. Так, у мальков ставриды и зубарика полное освобождение желудка и кишечника от пищи при температуре 22–23° С происходит за 6–8 ч (продолжительность выдерживания без пищи зависит от температуры воды, видовых особенностей и размера животных, количества пищи в кишечнике и др.). После освобождения пищеварительных трактов в аквариум, где содержатся животные, в избытке вносят корм. В качестве корма обычно используют организмы, которые составляют основу питания личинок или мальков в естественных условиях. Для определения времени и степени заполнения желудка или кишечника производят отбор проб (по 10–15 экз. мальков),

сначала через 5, затем через 10, 15, 30, 45 мин и т.д., считая от времени внесения корма. Отобранных мальков сразу же фиксируют 4-процентным формалином. Каждую группу обрабатывают отдельно. При вскрытии кишечника записывают продвижение пищи и степень заполнения разных отделов. Если у малька уже оформлен желудок, то при последовательной (по времени отбора проб) обработке необходимо проследить за его наполнением. Изменение объема желудка четко прослеживается в процессе постепенного наполнения пищей: очень плотные "толстые" стенки желудка по мере поступления пищи растягиваются и при максимальном наполнении становятся тонкими и почти прозрачными. Наблюдаемые изменения подробно описывают в дневнике, отмечая время, прошедшее от начала питания.

После вскрытия в кишечнике или в желудке каждого малька пищевые организмы определяют, измеряют, затем по таблицам средних весов находят их вес и определяют общий вес пищевого комка. Данные экспериментальных наблюдений вносят в таблицу (образец записи в табл. 4).

Из данных таблицы следует, что в течение часа все отделы кишечника заполняются пищей. Это средние показатели. Следует иметь в виду, что возможны значительные индивидуальные вариации как по времени, так и по степени заполнения кишечника (желудка). У личинок рыб (в связи с тем, что трудно иметь массовый материал по одновозрастным группам) временем, в течение которого заполняется кишечник, нужно считать период от начала захвата пищевых организмов до выделения первого фекального комка.

Определение разовой порции пищи. Для определения разового среднего наполнения кишечника личинок и мальков с освобожденными от пищи кишечниками (15-25 экз.) отражают в сосуды с кормом на время, которое потребуется для их наполнения. (Например, у мальков ставриды и кефали размером 12-20 мм при температуре воды 23-24° С пищеварительный тракт заполнялся за 14-14 20 мин). После этого животных фиксируют 4-процентным формалином, вскрывают и определяют вес пищи. Разовую порцию пищи у личинок, поскольку вес ее чрезвычайно мал, рассчитывают по реконструированному весу пищевых организмов. У мальков можно определить вес пищи также по реконструированному весу, но этот метод трудоемкий, поскольку разовая порция пищи у них большая.

## Продолжительность заполнения кишечника пищей

Время	Ко- личе- ство маль- ков	Размер, мм	Средний вес, мг	Средний вес пищи		Местоположе- ние пищи	Сохранность пищевых ор- ганизмов
				мг	% от веса тела		
13 <sup>30</sup> - 13 <sup>35</sup>	10	13,1-15,3	24,35	0,18	0,74	В начале 1-го	Не переварены
13 <sup>30</sup> - 13 <sup>40</sup>	10	13,5-16,0	26,60	0,35	1,35	- " -	- " -
13 <sup>30</sup> - 13 <sup>45</sup>	10	13,4-15,1	25,33	0,64	2,52	1-й	- " -
13 <sup>30</sup> - 14 <sup>00</sup>	10	14,5-18,1	34,17	1,54	4,14	1-й и две тре- ти второго	Не переваре- ны и полупе- рварены То же
13 <sup>00</sup> - 14 <sup>15</sup>	10	14,5-16,0	33,66	1,72	5,12	1-й и 2-й	То же
13 <sup>30</sup> - 14 <sup>30</sup>	10	13,5-17,0	31,50	1,09	3,47	1,2,3-й	Не переваре- ны. Полупереваре- ны и перева- рены
13 <sup>30</sup> - 14 <sup>45</sup>	10	13,0-15,5	26,10	0,95	3,64	1,2,3-й	То же

Поэтому у мальков размером более 15–20 мм вес пищи определяют непосредственным взвешиванием или по разнице веса желудка с пищей и без нее.

Определение продолжительности переваривания пищи. У личинок и мальков (не имеющих желудка) продолжительность переваривания пищи определяют методом "прокладки" [81,83]. В качестве "прокладки" используют окрашенные пищевые организмы, которые сохраняют цвет в фекальных комках или специально отобранные компоненты, которых не было в составе ранее предлагаемой пищи. Постановка опытов заключается в следующем: подопытных животных выдерживают без пищи для освобождения кишечника. Кормовые объекты (науплиусы и копеподитные стадии копепода для личинок и разные виды половозрелых копепода для мальков) содержат 20–30 мин в морской воде, слабо окрашенной нейтральротом, в течение этого времени зоопланктеры приобретают интенсивную окраску. В каждый сосуд, где содержится одна личинка (малек), вносят несколько окрашенных рачков, что облегчает установить время первого захвата (при избытке пищи заметить этот момент трудно). Для проведения опытов применяют выпаривательные чашки объемом 150–300 мл. Диаметр дна у таких чашек значительно меньше, чем верхняя поверхность, что очень удобно при сборе фекалий (цилиндрическая форма сосудов для этих опытов непригодна). Отмечают начало питания животных, затем в сосуды вносят новые порции пищевых организмов. Личинок и мальков выдерживают в окрашенном корме в течение времени, необходимого для заполнения кишечника, затем окрашенный корм быстро выбирают и вносят неокрашенные зоопланктеры. Фекальные комки по мере их выделения отбирают, записывают время, просматривают под бинокуляр и фиксируют 4-процентным формалином. Появление первого неокрашенного фекалия свидетельствует о том, что разовая порция пищи переварена. За продолжительность переваривания принимают время от начала захвата пищевых организмов до выделения последнего окрашенного фекального комка (одна порция пищи выделяется несколькими фекальными комками). В каждом опыте все фекальные комки отбирают, фиксируют, пищевые организмы подсчитывают для установления веса пищи, которая была переварена.

Вместо окрашенных пищевых организмов в качестве "прокладки" можно применять любой вид корма, которого не было в сосу-

дах во время заполнения кишечника. Очень удобно для этой цели использовать яйца и науплиусы артемии. Результаты опытов заносят в журнал:

Температура воды T, °C	Размер малька, мм	Вес малька, мг	Начало питания	Выделение первого фекального комка	Выделение последнего фекального комка	Продолжительность переваривания	Вес разовой порции	
							мг	% от веса тела

Методом "прокладки" нельзя определить продолжительность переваривания пищи, если в желудке она частично перемешивается [127, 128]. Рационы в этом случае рассчитывают другими методами (п. 5). Продолжительность переваривания пищи можно определить радиоуглеродным методом [179].

Данные по продолжительности переваривания пищи личинками и молодь рыб приводятся во многих работах [46, 47, 128, 205, 221, 246, 254, 255, 256, 271, 286, 287, 290 и др.].

#### 5. Определение суточных рационов и пищевых потребностей у личинок и мальков рыб

Одна из основных задач при изучении питания - определение количества потребленной пищи. Эта характеристика используется для оценки кормности естественных водоемов, анализа пищевых взаимоотношений населяющих их организмов, знание рационов необходимо также при разработке биологических основ морской аквакультуры.

Мерой интенсивности питания служит количество пищи, потребляемое в единицу времени - рацион [74, 239]. В зависимости от поставленной задачи рассчитывают суточные, месячные и годовые рационы. В настоящее время о суточных рационах личинок данных немного и в большинстве случаев они получены для личинок промысловых рыб [3, 47, 49, 112, 125, 128, 143, 205, 211, 220, 221, 241, 254, 255, 271, 284, 286 и др.]. Суточные рационы определяют разными методами, наиболее общеприняты следующие: а) по среднесуточному наполнению пищеварительного тракта, времени питания в течение суток, продолжительности переваривания разовой порции пищи; б) прямым учетом съеденной пищи; в) по количеству потребляемого и выделяемого азота; г) по интенсивности

потребления кислорода, приросту с учетом усвояемости пищи ; д) радиоуглеродным методом. Каждый из перечисленных методов имеет свои преимущества и недостатки, поэтому для получения наиболее достоверных данных по суточным рационам определение производят параллельно несколькими методами. Рассмотрим эти методы.

Определение рациона по среднесуточному наполнению пищеварительного тракта. Расчет рациона этим методом основан на наблюдениях в естественных и экспериментальных условиях. Среднесуточное наполнение кишечника (желудка) определяют по наблюдениям в естественных условиях. Для этого по карточкам обработки личинок (мальков) на питание суммируют веса пищевых комков, полученные за каждый час суток, затем находят средний вес пищевого комка. Расчет среднесуточного наполнения пищеварительного тракта производят отдельно для каждой возрастной группы. При этом надо учитывать, что в течение суток личинки питаются с разной интенсивностью, поэтому за каждый час наблюдений суммируют равное количество пищевых комков. Личинки многих морских рыб ночью не питаются, поэтому при определении величины среднего наполнения кишечника учитывают только время, в течение которого личинки потребляют пищу.

Время питания за сутки устанавливают по наблюдениям в естественных условиях на основании вскрытия пищеварительных трактов. Мальки некоторых морских рыб питаются круглосуточно [201]. Отметим, что установление питания ночью должно основываться на тщательном анализе содержимого пищеварительного тракта. Только присутствие и преобладание в пищевом комке организмов хорошей сохранности свидетельствует о потреблении пищи ночью. Личинки морских рыб - хамса, ставрида, морской карась и др. - начинают питаться с пяти, чаще с шести часов утра и прекращают захват пищевых организмов в 21-22 ч, т.е. они питаются в течение 15-16 ч. Продолжительность переваривания разовой порции пищи устанавливают в экспериментальных условиях (п.4).

Расчет рациона у животных с круглосуточным питанием производят по формуле Байкова (Байков [248]:  $R = a \frac{24}{k}$ , где  $R$  - рацион,  $a$  - среднесуточное наполнение желудка (кишечника);  $k$  - продолжительность переваривания пищи. Используя для расчета формулу Байкова, необходимо учитывать биологические особенности

изучаемого вида. Поэтому в нее вводят поправки [10, 11, 98]. Необходимость внесения поправок в формулу Байкова с учетом биологических особенностей рыб рассматривается в "Методическом пособии..." [141].

Для определения рационов личинок и молоди, имеющих перерыв в питании, применяют несколько измененную формулу Байкова [128, 221]. Расчет производят по формуле  $R = a \frac{24 - t}{\pi}$  ( $t$  - время, в течение которого личинки не питаются). Среднесуточное наполнение кишечника у личинок ставриды размером 7 - 8 мм соответствует разовой порции пищи и составляет 3% веса тела. Продолжительность переваривания пищи при температуре 22°C - 2 ч. Ночью личинки не питаются, перерыв в питании - 8 ч. Суточный рацион, определенный по формуле, составил 24% сырого веса тела ( $R = 3 \frac{24 - 8}{2}$ ). Положительная сторона метода - в простоте получения необходимых параметров: два первых получают при изучении питания и не требуют специального определения, постановка опытов для получения третьего - несложна. Недостаток этого метода - трудоемкость обработки экспериментальных данных.

Абсолютные величины суточных рационов выражают в весовых показателях (сырого и сухого веса) или в калориях. Наиболее удобны при сопоставлении количественных показателей питания животных разных видов и размеров относительные величины рационов, выраженные в процентах сырого, сухого или в энергетических эквивалентах веса тела. Методика определения сырого и сухого веса изложена ниже. Методы определения калорийности вещества тела животных и их сравнительная оценка детально изложены в книге "Методы определения продукции водных животных" [140, гл. 2].

Определение рациона методом прямого учета потребляемой пищи. Перед постановкой опыта животных выдерживают без пищи в течение времени, необходимого для полной эвакуации пищи из кишечника. Более продолжительное предварительное голодание (в течение 1-3 суток) у одних видов приводят к увеличению потребления пищи [46, 180, 230], у других - к уменьшению [215].

Постановка опытов. Одноразмерных личинок рассаживают по 2-3 экз. в каждый сосуд; мальков, которые в природе держатся одиночно, - по одному, а стайных - группами по 2-3 экз. В качестве корма обычно используют организмы, которыми исследуе-

мые объекты питаются в естественных условиях. По мере выедания пищи добавляют новые порции с таким расчетом, чтобы корм всегда был в избытке. При избыточном питании можно получить предельные величины рационов. При обилии пищи животные захватывают пищевые организмы через короткие интервалы, причем отчетливо видно, что в первую очередь они выбирают зоопланктоно крупных размеров. Как только начинают появляться фекальные комки, их сразу отбирают и фиксируют 4-процентным формалином для дальнейшей обработки (при фиксации более слабым формалином организмы легко разрушаются, что затрудняет их идентификацию и измерение). Отбирают и фиксируют фекалии одни-двое суток. Для получения достоверных данных ставят параллельно 10-15 опытов. Пищевые организмы в фекальных комках определяют, измеряют и подсчитывают, вес потребленной пищи за сутки рассчитывают методом реконструированных весов. Рационы молоди, объектами питания которых служат крупные формы (личинки полихет, гаммарусы и др.), определяют по разнице веса заданного и оставшегося в сосуде не потребленного корма. После окончания эксперимента подопытных животных анестезируют в растворе уретана и взвешивают. Преимущество метода - простота и возможность его применения в любых условиях. Недостаток - трудоемкость. Этот метод наиболее доступен и приемлем для определения рационов у личинок, так как их суточные рационы невелики и подсчет большого количества проб не вызывает затруднений. Определение этим методом рационов у молоди очень трудоемко, особенно при необходимости постановки большого количества опытов. В этом случае для ускорения просчета фекалий можно применить общепринятую методику обработки зоопланктонных проб. Достоверность определения рационов зависит от точности измерения и полноты данных средних весов потребляемых пищевых организмов.

Определение суточного рациона по балансу азота. В настоящем "Методическом пособии..." мы ограничиваемся только упоминанием этого метода, который широко применяется исследователями при изучении количественных показателей питания у пресноводных рыб. Сущность и методика постановки балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб, химический анализ проб и расчет баланса азота и пищевого рациона детально описаны в "Руководстве по методике исследования физиологии рыб" [84] и в

"Методическом пособии по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях" [141].

Впервые на морских рыбах (у сеголетков и старших возрастных групп азовской хамсы) рационы по балансу азота определил Г.Е. Шульман [240]. Н.И. Ревина (204) при помощи балансовой методики определила уровень азотистого обмена у сеголетков ставриды и рассчитала их пищевой рацион, который составил 33% от веса тела. Эта величина довольно близка к величине суточных рационов молоди ставриды, рассчитанных методом непосредственного учета пищи и по интенсивности потребления кислорода [215].

Суточные рационы по балансу азота можно определить только у мальков. Для определения рациона у личинок морских рыб этот метод не приемлем, так как они не живут длительное время в экспериментальных условиях. Их небольшой вес не позволяет получить необходимые набески для одноразмерных групп личинок.

Расчет суточного рациона и пищевых потребностей рыб по интенсивности поглощения кислорода, приросту и усвоению пищи. Для определения суточных рационов пользуются прямыми методами, а пищевые потребности можно установить только косвенным путем. Одним из хорошо разработанных методов определения пищевых потребностей служит респирационный метод. Интенсивность поглощения кислорода определяют в лабораторных условиях и полученные данные используют для расчета пищевых потребностей [71, 98, 104, 106, 107, 109, 123, 138, 139]. Для расчета интенсивности поглощения кислорода можно также воспользоваться установленной зависимостью между величиной обмена и весом тела [22]. Эта зависимость выражена степенной функцией  $Q = aW^k$ , где  $W$  — вес животного; коэффициент  $a$  — количество кислорода, поглощенного животным, имеющим вес 1 г. Коэффициент  $k$  показывает скорость изменения величины обмена в зависимости от увеличения веса рыбы. На основании обобщения и анализа большого материала Г.Г. Винберг выразил зависимость интенсивности обмена от веса тела при 20°С уравнением  $Q = 0,297 W^{0,81}$  (1) для пресноводных рыб, для морских —  $Q = 0,321 W^{0,79}$  (2). Значения коэффициентов  $a$  и  $k$ , установленные для отдельных видов рыб, приведены в "Методическом пособии..." [141, с. 127]. Там же дана таблица температурных поправок и ее применение.

Пример расчета рациона. По экспериментальным наблюдениям

мальки ставриды размером 11,5 мм и весом 17 мг поглощают 0,023 мл  $O_2$  экз.<sup>-1</sup> ч.<sup>-1</sup>. За сутки - 0,023 x 24 = 0,552 мл  $O_2$  экз.<sup>-1</sup>. Величины обмена, выраженные в миллиметрах поглощенного кислорода, можно представить в виде трат на обмен (Т) путем умножения количества потребленного кислорода на оксикалорийный коэффициент - 4,77 [75]. Принимая, что 1 мл кислорода эквивалентен 4,77 кал ( $\approx 5$  кал), траты на обмен (минимальные пищевые потребности) равны 2,66 кал (0,552 x 5 = 2,66).

Наиболее правильно траты на обмен и приросты выражать в энергетических единицах - калориях. При расчете относительных значений этих параметров вес тела животных также должен быть выражен в однозначных единицах. В настоящее время данных по калорийности тела молодых рыб еще немного, поэтому траты на обмен, приросты и вес тела молодых рыб чаще выражают в единицах сухого или сырого веса. Наименее точный, но самый простой способ получения этих параметров в единицах сырого веса. Для того, чтобы траты на обмен в калориях выразить в сыром весе, исходят из допущения, что калорийность пищи составляет 1 кал·мг<sup>-1</sup> сырого веса. В этом случае для обеспечения энергетического обмена малька ставриды весом 17 мг ассимилирует: 2,66 кал : 1 кал·мг<sup>-1</sup> = 2,66 мг пищи. Принимая величину усвоения, равной 80%, минимальный пищевой рацион мальков ставриды составит  $R_{мин} = \frac{2,66 \times 100}{80} = 3,32$  мг, или 19,5% от веса тела ( $\frac{3,32 \times 100}{17} = 19,5$ ).

Приведенный выше расчет рациона основан на измерении общего обмена у мальков, находящихся в состоянии малой активности (терминология принята по В.С. Ивлеву [76]). Для подвижных рыб средняя интенсивность обмена в природных условиях, по-видимому, выше величин обмена, получаемых в эксперименте. Вопрос этот еще очень мало изучен, поэтому принимают, что, удвоив величины обмена, определенные в эксперименте, получают значения обмена, приближающиеся к средней величине общего обмена у рыб в естественных условиях [22, 141].

С учетом указанной поправки суточный рацион мальков ставриды, который обеспечивает траты на обмен, рост и движение, составит 19,5 x 2 = 39% веса тела (для сопоставления можно отметить, что суточные рационы, определенные у этих мальков прямым методом в условиях избытка пищи, не превышали 34% веса тела). Для наиболее достоверных расчетов рационов и пищевых по-

требностей рыб в экспериментальных условиях определяют энергетические траты на обмен, приросты и усвоение пищи.

Определение энергетических трат на обмен (Т). Энергетические траты на обмен определяют по количеству поглощенного кислорода. Для этого используют разные методы - замкнутых сосудов, манометрический, проточной воды (Винберг [22]). Для изучения энергетических затрат в зависимости от скорости движения также существует целый ряд методов, некоторые из них описаны с введенными модификациями [4 - 6, 77-89 и др.].

При изучении трат на обмен наиболее прост и широко используется метод замкнутых сосудов, сущность которого состоит в изоляции от воздуха определенного объема воды вместе с подопытными животными. Определения проводят на здоровых, активных мальках, голодных или накормленных в зависимости от поставленной задачи. В связи с тем, что за сутки изменяется количество потребляемой пищи и количество энергии, идущее на ее окисление, опыты по определению интенсивности обмена необходимо ставить в разные часы суток. При изучении дыхания у мальков в качестве респирометров служат банки с притертой крышкой объемом 300 мл, в которые можно поместить до 10-12 мальков размером 4-6 мм, весом 4-5 мг и по 1 мальку размером 20-30 мм, весом 17-45 мг. После размещения животных горловину банок затягивают шелковым ситом и через него пропускают тонкие стеклянные трубочки, через которые из протока медленно поступает вода (чтобы не травмировать мальков). Такой же проток дают в две банки без животных, которые служат контролем. Через час проток удаляют, банки плотно закрывают крышками (без пузырьков воздуха!) и притирают их. Респирометры погружают в светлую полиэтиленовую ванну с таким расчетом, чтобы над крышками был небольшой слой воды. При постановке серии опытов температура воды должна быть одинаковой во всех сосудах. Опыт ставят на 2-4 ч. В конце опыта из каждого респирометра отбирают по две пробы воды в пикнометры для определения содержания кислорода, а мальков взвешивают.

Интенсивность дыхания у мелких личинок (1,8 - 2,5 мм) определить трудно, так как они очень нежные, легко травмируются, под проток ставить их нельзя. Постановку опытов производят следующим образом. В сосуде объемом 8-10 л (в зависимости от количества опытов объем воды может быть изменен)

воду аэрируют, тщательно перемешивают и тонким сифоном заполняют респирометры на  $1/3$  (в качестве респирометров используют склянки объемом 100 мл с хорошо притертой пробкой). Затем в каждый респирометр глазной пипеткой с широким концом отсасывают по 30–35 личинок. Такое же количество воды из сосудов, где содержатся личинки, вносят в контрольные респирометры. Затем осторожно через сифон (диаметр 3–4 мм) доливают аэрированной водой до верха, личинки всплывают к поверхности, на несколько минут верхнюю часть респирометров нужно прикрыть черным колпачком, чтобы они опустились вниз, затем колпачок снимают, и респирометр быстро закрывают пробкой. Обычно несколько личинок оказываются раздавленными, что в какой-то степени отрицательно сказывается на результатах, но избежать потерь почти невозможно. Если погибает много личинок, то такие опыты следует исключать. Респирометры закрывают по одному с интервалом не менее 1–2 мин и фиксируют время.

Время экспозиции – 3–4 ч. Обычно продолжительность опыта связана с объемом склянок и количеством испытуемых животных. Основное правило – соблюдение определенных границ убывания кислорода за время опыта, которое не должно быть меньше 5–10 % и не больше 25–30 % от первоначального содержания кислорода. Пробу отбирают сифоном диаметром 3–4 мм, конец которого закрыт газом № 38 или 23. После отбора проб в респирометре прополаскивают газ, так как к нему потоком воды прибывает личинок. Когда проведены все опыты, личинок из каждого респирометра измеряют, просчитывают и взвешивают на торсионных весах до 20 мг, с ценой деления 0,05 мг. Первую серию опытов необходимо сразу подсчитать, чтобы при последующих измерениях потребления кислорода внести коррективы (по количеству личинок, времени экспозиции и др.).

Содержание кислорода в пробах воды определяют по Винклеру. Принцип метода, отбор, фиксация и обработка проб детально описаны Н.С. Строгановым [219]. Количество потребленного кислорода выражают в  $\text{мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ . Недостаток этого метода – определение суммарного потребления кислорода за время опыта. Он также исключает наблюдения за изменением интенсивности дыхания в процессе определения.

Результаты экспериментальных исследований по интенсивности обмена мальков кефали-остроноса и бычка-кругляка показали,

что эти величины колеблются в значительных пределах, поэтому расчеты трат на обмен необходимо производить по осредненным показателям. Ниже рассматриваются осредненные данные по потреблению кислорода, приросту и усвоению пищи, полученные на одних и тех же мальках. Мальки кругляка (93 экз.), имеющие средний вес 8,59 мг, потребляли 0,00253 мм  $O_2$  экз<sup>-1</sup>. ч<sup>-1</sup> (19 опытов). Траты на обмен  $T$  или минимальные пищевые потребности, выраженные в миллиграммах сырого веса, имеют следующее значение:  $T = 0,00253 \times 24 \times 5 = 0,282$  кал = 0,282 мг, калорийность животных - I кал.мг<sup>-1</sup> сырого веса.

Определение прироста (P). В экспериментальных условиях прирост определяют следующим образом. Находят начальный вес животных, для этого их анестезируют в уретане, взвешивают и измеряют. Затем сразу распределяют в отдельные аквариумы в соответствии с весом и ведут наблюдения за приростом в течение разных сроков: 5-10-20-30-60 дней и т.д. Повторные взвешивания с предварительной анестезией не нарушали жизненно важные функции организма. В экспериментах использовали естественный для данного вида корм. Корм вносят ежедневно в 2-3 приема в количестве, несколько превышающем суточные нормы питания. Воду в аквариумах меняют ежедневно или один раз в 2-3-7 дней в зависимости от требований подопытных животных к содержанию кислорода. Дно аквариума и поверхность воды очищают ежедневно. Для увеличения содержания кислорода на время светового дня в аквариум можно поместить кусочек зеленой водоросли (ульва). На ночь водоросли обязательно убирают. Во время наблюдений за приростом определяют суточные рационы прямым методом и интенсивность потребления кислорода через заданные отрезки времени (например, через 5-10-15 дней и т.д.).

После окончания опытов мальков взвешивают для определения конечного веса. По формуле, предложенной Г.Г. Винбергом [22], рассчитывают среднесуточные приросты

$P_{\text{ср}} = \left[ 10 \frac{W_n (19 W_n - 19 W_0)}{n} - 1 \right] \times 100$ , где  $W_0$  - вес в начале опыта;  $W_n$  - вес в конце рассматриваемого периода;  $n$  - продолжительность опыта в сутках. Мальки кругляка, имевшие начальный вес  $W_0 = 5,22$  мг, за 11 дней увеличились в весе  $W_n$  до 9,39 мг. Среднесуточный прирост (P) составил 0,31 мг.

Определение степени усвоения пищи. В настоящее время пользуются осредненными величинами усвоения пищи, принимая, что

усвоенная энергия корма в среднем составляет 80% от валовой энергии рациона [22]. Вследствие того, что различные корма усваиваются не одинаково [71, 83, 96], представляет интерес получение конкретных данных для оценки величины ассимилированной пищи. Усвоение пищи мальками бычка-кругляка определено радиоуглеродным методом. Выяснено, что мальки кругляка ассимилировали 92% потребленной пищи.

Для расчета суточного рациона по описанным трем параметрам Г.Г.Винберг [22] предложил очень удобную и простую схему балансового равенства:  $0,8 R = T + P^*$ , где  $R$  - рацион,  $T$  - траты на обмен;  $P$  - часть рациона, идущая на прирост;  $0,8$  - коэффициент усвоения пищи (в нашем случае он равен  $0,92$ ).

Согласно балансовому равенству  $0,92 R = 0,282 + 0,31$ ;  
 $R = \frac{0,592}{0,92} = 0,640$  мг. Ассимилированная пища ( $A = P + T$ ) составила  $0,592$  мг. Для этих мальков определен суточный рацион методом прямого учета съеденной пищи, который составил  $R = 0,869$  мг, а ассимилированная пища  $A = 0,92 \times 0,869 = 0,79$  мг. Таким образом, рацион, полученный прямым методом ( $R = 0,781$  мг,  $A = 0,781$  мг), был выше пищевых потребностей, рассчитанных по балансовому равенству ( $R = 0,640$  мг,  $A = 0,592$  мг). По-видимому, величины суточных рационов, полученные в эксперименте прямым методом при избытке пищи, можно рассматривать как пищевые потребности, обеспечивающие энергетические траты на обмен и рост. Анализируя величины суточных рационов и приростов, убеждают в эффективности использования пищи на рост. Основные показатели и методы определения этих данных изложены в "Методическом пособии..." [141, с. 154-159].

На основании полученных данных по приросту и тратам на обмен эффективность использования пищи на рост ( $K_2$ ) у мальков кругляка определяли по формуле  $K_2 = \frac{P}{A}$ , где  $P$  - прирост (или продукция), т.е. та часть пищи, которая не была истрачена в процессе обмена за рассматриваемый период;  $A$  - усвоенная пища, равная тратам на обмен ( $T$ ) и приросту ( $P$ ). Подставляя полученные данные в формулу, получим  $K_2 = \frac{0,31}{0,282 + 0,31} \times 100 = 54\%$ , т.е. в условиях эксперимента эффективность использования пищи на рост была высокой. Элементы балансового равенства выражают в однородных единицах (сырой вес, сухой вес, вес органического углерода и др.) или эквивалентных им единицах энергии (калории), отнесенные ко времени (сутки, месяц, год и

\*

Обозначения даны по Г.Г.Винбергу [23, с. 15].

т.д.). Наиболее правильно выражать их в единицах энергии или в сухом весе, однако эти данные не всегда имеются. Приросты обычно получают в процентах сырого веса тела, поэтому возникает необходимость траты на обмен выразить также в этих единицах. Исходя из того, что калорийность тела равна 1000 кал на 1 г сырого веса, 1 мл поглощенного кислорода эквивалентен трате 5 мг сырого вещества тела рыб, интенсивность обмена получают в виде относительных затрат веществ или энергии на обмен, выраженных в процентах от веса тела. При этом предполагают, что содержание влаги в теле рыб и химический состав остается неизменным, и рассчитанные указанным путем величины затрат на обмен в равной мере применимы как к сырому, так и к сухому весу, а также отражают относительные затраты энергии [22]. Рационы мальков сем.

*labridae* были рассчитаны по сырому и сухому весу и калорийности. Все показатели довольно близки между собой (табл. 5). Поэтому, когда калорийность тела мальков и пищи, а также содержание в них влаги существенно не отличаются, можно пользоваться рационами, полученными по сырому весу, определение которых менее трудоемко.

Обычно калорийность и содержание влаги в теле рыб не остаются постоянными, и в результате затраты на обмен, рассчитанные по сырому и сухому весу или по калориям, неравнозначны. Это следует иметь в виду, и в полученные рационы необходимо вносить поправки. Для расчета рациона Г.Г. Винберг [22, с. 230] предлагает основное балансовое равенство написать в виде  $R = I, 25 (P + T)$ , где  $R$  — рацион, величины прироста ( $P$ ), и затраты на обмен ( $T$ ) выражены в процентах веса тела. Отношение сырого веса пищи и прироста справедливо в том случае, когда содержание влаги в теле рыб и в пище одинаково. Если пища содержит 85, а рыба 80% влаги, то рацион по сырым весам ( $R_1$ ) будет равен  $R_1 = R \cdot \frac{20}{15} \%$ . Такую же поправку вносят при разной калорийности тела мальков и корма. Чем ниже калорийность корма, тем выше должен быть рацион, обеспечивающий обмен и рост животного. Например, если калорийность рыб 1000 кал·г<sup>-1</sup>, а ее пищи 800 кал·г<sup>-1</sup> сырого веса, то рацион по сырому весу будет  $R_1 = R \cdot \frac{1000}{800} \%$ .

До настоящего времени данных по пищевым потребностям рыб в естественных условиях нет. Их расчет предлагают осуществлять экстраполяцией скорости роста и пищевых потребностей, полученных в лаборатории [261]. Правомочность подобных расчетов была

Таблица 5

Суточные рационы молоди сем. Labridae  
по сухому и сырому весу и по калорийности, %

Параметры	Глазчатый губан	Рябчик
Средний размер	3,51	4,24
Средний вес	5,63	4,41
Рацион по сырому весу:		
максимальный	8,29	22,62
минимальный	0,49	0,20
средний	2,62 ± 0,63	4,14 ± 1,51
Коэффициент вариации	123	85
Рацион по сухому весу:		
максимальный	7,44	13,22
минимальный	0,24	0,62
средний	2,63 ± 0,66	3,55 ± 1,2
Коэффициент вариации	80,15	108,92
Рацион по калорийности:		
максимальный	9,64	16,91
минимальный	0,48	0,92
средний	3,82 ± 0,96	4,95 ± 1,57
Коэффициент вариации	68,90	103
Средняя температура, °C	16,78 ± 0,17	
Средняя калорийность 1 мг сухо- го вещества мальков	4,15 ± 0,15	
Коэффициент вариации	7,96	
Средний сухой вес в % от сырого	22,89 ± 0,30	
Коэффициент вариации	0,24	

выяснена в специальных экспериментах на молоди лосося *Oncorhynchus kisutch*. Объектом исследований этот вид взят в связи с тем, что скорости их движения, траты на обмен хорошо изучены [259].

Рост мальков определяли, с одной стороны, в искусственных бассейнах, в условиях, близких к естественным, где движения их не были ограничены и, с другой — в малых аквариумах, где скорости движения предельно малы. Молодь содержали на равном рационе, в результате обе группы имели близкую эффективность использования пищи на рост. Энергичные движения не оказали влияния на рост. Было высказано предположение, что по величинам суточных рационов и данным роста в лаборатории можно достаточно точно рассчитать пищевые потребности лосося в природе [259]. Работы в этом направлении только начаты, так как не всегда в эксперименте можно создать условия, близкие к естественным.

Определения рационов и усвоения пищи методом радиоактивного углерода. Радиоактивный углерод  $C^{14}$  еще широко не применяется при изучении суточных рационов и усвоения пищи личинками и молодой рыб. Первые данные с помощью этого изотопа получены по питанию личинок пресноводных рыб [181, 182, 218]. Г.А.Финенко, Т.В.Павловская и А.В.Карпенко применили радиоактивный углерод для определения усвоения и потребления пищи молодой черноморского бычка-кругляка. Описание методики дано в изложении Г.А.Финенко. Определение рациона и эффективности усвоения пищи проведено одной из модификаций радиоуглеродного метода [217]. В качестве пищи для личинок использовали планктонных рачков *Acartia clausi*, которых кормили взвесью водорослей *Peridinium trochoide* предварительно меченных 3-5 дней  $NaHCO_3$ , из расчета 500  $\mu$  Св/л. Акарций содержали в трехлитровых цилиндрах по 1000 экз. в каждом. Температура воды во время опытов была 20,5°C. Ежедневно в цилиндры вносили меченые водоросли 50-70 мл, погибших животных выбирали.

Начиная с четвертого дня подсчитывали метку животных, отбирая из каждого цилиндра по 10 экз. К концу пятого дня активность акарций составляла 146имп-мин-экз. Предварительные расчеты показали, что для учета всех элементов баланса необходимо, чтобы метка акарций была не менее 100имп-мин-экз. Таким образом, к пятому дню мечения акарция при кормлении взвесью

Таблица 6

Баланс энергии у личинок бычка-кругляка при концентрации пищи  $200 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$  ( $t = 20,5^\circ\text{C}$ )  
 $C_p = 17,7 \cdot 10^{-5} \text{ кал} \cdot \text{имп}^{-1}$ . Экспозиция на меченой пище равна 1 ч

Энергетич. эквивалент веса тела, ккал	$R_2$		$r_c$		$U$		$F$		$A$		$C$		$a, \%$	$A$		$C$	
	Имп.	$C \cdot 10^{-3}$	Имп.	$10^{-3}$	Имп.	$10^{-3}$	Имп.	$10^{-3}$	За время опыта, $10^{-3}$	кал	кал	кал		кал	Кал	В %	Кал
75,3	2319	2017	357,0	586	103,7	104	18,4	198	35,0	460,7	514,1	89,6	12,3	16,4	11,0	14,6	
76,3	2086	1815	321,2	555	98,2	99	17,5	143	25,3	419,4	462,2	90,7	11,1	14,5	10,1	13,2	
75,6	2867	2494	441,4	876	155,0	96	17,0	124	21,9	596,4	635,3	93,9	15,2	20,2	14,3	18,9	
79,9	5530	4811	851,5	671	118,8	62	11,0	192	34,0	970,3	1015,3	95,6	24,4	30,5	23,3	29,2	
Среднее		2784	492,8	672	118,9	90	16,0	164	29,0	611,7	656,7	92,4	15,7	20,4	14,6	19,0	

$R_2$  - накопление в теле,  $r_c$  - траты на дыхание,  $U$  - жидкие экскреты,  $F$  - твердые фекалии,  
 $A$  - ассимилированная пища,  $C$  - потребленная пища,  $a$  - усвояемость.

водорослей достигала достаточной активности для использования в опыте.

Опыты проводили по следующей схеме. Предварительно адаптированных в течение суток к избытку пищи мальков кругляка размером 23,4 мм и средним весом 37,4 мг помещали по 2 экз. в кристаллизаторы объемом 400 мл, содержащие меченую акарцию ( $\approx 500$  экз). Мальки в течение часа потребляли меченый корм, затем их тщательно отмывали и помещали в сосуды с немеченой акарцией на 4 ч для освобождения кишечника. По истечении этого времени животных фиксировали, выделенные фекалии отбирали, взвесь акарции отфильтровывали через газ № 49. Из подопытных животных готовили гомогенат, определенную навеску которого наносили на планшетку и просчитывали под счетчиком. Общую радиоактивность рачков рассчитывали, исходя из радиоактивности единицы сухого веса и веса тела рачка. Величину выделенного при дыхании  $C^{14}O_2$  и растворенных метаболитов определяли в осадках  $CaC^{14}O_3$  и измерением радиоактивности фильтров с осадком под счетчиком. Радиоактивность неусвоенной части корма и выделенной при дыхании углекислоты измеряли на мембранных фильтрах, радиоактивность тел животных - на планшетках. Для перехода от измерений радиоактивности, проведенных на планшетках, к измерениям на мембранных фильтрах был определен поправочный коэффициент, равный 87. Все материалы обработаны на установке Ш-16 со счетчиком СЕТ-13 с ошибкой счета  $\pm 10\%$ .

Для определения  $C_r$  - количества калорий, приходящихся на 1 имп. активности, готовили определенные навески акарции (0,2-0,4 мг) и определяли их радиоактивность, которую затем пересчитывали на единицу сухого веса акарции. Калорийность тела мальков и пищи определяли методом мокрого сжигания с бихроматом калия. По рассчитанным по бихроматной окисляемости калорийности и радиоактивности единицы веса вычисляли обратную величину удельной активности корма  $C_r : C_r = \frac{r}{C}$ , где  $C$  - калорийность 1 мг сухого вещества, кал;  $r$  - его радиоактивность. При переходе от полученных в эксперименте данных по питанию к суточным величинам потребления пищи предполагали равномерное питание мальков в течение суток и экспериментальную величину умножали на 24. Результаты экспериментальных наблюдений записывают в таблицу. Образец записи дан в табл.6.

## У. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПРИ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКЕ ПИТАНИЯ

### Г. Изучение скорости движения личинок рыб

Возможность питаться тем или иным кормом зависит от способности личинок обнаружить, настигнуть и захватить добычу. Выяснение этих вопросов основывается на изучении зрительных возможностей, скорости движения личинок и пищевых организмов. Данные по остроте зрения, по скорости движения личинок, их активности (соотношение времени активного движения и покоя) в светлое время суток необходимы при анализе вопроса о доступности корма и обеспеченности личинок пищей.

У личинок основным рецептором при отыскании добычи служит зрение. В литературе есть данные о том, что личинки видят пищу на расстоянии 1 мм [78, 290]. Личинки сахалинской сельди схватывают пищу на расстоянии 1-2 мм [154], личинки атлантической сельди видят пищевые организмы на расстоянии 5 мм и захватывают их, когда они находятся в 2 мм от головы. Дистанция восприятия пищевых организмов с возрастом постепенно увеличивается. Личинки атлантической сельди с желточным мешком видят пищу на расстоянии 2-8 мм, а длиной 15-20 мм реагируют на пищевые объекты с расстояния 40 мм [287]. Согласно Блекстеру и Стейнс [257], у личинок сельди по мере роста восприятие пищи увеличивается от 3,5 до 5 мм, у сардины - до 2,5 мм, у камбалы - от 3,5 до 5,5 мм. На рис. 39, а показано расстояние, на котором личинки анчоуса видят пищу в горизонтальной плоскости. Каждая точка представляет пищевой организм в горизонтальном плане во время первой реакции личинки на него. Стрелки на осях X и Y ограничивают 95 % жертв в поле зрения личинок [267]. На рис. 39, б приведено поле зрения в вертикальной плоскости. В горизонтальной плоскости личинки видят жертвы на расстоянии 0,74 мм, а в вертикальном - 0,34 мм. Расстояние, на котором личинки захва-

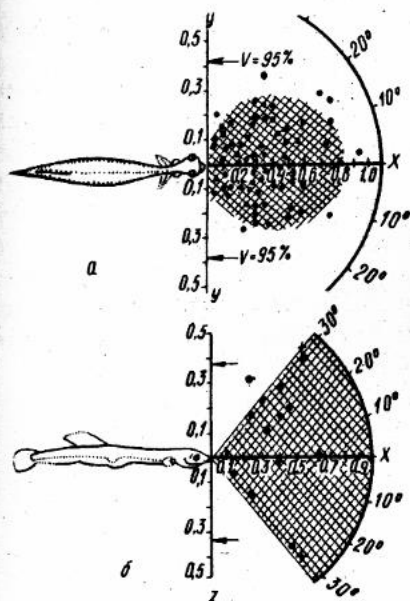


Рис.39. Поле зрения личинок в горизонтальной и вертикальной плоскостях.

лизаторе, дно которых стеклорезом расчерчивают на полусантиметровые пронумерованные квадраты (или подкладывают разную кальку). Слой воды в сосудах не должен превышать 0,5–0,7 мм, чтобы ограничить вертикальное перемещение. В сосуд отсаживают одну личинку и через полчаса ведут непрерывную запись (10 мин) номеров квадратов, по которым перемещалась личинка. Для того чтобы личинка не плавала у стенок, их закрывают черной бумагой. По записанным номерам квадратов восстанавливают пройденный путь, измеряют его длину и рассчитывают скорость движения. Для каждого вида делают 15–25 измерений. Каждое следующее измерение проводят на новой личинке. Полученные величины характеризуют средние скорости движения, так как исследуемый отрезок времени включает период движения и периоды покоя. Скорость движения личинок хамсы, султанки, ставриды и морского карася возрастает от 8,5 в двухдневном до 21,5 см/мин в четырехдневном возрасте [212]. В этот период, наряду

тывают корм, определяют не-  
посредственным наблюдением за  
поведением личинок, находящихся  
в чашке с кормом (мелкие  
личинки) или киносъемкой.

В первые дни после выкле-  
ва личинки многих рыб большую  
часть времени находятся в состо-  
янии покоя или плавают у по-  
верхности, поэтому скорости  
их движения можно определить  
по методике, предложенной  
В.С.Ивлевым [78]. Перед опытом  
личинок, имеющих прозрачное  
или слабо пигментированное те-  
ло, выдерживают 15–20 мин в  
морской воде, слабо окрашенной  
нейтральротом. Личинки приоб-  
ретают розовый цвет, что об-  
легчает наблюдение за их пере-  
мещением. Измерения производ-  
ят в чашке Петри или кристал-

с плавным перемещением, личинки совершали резкие броски на расстояние 3 - 8 см.

Подвижность личинок с возрастом увеличивается. Скорость перемещения личинок свыше 5 мм определяют по их движению против течения воды в специальном аппарате [253, 288]. В настоящее время для определения скорости движения применяют киносъёмку [168, 267]. Очень удобно снимать киносъёмочной камерой "Конвас-автомат" на 35-миллиметровой плёнке со скоростью 24 кадра в секунду.

В литературе имеются сведения по скорости движения личинок многих рыб. Бишай [253] нашел, что личинки сельди 3 - 6 мм длиной могут проплыть за 1 ч 20-30 м (в среднем 1 см/сек). У личинок сельди размером 8 мм максимальная скорость движения составляет 3 см/сек, у личинок 20 мм - до 30 см/сек [254]. Довольно быстро передвигаются личинки морских камбал - 1,5 см/сек сразу после выклева, а на более поздних стадиях - до 9 см/сек [288]. Скорость движения личинок сельди увеличивалась после выклева от 20 до 30 см/мин к двухмесячному возрасту, у личинок сардины от 10 до 30 см/мин и у морской камбалы - от 10 до 60 см/мин в трехнедельном возрасте [257].

## 2. Взвешивание живых личинок и мальков

Сырой вес живых личинок и мальков определяют методом прямого взвешивания после обсушивания их на фильтровальной бумаге (до прекращения появления мокрых пятен). Личинок взвешивают на торсионных весах до 20 мг с ценой деления 0,05 мг на полиэтиленовой плёнке с многочисленными отверстиями, сделанными очень тонко отточенной препаровальной иглой (для взвешивания личинок размером до 3,0 мм) или толстой иглой (для взвешивания личинок свыше 3,0 мм длиной и для мальков). Плёнка удобна тем, что, после кратковременного обсушивания с обеих сторон на фильтровальной бумаге, ее начальный вес не меняется.

Перед взвешиванием личинок измеряют и подсчитывают. Для этого их наркотизируют небольшим количеством уретана. Затем пипеткой отбирают в несколько приемов личинок, предназначенных для взвешивания и осторожно выливают на заранее взвешенную полиэтиленовую плёнку, помещенную на фильтровальную бумагу. Одновременно взвешивают небольшую группу с таким расчетом, чтобы на полиэтиленовой плёнке личинки распределялись в один слой. Это

способствует быстрому обсушиванию и препятствует задержке влаги между личинками. Навеску тщательно просушивают снизу, перемещая по сухому фильтру, затем глазным пинцетом переносят под бинокляр для контроля. Если имеются остатки влаги, их быстро снимают фильтровальной бумагой и затем взвешивают. Необходимо следить за тем, чтобы время от начала обсушивания навески до конца взвешивания не превышало 30 сек - 1 мин. После взвешивания личинок смывают на часовое стекло и повторно подсчитывают.

Очень трудно взвешивать личинок, имеющих большие желточные мешки, так как нежные оболочки последних часто лопаются, жидкость вытекает и получить истинный вес невозможно. Для определения веса таких личинок нужно провести как можно больше взвешиваний (15-25). Параллельно часть личинок после наркотизации следует зафиксировать 2-процентным формалином и через полчаса - час, когда оболочка немного уплотнится, взвесить их. За это время потери в весе от фиксации незначительные.

Взвешивание мальков. При постановке длительных опытов по определению приростов очень важно знать начальный вес мальков. Для этой цели нужно взвешивать молодь, анестезированную уретаном. Мальки бычка-кругляка, кефали-остроноса, смариды, ставриды, атерины хорошо переносят анестезию. Молодь первых трех видов выдерживает анестезию более четырех раз. При многократном взвешивании одних и тех же мальков можно проследить, как изменяется их вес за определенные промежутки времени (5 - 20 и более дней).

Для взвешивания мальков необходимо иметь: бинокляр МБИ-1, торсионные весы (в зависимости от размера на 250, 500 и 1000 мг), чашки объемом 100-150 мл, маленькую чашку Петри, два глазных пинцета, фильтровальную бумагу, линейку, пластмассовую ложку-шпатель, уретан.

Перед взвешиванием мальков выдерживают без пищи для освобождения пищеварительного тракта. Взвешивают следующим образом. Мальков усыпляют по одному, начиная с мелких размеров. При температуре воды 24-25° в 100-150 см<sup>3</sup> воды добавляют 100-150 мг уретана и с небольшим количеством воды в этот сосуд переносят малька. Если уретана недостаточно, его добавляют малыми дозами до полной анестезии. После прекращения движения малька быстро и очень осторожно (не травмируя!) ложкой-шпателем переносят на фильтровальную бумагу, сложенную в несколько сло-

ев. Другим фильтром быстро перекачивают малька на сухую часть фильтровальной бумаги, обсушивают верхнюю сторону тела (голову обсушивать нельзя). Навеску берут двумя пинцетами и осторожно подводят под нижнюю часть головы. Движением по направлению к хвостовому отделу малька укладывают на навеску и быстро переносят на весы. После взвешивания малька сразу погружают в заранее приготовленную маленькую чашку Петри с водой для измерения длины. Измеряют под бинокляром или штангенциркулем (в зависимости от размера), затем его переносят в аквариум, в котором ставят опыт. После этого в чашку с уретаном отсаживают следующего малька. При более низкой температуре воды (16–19°) их нельзя выдерживать в растворе уретана до состояния полной неподвижности, так как после взвешивания они сразу погибают. В этом случае мальков из сосуда с наркозом извлекают, как только движения их станут замедленными.

Для того чтобы не было отхода и мальки были в хорошем состоянии, необходимо все операции делать быстро, внимательно следить за их поведением. Незначительная передержка в уретане или на воздухе во время взвешивания приводит животных к гибели. Если после посадки в экспериментальный сосуд движения рта и жаберных крышек едва заметны, необходимо глазной пипеткой дать несколько резких свежих струй воды в область жаберных щелей. Обычно за 5–10 мин действие наркоза кончается, мальки нормально плавают и сразу начинают питаться, если в сосуд внесен корм. Количество уретана для наркотизации зависит не только от видовых особенностей мальков, но и от их индивидуального веса и температуры воды в опыте. Например, для наркотизации 35 мальков кефали-остроноса при температуре воды 25° требуется около 3 г уретана, при 16–19° – 1,8 г. Нормы уретана определяют в процессе работы, выполняя основное условие: новые порции необходимо добавлять небольшими дозами.

### 3. Определение среднего сырого веса личинок

Характеристика сырого веса личинок, помимо анализа весового роста, используется для определения индексов наполнения и суточных рационов. Из-за очень малого веса личинок средний вес их следует определять методом группового взвешивания одноразмерных личинок. Фиксированные 2-процентным формалином личинки выдерживаются 2–3 месяца. Установлено, что в дальнейшем вес фиксированных организмов не изменяется [17].

Для мелких личинок рыб срок выдерживания в 2-процентном формалине можно уменьшить до I месяца. Так, например, средние веса личинок черноморской хамсы, выдержанных в формалине такой концентрации I и 4 месяца, были одинаковыми. Для взвешивания отбирают личинок с пустыми кишечниками, выловленных ночью, когда они, как правило, не питаются. Вес содержимого желудков и кишечника личинок, собранных в светлое время суток, может значительно исказить результаты. Непосредственно перед взвешиванием проводятся массовые промеры длины личинок. Для группового взвешивания нужно отбирать не только однородных личинок, но и на одной и той же стадии развития, так как однородные личинки могут находиться на разной стадии дифференцирования, и в связи с этим вес их будет различаться. Измерения производят под биноклем в чашке Петри с небольшим количеством воды, на дно которой положена бумага с размеченными размерами личинок. После измерения личинок осторожно отодвигают тонкой иглой в определенное место чашки. При определенном навыке такие измерения производятся очень быстро. Измерив 50-100 личинок одного размера и собрав в один-два приема иглой, их переносят в пенициллиновые бутылочки, на которые нанесены размеры личинок. В каждую бутылочку в раствор 2-процентного формалина помещают группу личинок одного размера. Разница между размерными группами не должна превышать 0,5-1,0 мм.

Личинок перед взвешиванием обсушивают на фильтровальной бумаге, пока на бумаге не будет влажных пятен. На это обычно уходит 0,5-1,0 мин. Для мелких личинок (2-3 мм длиной) количество взвешиваний должно быть не менее 5-10, для личинок в одной навеске - от 30 до 100 экз. Для более крупных личинок в навеске достаточно 15-20 экз. Взвешиваются личинки на аналитических весах типа АДВ-200 с точностью до 0,001. Их можно также взвешивать на торсионных весах типа ВТ до 20 мг (I деление - 0,05 мг). Мальков удобно взвешивать на торсионных весах типа ВТ до 500 мг (I деление - I мг). В полевых условиях молодь взвешивается не только на торсионных, но и на чашечных аптечных весах. Г.Г. Винберг [23] обращает внимание исследователей на типы весов, чтобы точность определений была не менее  $\pm 1-3\%$ .

При составлении таблиц по средним весам личинок необходи-

мо указывать район, год, сезон и время сборов по приведенной форме записи:

Район наблюдений, год, сезон				
Размеры личинок, мм	Количество личинок в навеске	Количество взвешиваний	Время сбора	Средний вес ли- чинок

#### 4. Определение сухого веса личинок

Знание соотношений сырого и сухого веса необходимо при определении суточных рационов, калорийности личинок и мальков, величин энергетических затрат. Изменение сырого веса организма далеко не всегда соответствует изменению его сухого веса. Н.С.Гаевская [26] отмечает, что при голодании вследствие нарушения водного обмена живой вес может увеличиваться при уменьшении сухого веса. Наоборот, при подготовке организма к перезимовыванию живой вес мало возрастает, а иногда даже падает, а сухой вес не только относительный, но и абсолютный, увеличивается за счет накопления запасных питательных веществ.

Под сухим весом следует понимать постоянный вес полностью обезвоженного вещества тела исследуемых организмов [23]. Для личинок и мальков наиболее приемлемым является простой и довольно быстрый метод высушивания проб в сушильном шкафу при температуре 50–65°. Некоторые исследователи высушивают водные организмы при температуре 50–105°. При температуре выше 60°, как правило, высушивают гидробионтов с жестким хитином. Личинок пресноводных рыб высушивали при температуре 75° [207].

При работе с морскими личинками и сеголетками, у которых нет чешуи, можно не поднимать температуру выше 50–65°, так как их тело быстро отдает влагу. При такой температуре личинок и сеголеток высушивают до постоянного веса 2–3 ч, высушивание при более высокой температуре нежелательно, так как в теле личинок могут разрушаться жиры.

Определение сухого веса личинок очень трудоемкий процесс из-за малого веса и размера личинок. Мы рекомендуем при определении сухого веса личинок без желточного мешка брать навеску не менее 20–100 мг сырого веса. Если личинка хамсы

размером 3,1 мм в среднем весит 0,043 мг, то для получения навески в 100 мг сырого веса необходимо отобрать более двух тысяч личинок. Личинка морской мыши длиной 2,97 мм весит в среднем 0,24 мг, для навески в 100 мг сырого веса необходимо 400 личинок.

Личинки, содержащиеся в 2-процентном растворе формалина, перед взвешиванием промываются несколько раз дистиллированной водой. Удобнее это делать так: сосуд небольшой емкости (5-10 см<sup>3</sup>) накрывают марлей в несколько рядов. На марлю помещают личинок и затем медленно тонкой струей дистиллята их отмывают от формалина. Высушивание личинок и мальков для определения калорийности желательно делать на свежем, не фиксированном материале. Для определения сухого веса необходимо тщательно вымытые и доведенные до постоянного веса бюксы или пронумерованные алюминиевые тарелочки 1,5 см в диаметре. В каждый бюкс или тарелочку помещается по одной навеске, затем их переносят в сушильный шкаф, предварительно нагретый до температуры 50-65°. Бюксы ставят в открытом виде, крышки-бокром. При внесении бюксов температура в сушильном шкафу может снизиться на несколько градусов, за 2-3 мин ее поднимают до нужного уровня с допустимыми колебаниями  $\pm 1^\circ$  и с этого момента отсчитывают время сушки. Через 2-4 ч после окончания сушки бюксы переносят в эксикатор с хорошо притертой крышкой. Количество влаги в теле мальков рассчитывают по формуле  $X = \frac{(A - B) \cdot 100}{C}$ , где X - влажность навески в процентах; A - вес бюкса с навеской до высушивания; B - вес бюкса с навеской после высушивания; C - вес навески до высушивания. В бюксах удобно взвешивать крупных мальков. Небольшие навески лучше сушить и взвешивать в алюминиевых тарелочках диаметром 1,5 см. На них личинки гораздо быстрее остывают. Бюкс остывает 2-2,5 ч, тарелочка - 1-1,5 ч. Небольшой вес алюминиевых тарелочек позволяет взвешивать навеску на торсионных весах, которые обеспечивают быстроту и достаточную точность. Чтобы во время сушки комок из личинок не прилипал к тарелочке, необходимо после взвешивания сырых личинок дать возможность комку 2-3 мин обсохнуть на воздухе.

Сухой вес мальков определяют так же, как и личинок, но ввиду их большого веса определение производят для каждого малька индивидуально. При определении сухого веса личинок и мальков нужно вести журнал записей (табл. 7).

Таблица 7

## Сухой вес молоди рыб

Но- мер опы- та	Особые от- метки (но- мер пробы, вид, дата и т.д.)	Ко- ли- че- ство экз.	Сырой вес, мг	Бюкс		Сухой вес (бюкс + проба)				Сухой вес пробы	
				но- мер	вес, г	I	II	III	окончатель- ный	г	в про- центах от сы- рого веса
I	Зеленушка (проба 2I, 15/X-1974)	I	0,7638	I	42,1767	42,3545	42,3528	42,3537	42,3537	0,177	23,17
2	Смарида (проба 25, II/X-1974)	I	1,1750	2	26,5082	26,7736	26,7727	26,772I	26,772I	0,2639	22,46

## 5. Зависимость между весом и длиной личинок и мальков морских рыб.

При постановке экспериментов по интенсивности питания и роста взвешивание личинок и мальков приводит к травмам и гибели их. В таких случаях допускается пользование весовыми характеристиками, найденными по интерполяционным формулам. При определении биомассы личинок и мальков в единице объема или на какой-либо площади, в естественных условиях можно пользоваться весами, найденными по длине.

Фултон предложил для рыб выразить вес ( $W$ ) через длину ( $l$ ) уравнением:  $W = at^b$  (1), где  $a$  и  $b$  - константы (цит. по О.И. Кудринской [108]).

Известно, что рыбы обладают изометрическим ростом при сохранении геометрического подобия. При таком росте вес увеличивается пропорционально кубу длины тела. При росте с сохранением геометрического подобия, т.е. без изменения формы тела,  $b = 3$ . Если при росте форма изменяется так, что отношение рассматриваемого линейного признака к весу снижается, то  $b > 3$ , в обратном случае -  $b < 3$ . Когда по эмпирическим данным находят значение  $a$ , формулу (1) берут в логарифмическом виде  $\lg W = \lg a + b \lg l$  (2). Это уравнение прямой линии. Оно предусматривает прямолинейную зависимость между  $\lg W$  и  $\lg l$ , т.е. прямолинейную регрессию. Метод регрессии позволяет определить связь между варьирующими признаками, в частности, между весом и длиной. Важным свойством этого метода является то, что пользоваться им можно при небольшом числе пар значений обоих признаков. С помощью регрессии можно установить, как количественно меняется вес организма при изменении его длины на единицу. Так как переменных величин две, то регрессия может быть двухсторонней, т.е. можно определить изменение веса по изменению длины и измерение длины по изменению веса.

В уравнении регрессии (2) вес ( $W$ ) и длина ( $l$ ) находятся в линейной связи друг с другом. Вес и длина представляют собой коррелирующие в своей изменчивости величины:  $a$  - первоначальное значение веса ( $W$ ) при длине  $l = 1$  мм;  $b$  - коэффициент пропорциональности, т.е. величина, указывающая на количественную связь изменений веса при изменении длины, а также математическую степень этой зависимости.

По данным длины и веса фиксированных личинок и мальков составляются ряды, на основании которых способом наименьших квадратов определяют  $a$  и  $b$ . По этим коэффициентам составляют уравнение для нескольких пар значений длины и веса. Следует находить такие значения для особей с минимальным и максимальным весом и длиной.

Значение веса, найденное методом регрессии [23], рекомендуется откладывать в логарифмической системе координат. Через найденные точки проводится линия регрессии. Затем в этой же системе координат наносятся точки, соответствующие эмпирическим значениям длины и веса. Если разброс эмпирических точек незначительный и они располагаются на линии регрессии или очень близко к ней, то это показывает, что метод регрессии для определения соотношений между весом и длиной выбран правильно. При использовании метода регрессии эмпирические значения длины и веса можно наносить на прямоугольную шкалу координат, где теоретическая кривая имеет вид параболы. Метод построения параболы прост и более точен. При нанесении значений  $lg^2$  и  $lgW$  в логарифмической системе координат приходится прибегать к грубым округлениям числовых значений. Так, для определения  $a$  и  $b$  у мальков *Crenilabrus ocellatus* в разные сезоны, использованы параболы. Эти материалы рассматриваются ниже.

Для личинок пресноводных рыб (окуня, леща, плотвы) на большом фактическом материале найдены соотношения веса и длины с помощью метода регрессии [108]. При этом использован метод группового взвешивания личинок с интервалом 0,2 мм. Для личинок пресноводных рыб коэффициент во всех случаях оказался выше трех. О.И.Кудринская [108] объясняет этот факт тем, что у личинок весовой рост идет быстрее линейного.

Джонс [270] считает, что  $b > 3$  свидетельствует о наличии анизометрического (неравномерного) весового роста мелких личинок камбалы. Это происходит потому, что высота личинок увеличивается на большую величину, чем длина.

Коэффициенты  $a$  и  $b$  получены для личинок большеротого окуня озера Джордж [272] и анчоуса *Engraulis mordax* [273]; Коэффициент  $b$  для этих видов больше трех.

На большом фактическом материале по длине и весу личинок

и мальков\* морских рыб, были определены коэффициенты  $a$  и  $b$  для уравнения регрессии (табл.8). Все расчеты производились на электронно-вычислительной машине "Промінь".

На примере личинок *Gobius niger* разберем порядок вычислений. Предварительно составляется таблица фактического веса ( $W$ ) и длины ( $l$ ), логарифмы веса и длины и значений веса ( $N_1$ ), найденных по формуле (табл.9). Как уже было отмечено, по формуле находятся два крайних значения веса для максимальной и минимальной длины и их логарифмы. Используя данные таблицы, строим линию регрессии в системе логарифмических координат, затем наносим логарифмы эмпирических значений длин и весов ( $lgW$  и  $lg l$ ). На рис. 40, б видно, что  $lgW$  и  $lg l$  удовлетворяют уравнению регрессии.

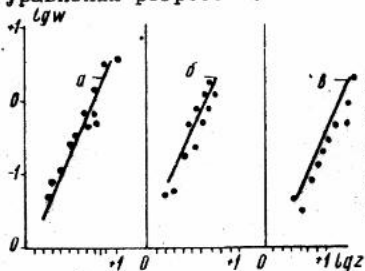


Рис.40. Связь веса длины тела и у личинок черноморских рыб:  
а- *Blennius tentacularis*;  
б- *Gobius niger*; в- *Engraulis incrassicholus*.

Связь между весом и длиной определена для личинок черноморских рыб *Blennius tentacularis*, *Engraulis encrassicholus*, *Tripterygion tripteronotus* и личинок *Diaphus splendidus* из Красного моря (рис. 40, а, б, в; 41, а, б).

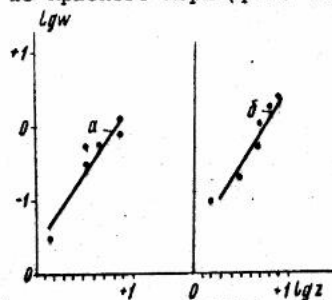


Рис.41. Связь веса и длины тела у личинок *Tripterygion tripteronotus* в Черном море (а) и личинок *Diaphus splendidus* — в Красном море (б).

Г.Г.Винберг [23] обращает внимание исследователей на то, что коэффициент  $b$  не может характеризовать любую популяцию, так как значение его в известных пределах изменяется в зависимости от условий обитания данной популяции, метода фиксации и

\* Мальков измеряла и взвешивала А.Д.Гордина.

Таблица 8

## Соотношение длины и веса личинок морских рыб

Район	Вид	Время сбора	Пределы колебаний размера, мм	Пределы колеба- ний веса, мг	Коэффициенты	
					<i>a</i>	<i>b</i>
Черное море	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Лето	2,95- 9,55	0,034-1,880	0,0009	3,0089
	<i>Pomilus Alcock</i>	"	2,50- 9,81	0,079-2,810	0,0072	2,6110
	<i>Gobius niger Linné</i>	"	2,40- 8,00	0,045-1,820	0,0032	3,0568
	<i>Blennius tentaculatus</i> Brünnich	"	2,41- 7,00	0,032-0,903	0,0025	2,9968
	<i>Tripterygion tripteronotus</i> Risso	"	4,00- 15,00	0,380-8,390	0,0148	2,3414
Красное море	<i>Bregmaceros macclllandii</i> Cantor	Осень	4,00- 9,00	0,350-2,280	0,1507	2,2850
		Зима	3,00- 10,00	0,190-2,380	0,1807	2,1193
		Лето	3,00- 15,00	0,052-5,280	0,0019	2,9967
	<i>Vinciguerria nimbaria</i> (Jordan and Williams)	Осень	3,00- 15,00	0,049-4,710	0,0022	2,8374
		Зима	4,00- 15,00	0,075-4,340	0,0011	3,0670
	<i>Diaphus splendidus</i> (Branter)	Осень	2,00-7,90	0,070-1,400	0,1200	2,4796

Таблица 9

Зависимость веса личинок *G.niger* от длины

Общая длина <i>l</i> , мм	$\lg l$	Вес <i>W</i> , мг	$\lg W$	$\lg W$	$\lg W =$ $= 1,9a + b \lg l,$ мг
2,5	0,3979	0,054	-1,2676	-1,1024	0,08
4,5	0,6532	0,258	-0,5884	-0,4437	0,36
5,5	0,7404	0,450	-0,3466	-0,2076	0,62
6,5	0,8129	0,706	-0,1512	-0,0177	0,96
7,5	0,8751	0,954	-0,0205	0,1430	1,39
2,8	0,4472	0,058	-1,2366	-0,9586	0,11
3,6	0,5563	0,210	-0,6778	-0,6778	0,21
4,4	0,6435	0,390	-0,4089	-0,4685	0,34
5,47	0,7380	0,630	-0,2007	-0,2147	0,61
6,41	0,8069	0,950	-0,0223	-0,0362	0,92
7,60	0,8808	1,550	0,1903	0,1584	1,44
8,58	0,9335	2,190	0,3404	0,2967	1,98
9,81	0,9917	3,600	0,5563	0,4487	2,81

других условий. Поэтому целесообразно находить значения коэффициентов  $a$  и  $b$  для личинок и мальков в разные сезоны при разных температурах. Это дает возможность проследить тенденцию изменения зависимости весового и линейного роста.

На рис. 42 построена линия регрессии в логарифмической шкале координат для личинок рыб Красного моря *Bregmaceros maclellandii* и *Vinciguerrria nimbaria* летом, осенью и зимой.

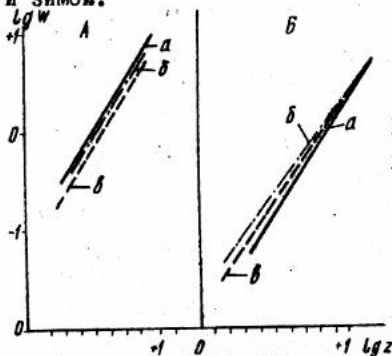


Рис. 42. Связь между длиной и весом тела у личинок *Bregmaceros maclellandii*;

A — а — лето, б — осень, в — зима; *Vinciguerrria nimbaria*.

Б : Обозначения те же.

Из табл. 8 видно, что коэффициент  $b$  для личинок некоторых видов рыб Черного и Красного морей  $> 3$  или равен 3. Так, у личинок черноморской хамсы и морской собачки *V. tentacularis*  $b = 3$ . Это свидетельствует об изометрическом росте этих личинок. У личинок *Gobius niger* в Черном море летом и у личинок *Bregmaceros maclellandii* летом, осенью и зимой  $b < 3$  (табл. 8). В данном случае отношение весового признака к линейному с возрастом снижается, рост этих личинок аннзаметрический. У *Vinciguerrria nimbaria* в Красном море коэффициент  $b$  во все сезоны (летом, осенью и зимой) равен трем, т.е. в течение всего нерестового периода рост равномерный, как и у личинок черноморской хамсы. По форме тела эти личинки очень сходны. Возможно, геометрическое сходство их тел и определяет сходное значение коэффициентов  $b$ . У молоди некоторых видов в прибрежной зоне Черного моря в большинстве случаев  $b = 3$ , т.е. рост равномерный (табл. 10). Четких различий величины  $b$  по сезонам не выявлено. У молоди и взрослых рыб глазчатого губана от лета к осени наблюдается незначительное повышение  $b$ , (рис. 43-44). Аналогичное явление в характере изменений  $b$  наблюдается и у атерины. У морского карася осенью и зимой  $b$  боль-

ше, чем летом, а у молоди остроноса осенью больше, чем летом (табл.10).

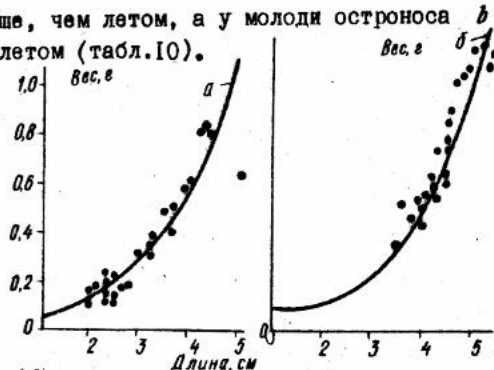


Рис.43. Связь между длиной и весом тела у молоди *Crenilabrus ocellatus* осенью 1962 г. (а) и осенью 1970 г. (б).

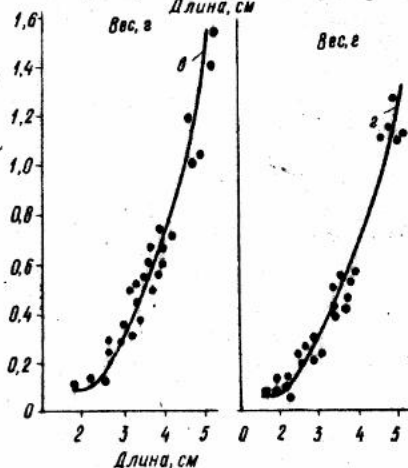


Рис.44. Связь между длиной и весом тела у молоди *Crenilabrus ocellatus* осенью 1971 г. (в) и летом 1970 г. (г).

Эти данные свидетельствуют о неодинаковом росте в отдельные сезоны. Причины таких различий требуют самого пристального изучения характера роста молоди и особенностей их питания в разных условиях среды.

Крамер и Смит [272] предлагают для выяснения влияния условий среды на рост вычислять показатель  $K$ , равный отношению  $\frac{W}{W_1}$ , где  $W$  — фактический вес пойманных рыб, а  $W_1$  — вес, вычисленный по длине рыб.  $K$  в разные годы тем выше, чем меньше численность данного поколения большеротого окуня. У рыб, пойманных в течение одного года в разных местах,  $K$  больше у экземпляров с более высоким отношением веса пищи в желудке к весу тела.

Соотношение длины и веса молоди рыб Черного моря

Вид	Время года	Год	Пределы раз- мера, мм	Пределы веса, мг	<i>a</i>	<i>b</i>
<i>Oremlabrus ocellatus (Forstsk.)</i>	Лето	1969	23-39	125-715	0,01100	2,9609
	Весна	1970	32-74	350-5120	0,0081	3,2125
	"	1971	20-60	89-3300	0,0068	3,3900
	Осень	1972	32-80	320-8880	0,0068	3,3347
	"	1969-70	19-56	87-2740	0,0083	3,3354
<i>Atherine meson melanch melanch (Fish-Maria)</i>	Лето	1967	10-43	5-640	0,0041	3,5100
	Осень	1967	10-41	36-370	0,0065	2,9200
<i>Biplodes annularis (Linné)</i>	Весна	1968, 1971	36-95	520-1413	0,01230	2,9200
	Лето	1970	52-70	2450-5730	0,00962	3,1300
	Осень	1970	24-66	98-4830	0,0096	3,9500
	Зима	1971	40-52	900-2260	0,0141	3,2700
<i>Mugil saliens Risso</i>	Лето	1977	13-21	18-80	0,0112	2,6900
	Осень	1967	22-51	104-1155	0,0068	3,3800

О.И.Кудринская [108], используя этот метод, приводит интересные данные по росту личинок леща и плотвы. При высокой биомассе зоопланктона в благоприятных температурных условиях *K* во всех случаях больше единицы, т.е. весовая характеристика личинок несколько превышала среднюю для данной длины личинок. При низкой биомассе зоопланктона и низкой температуре показатель *K* оказался ниже 1. Таким образом, показатель *K*, характеризующий отношение среднего веса, вычисленного по методу регрессии к фактическому, может служить характеристикой условий роста личинок.

## VI. ИССЛЕДОВАНИЕ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ

### I. Избирательная способность

Избирательность — способность рыб потреблять пищевые компоненты в иной пропорции, чем они представлены в среде. Знание избирательной способности дает возможность определять: способ захвата пищевых организмов (активный или пассивный); доступность жертв; излюбленность компонентов; степень специализации в питании; трофические связи между потребителем и жертвой, относящихся, как правило, к разным трофическим уровням.

Большое значение имеет изучение избирательности (или элективности) для разработки основ акклиматизации рыб, а также кормовых организмов. По В.С.Ивлеву [73], элективность следует рассматривать как функцию одновременно действующих факторов: комплекса особенностей, присущих хищнику, и комплекса признаков, характеризующих жертву.

Потребляемые пищевые организмы могут быть избираемыми и избегаемыми. Степень предпочтения тех или иных организмов меняется в зависимости от ряда причин: от доступности, численности, активности и других особенностей, присущих потребляемым формам. Избирание тех или иных организмов зависит также и от возрастных особенностей потребителя, а также и от пищевых взаимоотношений рыб. Существует два метода определения индексов избирательности [73, 239].

Индекс избирательной способности по А.А.Шорыгину [239] представляет собой отношение процентного значения этого организма в рационе и в среде.

$$E = \frac{a}{b},$$

где  $E$  — избираемость;  $a$  — значение компонента в пищевом комке (в процентах);  $b$  — значение компонента в окружающей среде (в процентах). Величина индекса избирательной способности, вычис-

ленная по А.А.Шорыгину, заключается в интервале от  $\infty$  до 0. Эти индексы очень наглядны и дают возможность установить, во сколько раз один организм выедается предпочтительнее другого. Степень предпочтения выражается по Шорыгину от I до бесконечности, а избегание — от I до 0. В результате индексы со значением больше или меньше I нельзя суммировать, когда требуется получить средние из нескольких наблюдений [94].

В.С.Ивлев [73] для характеристики индекса избирания элективности принял отношение разности процентных значений организмов в пище и в среде к их сумме.

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i},$$

где  $r_i$  — относительное значение потребляемых организмов в пище;  $p_i$  — относительное значение их в заданном рационе или среде. Формула избирательной способности (элективности) В.С.Ивлева показывает, что избирательность пищевых объектов рыбами является функцией предпочтительности и доступности. Показатель элективности колеблется от +I до -I. Отсутствие элективности соответствует 0.

В своих исследованиях по избирательности личинок рыб мы использовали одновременно 2 указанных метода [49, 51]. Результаты, полученные по избирательности двумя методами для разных видов личинок, равнозначны. Мы рекомендуем пользоваться методом А.А.Шорыгина, как менее трудоемким и более наглядным.

При вычислении индекса необходимо исходить из численности пищевых компонентов в рационе и среде, а не из биомассы, как это делают некоторые авторы [193, 221]. Основной фактор, определяющий размеры величин избираемости в водоеме, — соотношение численности потребляемых организмов в среде, а не их биомасса. Избирательность по биомассе можно использовать только как дополнительный показатель [49]. При расчете процентного соотношения кормовых организмов в водоеме следует исходить не из общего состава зоопланктона, а только из численности "кормовых" организмов (служащих пищей для рыб), встреченных в районе наблюдений.

Следует иметь в виду, что личинки и потребляемые ими организмы распределяются в планктоне неравномерно. При вычислении избираемости надо учитывать распределение хищника и жертвы, а также избирательность орудий лова. Положительная избиратель-

ность может быть вызвана не избиранием его рыбой, а тем, что орудие лова не захватывают этот организм [281]. Для анализа индексов избирательности рекомендуется вводить ряд параметров, указанных в прилагаемой схеме.

## 2. Выедание

Показатель выедания позволяет определить: кормность водоема, т.е. часть кормовой базы, которая фактически используется рыбами; степень использования различных кормовых организмов (планктонных, придонных, нектобентосных); потенциальную численность рыб, которые могут быть обеспечены пищей в разные периоды жизни в целом водоеме или отдельных его участках в любой отрезок времени (год, месяц, сутки); обеспеченность пищей всей ихтиофауны или отдельных экологических группировок рыб.

Величина выедания кормовой базы является важным количественным показателем, однако рассчитать эту величину очень трудно. Для определения степени выедания кормовой базы необходимо знать численность рыб-потребителей, их биомассу, продукцию и рацион, а также биомассу, численность и продукцию кормовых организмов. Продукция организма зависит от типа размножения (скорости созревания, количества генераций и пометов за год), скорости роста, естественной смертности и гибели от выедания хищниками, в том числе и рыбами. Как правило, определить все указанные параметры очень трудно, поэтому, несмотря на важность этого показателя, работ, в которых он анализируется, очень мало. Выедание взрослыми рыбами беспозвоночных в морях изучено пока очень слабо, а данных по выеданию планктона личинками и мальками рыб в литературе почти нет. Выедание кормовых организмов старшими возрастными группами рыб в закрытых водоемах достигает часто очень больших величин [205, 221, 227]. Сезонные и годовые изменения численности кормового планктона в Черном море А.П. Кусморская [115] связывает с выеданием его молодью и взрослыми рыбами. Но в связи с отсутствием данных о численности черноморских рыб и недостатком материалов по питанию их, автор не приводит количественных показателей по выеданию зоопланктона рыбами.

Е.Н. Еоковой [14] сделана попытка найти зависимость между изменением численности зоопланктона в южной части Таганрогского залива и количеством молоди - основного потребителя

его в летнее время. Данные Е.Н.Боковой подтверждают положение А.П.Кусморской о том, что изменение численности зоопланктона определяется выеданием рыбами, однако количественная сторона этого явления также не была выяснена. Позднее Е.Н.Бокова [15] приводит количественные данные степени использования зоопланктона молодью рыб Таганрогского залива. С мая по июль включительно личинки и более старшие возрастные группы рыб в этом районе потребили зоопланктона около 3,5, из них в июле - 3,3 млн.д. (99% продукции зоопланктона).

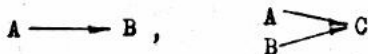
Количественные данные по выеданию пищевых организмов личинками морских рыб в период перехода на активное питание получены нами [48, 49, 58, 211]. Величины выедания рассчитывают по формуле

$$B = \frac{K \cdot 100}{P},$$

где B - выедание; K - рацион всех личинок или мальков в единице объема или на единицу площади; P - продукция потребляемых организмов. Так как данные по продукции получить очень трудно и в литературе их почти нет, то мы пользовались данными по численности потребляемых организмов. Для вычисления величины выедания запись может быть сделана по образцу.

### 3. Пищевые взаимоотношения

По разнообразию потребляемой пищи рыбы стоят на первом месте среди других групп позвоночных, поэтому их трофические связи чрезвычайно разнообразны. По В.С.Ивлеву [73], все многообразие пищевых отношений может быть подразделено на две основные системы: Система хищник - жертва; Система, где две или больше форм используют общий источник пищи. Схематически эти два типа отношений изображают следующим образом:



Эти схемы представляют собой элементы обычных пищевых цепей, где стрелки направлены от потребителя к пище.

Пищевые взаимоотношения в разные отрезки жизни рыб оказывают большое влияние на их численность, рост, интенсивность питания. Методы изучения пищевых взаимоотношений взрослых рыб детально анализируются в "Методическом пособии..." [141], поэтому мы рассмотрим лишь некоторые аспекты этой сложной проблемы, касающиеся пищевых взаимоотношений в ранние периоды жизни рыб.

Известно, что пищевые взаимоотношения в естественных условиях возникают либо между организмами разных трофических уровней, либо в пределах одного трофического уровня в результате использования разными видами одного и того же пищевого объекта [63]. Исследователь, изучающий пищевые связи, может на основании качественного анализа питания определить трофический уровень потребителя и жертвы, знание которых дает возможность установить пищевую цепь (или пищевую сеть) и значение в ней изучаемого объекта. Так, в результате наблюдений за питанием личинок и молоди рыб, проведенных в прибрежной зоне Черного моря, а также литературных данных по питанию взрослых рыб и беспозвоночных, относящихся к разным трофическим уровням, найдена схема трофической цепи в прибрежной зоне Черного моря (рис.45). Такие схемы характеризуют качественную сторону пищевых взаимоотношений.

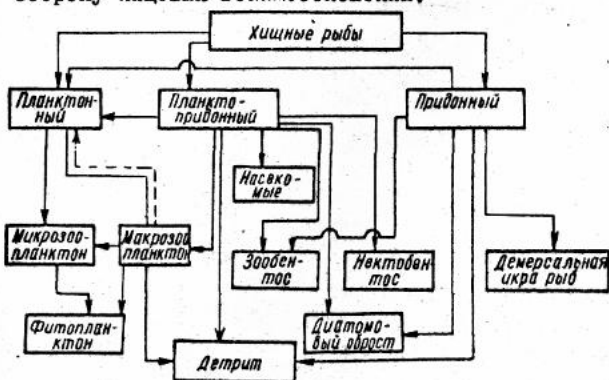


Рис.45.Схема трофической цепи в прибрежной зоне Черного моря.

По качественному составу пищи на основании данных процентного соотношения отдельных компонентов в пищевом комке можно установить степень пищевого сходства, которую вычисляют в индексах. Индекс пищевого сходства равен сумме наименьших процентов сходных организмов в пище конкурентов [239].

Индексы пищевого сходства у личинок и молоди, потребляющих массовые виды зоопланктона, как правило, очень высоки и достигают 50-80%, что позволяет сделать выводы о конкуренции из-за пищи [14,19,117,119]. Однако на основании высоких индексов пищевого сходства без других показателей еще нельзя говорить о напряженных пищевых отношениях [8,32,58,142,214]. Они свидетельствуют лишь о питании сходными объектами

и о потенциальных возможностях конкуренции. Чтобы выяснить степень напряженности отношений на почве потребления одних и тех же организмов, следует использовать ряд показателей: 1) численность потребителей и пищевых организмов; 2) суточные рационы потребителей; 3) величины выедания организмов, по которым наблюдается высокое пищевое сходство; 4) темп весового роста потребителей. Только на основе анализа всех показателей можно дать правильную оценку напряженности пищевых взаимоотношений организмов.

На основании количественных показателей питания определяют пищевые связи между потребителем и жертвой, находящаяся на одном или на разных трофических уровнях. Выражая количественные пищевые связи в единицах энергии, следует определять поток вещества и энергии на разных трофических уровнях.

При изучении потока вещества и энергии через трофические уровни рекомендуется выделять несколько экологических группировок животных одного трофического уровня или "жизненных форм" на основании выявления способа питания, состава пищи, поведения основных организмов сообщества на протяжении всего их жизненного цикла [189]. На каждом трофическом уровне количественные связи следует рассматривать отдельно для экологических группировок или трофических комплексов.

Комплексом организмов можно назвать такую группировку их, которая включает организмы, выделенные по одному экологическому принципу и может рассматриваться как классификационная единица одного из иерархических рядов в организации живого. Принципы выделения комплексов могут быть систематические, экологические, географические [120].

В основу выделения трофических комплексов нами положен экологический принцип. Личинки и мальки объединяются в комплексы по времени появления их в море, месту обитания, поведению, миграциям, а также по качественному и количественному составу их пищи. Для прибрежной зоны Черного моря выделены три трофических комплекса: планктонный, планкто-придонный и придонный (рис. 46).

Анализ пищевых взаимоотношений между организмами разных трофических комплексов показал, что пространственная или территориальная разобщенность направлена в первую очередь на ослабление конкуренции из-за пищи.

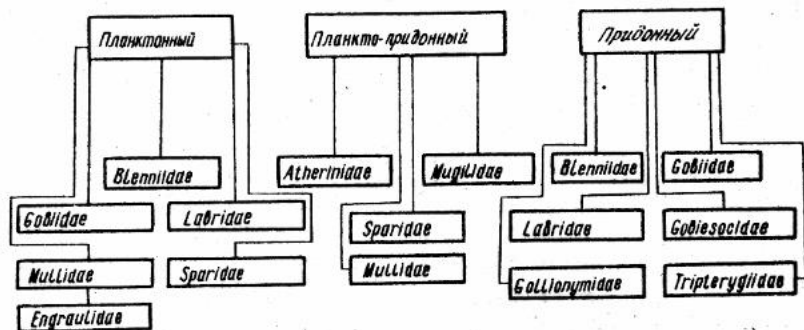


Рис. 46. Трофические комплексы в прибрежной зоне Черного моря.

#### 4. Обеспеченность пищей и ее показатели

Количественную оценку обеспеченности кормом популяции дать очень трудно, так как количество пищевых организмов непрерывно меняется в зависимости от величин продукции, от численности их потребителей, характера миграций и т.д. Вместе с изменениями этих факторов меняется доступность пищи. Средние величины кормовой базы, которыми мы обычно пользуемся, не отражают степени дисперсности распределения кормовых организмов, необходимой для оценки доступности пищи. Высокая лабильность взаимоотношений, складывающихся между личинками рыб и кормовой базой, создает трудности при оценке обеспеченности их пищей. Очень важно выявить показатели, которые являются своего рода эталонами для суждения о хорошей или плохой обеспеченности пищей. Исследования в этом направлении только начаты и требуют дальнейших разработок.

Оценка обеспеченности пищей личинок рыб в Черном море была дана по ряду косвенных показателей [58, 214]. Необходимо отметить, что каждый отдельно взятый показатель не может служить характеристикой обеспеченности пищей, но анализ и сопоставление разных характеристик может дать правильное представление об условиях откорма.

1. Одним из эталонов для оценки обеспеченности может быть качественный состав пищи личинок разных рыб, прослеженный за несколько нерестовых сезонов. Согласно Г.В.Никольскому [156,

[57], увеличение количества компонентов пищи указывает на ухудшение обеспеченности пищей, уменьшение — на улучшение условий откорма. Иными словами, в условиях высокой обеспеченности пищей спектр питания сужается, при ухудшении — расширяется в значительных пределах в зависимости от морфо-физиолого-экологических приспособлений вида, связанных с питанием. Работами многих исследователей показана широкая пластичность и приспособленность личинок различных возрастных групп к питанию самыми разнообразными массовыми гидробионтами [37, 40, 147, 148, 194]. В связи с этим отбор определенных пищевых организмов возможен, по-видимому, в том случае, если они представлены в планктоне в изобилии. Преобладание в пище личинок леща Аральского моря *Cladocera* — признак хорошего состояния кормовой базы [21]. По данным С.А. Абдель-Малека [2], узкий спектр питания колюшки в Кандалакшском заливе, отсутствие различий в составе пищи разновозрастных групп самок и самцов означает хорошую обеспеченность пищей. Многолетние наблюдения за питанием личинок хамсы и бычков [47, 49, 50, 52, 58] и данные по питанию личинок ставриды, султанки, морского карася и морских собачек [209 — 211] показали постоянство качественного состава пищи личинок при разных концентрациях и различном видовом соотношении зоопланктона в Черном море. Следовательно, у личинок разных видов рыб четко выражена избирательная способность в отношении определенных видов. Избирательная способность понимается как явление, которое складывается из стремления личинки схватить тот или другой организм, с одной стороны, и из степени доступности этого организма в естественной обстановке, с другой [239].

Преобладание в пище личинок черноморских рыб ограниченного числа одних и тех же зоопланктеров в течение нескольких лет наблюдений, по-видимому, можно объяснить обилием и доступностью последних в планктоне, что обеспечивает личинкам выбор их в необходимых количествах.

2. Об обеспеченности пищей можно судить по состоянию пищеварительных трактов личинок. Личинки почти всех рыб Черного моря (за исключением хамсы), как правило, в светлое время суток не встречаются с пустыми кишечниками, а степень наполнения их меняется в разные часы. (С пустыми кишечниками личинки встречаются ранним утром, когда после ночного перерыва в прие-

ме пищи еще не все особи начали питаться, или поздним вечером, когда часть личинок прекратила захват новых порций пищи: в ночное время кишечники всех личинок полностью освобождены от пищи .)

Отсутствие личинок с пустыми кишечниками в светлое время суток свидетельствует о том, что они успешно отыскивают пищевые организмы и заглатывают новые порции пищи при более или менее заполненных кишечниках. Непрерывный (или с небольшими интервалами) захват пищевых организмов возможен, по-видимому, благодаря "пятнистому", неравномерному распределению зоопланктона. Личинки находят кормовые пятна и держатся на них, перемещаясь вместе с ними подобно тому, как хищные рыбы-ставрида, пелагида и др.—активно преследуют и держатся на скоплениях хамсы.

В литературе имеются данные о том, что личинки некоторых камбаловых [291], макрели [276], трески [298], бычков, присосок, морских мышей [47, 53] в дневное время с пустыми кишечниками почти не встречаются. Большое количество личинок с пустыми кишечниками отмечены, главным образом, у сельдеобразных [47-50; 124, 125, 172-174; 221, 252, 258, 277, 294].

Существуют различные суждения по этому вопросу. Одни авторы считают, что встречаемость личинок с пустыми кишечниками определяется плохими кормовыми условиями, другие — не связывают это явление с количеством пищи в водоеме. Р.М. Павловская [172, 173] большое количество личинок хамсы с пустыми кишечниками объясняет плохими условиями питания. Солейм [294], обнаружив в уловах большое количество мертвых личинок, сделал вывод, что они гибнут из-за отсутствия пищи. В то же время другие авторы большое количество мертвых личинок объясняют тем, что "сеть имеет тенденцию селективного лова мертвых и умирающих личинок в непропорциональных количествах по отношению к здоровым, способным питаться личинками" [251]. Встречаемость мертвых личинок в уловах объясняется также плохой промывкой сетей [279]. Большое количество личинок сельдевых с пустыми кишечниками в уловах, по мнению Бауэрса и Вильямсона [258], — результат отрыгивания пищи и дефекации, и не может быть показателем плохих условий питания. В экспериментальных условиях при резких изгибах тела личинки сельди *Clupea harengus* внезапно извергают пищу (всю или большую часть содержимого

кишечника), как только их потревожат. Внезапная дефекация может быть причиной того, что у пойманных в море личинок процент пустых или полупустых кишечников очень высок [286, 287]. Большое количество личинок черноморской и азовской хамсы с пустыми кишечниками в светлое время суток определяется рядом факторов. а). Особенности питания. Личинки хамсы захватывают пищу через относительно большой интервал, и следующий захват наступает только после эвакуации переваренных остатков. Пища переваривается до аморфной массы, в которой шкурки науплиусов трудно различимы. Личинки хамсы с пустыми кишечниками встречаются в часы, когда процесс переваривания предыдущей порции окончен, а новый захват пищи еще не наступил. Кроме того, количество личинок с пустыми кишечниками зависит от соотношения в пробе мелких и крупных личинок. Преобладание в пробе крупных личинок, которые не переваривают пищу до аморфной массы, повышает процент личинок с пищей.

б). От температуры воды, влияющей на продолжительность переваривания пищи. При высокой температуре пища переваривается быстро и личинки с аморфной массой встречаются чаще. (При просмотре их обычно относят к личинкам с пустыми кишечниками.)

в). От времени вылова. В ночных ловах все личинки встречаются с пустыми кишечниками. В ранние утренние часы большая часть личинок встречается с пищевым комком, и только небольшая часть с аморфной массой [47, 49, 50]. Личинки ставриды, карася, султанки, камбаловых и других рыб, имеющие изогнутый или спирально закрученный кишечник, характеризуются частым захватом пищи, которая не переваривается до аморфной массы. Кишечники этих личинок в светлое время суток всегда заполнены пищей (степень наполнения изменяется в течение суток). Личинки сельдевых, у которых кишечник представляет прямую, длинную прозрачную трубку, в больших количествах (свыше 40–50%) встречаются с пустыми кишечниками. Это связано, как показали наблюдения ряда исследователей, с особенностями их питания, способностью захватывать пищу через длительные интервалы, переваривать ее до аморфной массы, брать новые порции только после полного очищения кишечника от остатков а также из-за отрыгивания и дефекации пищи в период лова. Все изложенное показывает, что при анализе вопроса об обеспеченности пищей личинок рыб нельзя судить об их голодании на основании количества личинок с пустыми кишечниками.

Т. В. Дехник [45] убедительно показала, что анализ вопроса об обеспеченности пищей, предпринятый некоторыми авторами [65, 66] на основании учета количества личинок сельдевых с пустыми кишечниками в уловах планктонных сетей основан на артефакте, что делает выводы биологически несостоятельными.

3. Об обеспеченности пищей дают представление величины суточных рационов. На примере личинок черноморских рыб показано: а) сравнительное постоянство суточных рационов для каждой размерной группы личинок в пределах вида в разных условиях обитания; б) отсутствие зависимости между величинами суточных рационов и концентрацией пищевых организмов [58, 214].

Очень показательно, что при колебаниях численности основных объектов питания личинок — науплиусов копепод (в период перехода их на внешний корм) от 34 до 175 тыс. экз. под 1 м<sup>2</sup> в слое 0–25 м суточные рационы личинок в пределах определенных размерных групп каждого вида существенно не отличались.

В литературе имеется ряд указаний о величинах концентраций пищевых организмов, при которых кормовой фактор не оказывает решающего влияния на выживание и рост личинок [39, 102, 126, 131, 143, 152, 177, 228 и др.]. Е. А. Фесенко [228], Д. Н. Логвинович [126], Д. А. Панов и Ю. И. Сорокин [182] считают, что нормальное питание личинок обеспечивается концентрацией пищи в количестве 750–1000 экз/л, т. е. 750 тыс. — 1 млн. экз/м<sup>3</sup>. Биомасса в 39 мг/м<sup>3</sup> (при среднем весе науплиуса 0,0006 мг это составляет 65 тыс./м<sup>3</sup>) доступна только для наиболее активных, быстродвигающихся личинок сельди, а для основной массы личинок доступная биомасса составляет 125 мг/м<sup>3</sup>. Биомасса ниже 20 мг/м<sup>3</sup> лежит за пределами возможности питания личинок тихоокеанской сельди в период перехода на внешнюю пищу [152], наилучший рост личинок сазана в экспериментальных условиях был при концентрации пищевых организмов 1550–1890 экз/л [102], при плотности свыше 14 тыс. экз/м<sup>3</sup> кормовой фактор не оказывает решающего влияния на выживание личинок черноморской хамсы [177]. П. И. Груднин [39] считает, что при плотности организмов 30 тыс. экз/м<sup>3</sup> достигаются хорошие условия откорма и выживания личинок азовской хамсы, а при концентрации 10 тыс. экз/м<sup>3</sup> личинки гибнут. Нормальные условия для питания личинок азовской тюльки создаются при наличии пищевых организмов не менее 140–150 экз/л,

хорошая обеспеченность пищей создается, по данным автора, при концентрации 230-546 экз/л [145, 146].

Приведенные данные концентрации пищевых организмов, определяющей выживание личинок, настолько противоречивы, что составить определенное представление о действительных, близких к истине величинах, довольно трудно. Вычисленные различными авторами величины концентрации пищи очень высокие и, по-видимому, такая концентрация не часто встречается в естественных условиях. Большие расхождения данных о необходимых концентрациях пищи для нормальных условий питания и выживания показывают, что, исходя только из средних величин численности и биомассы, нельзя судить об обеспеченности пищей личинок и молоди рыб. В.М.Медников [136] подсчитал, что при условии равномерного распределения пресноводный планктон не может покрыть расход энергии на добычу его рыбами такого размера, как синец, чудской сиг, рипус. Автор приходит к выводу, что биомасса планктона без учета размеров составляющих ее планктеров и дисперсии их распределения не может характеризовать условия нагула планктофагов. В.С.Ивлев [72] отмечал, что "явление агрегатности может оказаться доминирующим фактором, перекрывая влияние, оказываемое на размеры рациона личинки той или иной средней плотности жертв" (с. 124). Агрегатность распределения пищевых организмов до сих пор не изучена, а данные по средней численности и биомассе мало помогут в выяснении степени обеспеченности вида пищей, так как обеспеченность определяется не только общей продукцией пищевых организмов, но также особенностями распределения и условиями использования этих организмов в зоне их наибольшей плотности.

Близкие величины суточных рационов одноразмерных личинок одного вида при разной, а в некоторые годы резко отличающейся численности пищевых организмов, по-видимому, можно объяснить особенностями их распределения и степенью агрегации. В связи с неравномерным, "пятнистым" распределением пищевых организмов в толще воды, необходимо переоценить методы оценки обилия и доступности пищи.

4. Показателем обеспеченности пищей и показателем наличия или отсутствия конкурентных отношений между разными видами, потребляющими одни и те же пищевые организмы, служит выедание основных форм зоопланктона. Многочисленными исследованиями по

питанию личинок рыб (как морских, так и пресноводных) установлено, что в период перехода на внешнее питание, а иногда и в более старшем возрасте, личинки питаются в основном науплиальными стадиями низших ракообразных [12, 13, 38, 39, 47, 49, 50, 124, 125, 129, 143, 146, 151, 152, 172-174, 190-192, 194, 200-202, 221, 290, 255 и многие др.]. Естественно возникает вопрос о конкурентных отношениях в результате выедания основного корма, пищевое сходство по которому может достигать, по нашим данным, 80 %.

Данные по выеданию пищевых организмов личинками разных рыб в период их наибольшей численности в море свидетельствуют об отсутствии напряженных внутри- и межвидовых пищевых взаимоотношений, так как эти величины составляли десятые и сотые доли процента от общей численности кормовых организмов в планктоне [58]. Интересно привести здесь суждение В.С.Ивлева [75, с. 334], который считает, что "характер трофических отношений сложился таким образом, что реально встречаемые в природе концентрации способны удовлетворять потребности организма на высшем уровне. Лишь не нормальные не часто имеющие место низкие концентрации пищи приводят к снижению рациона и, в крайних условиях, к голоданию и гибели животного".

В процессе филогенеза и онтогенеза у рыб, как и у других животных, вырабатывались приспособительные особенности, направленные на сохранение вида в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды [16]. При анализе вопроса об обеспеченности пищей необходимо учитывать эти особенности. Как адаптацию к лучшему использованию кормовой базы рассматривают особенности икротетания рыб и продолжительность нерестового сезона. По характеру икротетания рыбы делятся на два типа - одновременно и порционно нерестующих. По данным Л.С.Овен [162-165], одна самка султанки в экспериментальных условиях ежедневно выметывала 1400 - 22000 икринок в продолжение двух месяцев. В дальнейшем на основании многолетних исследований размножения черноморских рыб путем наблюдений за их нерестом в экспериментальных условиях и гистологического анализа половых желез сделан вывод о том, что из 21 вида изученных рыб 16 видов, в том числе хамса, ставрида, султанка, морской карась, морские собачки и др., обладают длительным, сезонным многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созреваания ово-

цитов [166, 167]. Т. В. Дехник [41-44] в результате многолетних наблюдений за развитием икринок и личинок рыб в естественных условиях установила ежедневное поступление новых порций икринок в планктон в течение всего периода нереста. Нерест массовых рыб Черного моря продолжается с мая по сентябрь.

В свете этих новых данных о длительности нерестового сезона и о характере икрометания большинства пелагических рыб Черного моря представляет интерес рассмотреть вопрос о влиянии на выживание личинок рыб возможного временного отсутствия или недостатка пищи. Ряд исследователей считает, что несовпадение в сроках развития личинок и их кормовых организмов приводит к смертности личинок из-за отсутствия необходимого для них на данном этапе развития состава пищевых организмов [99, 143-146, 172-177, 200, 202, 265, 282, 294 и др.]. По-видимому, высказанное предположение было бы правильным в отношении рыб с одно- или двух-трехпорционным нерестом. Для рыб с многопорционным нерестом возможное временное отсутствие корма может повлиять на выживание отдельного вымета, что вряд ли существенно отразится на численности поколения.

На более полное использование кормовой базы направлена разнокачественность икринок и личинок. Размеры икринок, а следовательно, и личинок у одного вида значительно колеблются. Даже одна самка выметывает икринки разных размеров [137]. О приспособительном значении разнокачественности икры и личинок рыб свидетельствуют данные многих исследователей [35, 59, 60, 118, 151-153, 195, 196, 198 и др.]. Таким образом, в естественных условиях, благодаря разному размеру и соответственно разным возможностям потреблять тот или иной род пищи, достигается расхождение в спектрах питания, что ведет к более полному использованию наличных кормовых ресурсов и к ослаблению возможных напряженных взаимоотношений.

В эксперименте личинки, которые происходили от одних и тех же родителей, содержащиеся в условиях избытка пищи, росли и развивались по-разному. Через 2-3 месяца после выклева встречались личинки разной длины, причем некоторые были в 2-4 раза крупнее других [254, 256, 271].

Эти данные показывают, что разноразмерность одновозрастных личинок в море нельзя объяснять плохими условиями питания. Выводы об обеспеченности пищей должны базироваться на знании

пищевых потребностей, численности и распределении пищевых организмов, их доступности, анализе внутри- и межвидовых пищевых взаимоотношений и т.д. Для достоверного суждения об обеспеченности пищей и ее влияния на выживание рыб в раннем онтогенезе необходимы детальные исследования причинно-следственных связей и дисперсный анализ данных.

## Л и т е р а т у р а

- I. Абдель-Малеk С.А. О суточном ритме питания трехиглой колюшки /*Gasterosteus aculeatus* L./ Кандалакшского залива Белого моря.- *Вопр.ихтиол.*, 1963, т.3, вып.3 (27), с.326-335.
2. Абдель-Малеk С.А. Питание взрослой корюшки /*Osmerus ereglanus dentex natio divinensis* Smitt/ в Кандалакшском заливе Белого моря.- *Вопр.ихтиол.*, 1966, т.6, вып.2 (39), с.336-345.
3. Агрба М.А. Пищевые потребности молоди стальноголового лосося в условиях Чернореченского форелевого хозяйства.- В кн.: *Вопросы физиологии рыб.*, вып.3, Тр.ВНИРО, т.85, М., ОНТИ, 1972, с.107-116.
4. Алексеева К.Д. Скорость обмена у молоди некоторых средиземноморских рыб.- *Гидробиол.журн.*, 1973, т.9, №3, с.38-44.
5. Алексеева К.Д. Методика определения активного обмена при произвольном плавании молоди рыб.- *Вопр.ихтиол.*, 1975, т.15, вып.2 (91), с.369-371.
6. Алексеева К.Д., Перешивайло В.Ф. Интенсивность обмена, подвижность и скорость плавания молоди ласкиря.- В кн.: *Вопр. экологической физиологии рыб.* Изд-во Воронежск. ун-та, 1975.
7. Ашофф Ю. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов.- В кн.: *Биологические часы.* М., 1964.
8. Базикалова А.Я., Вилисова И.К. Питание бентосоядных рыб Малого моря.- *Тр.Байкальской лимн.ст.*, 1959, т.17, с.382-497.
9. Богоров В.Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). Изд-во Главсевморпути, 1947.
10. Бокова Е.Н. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой.- *Рыбное хоз-во*, 1938, №6, с.29-32.
11. Бокова Е.Н. Потребление и усвоение корма воблой.- *Тр.ВНИРО*, 1939, т.11, с.5-24.
12. Бокова Е.Н. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития.- *Тр.ВНИРО*, 1955, т.31, вып.1.
13. Бокова Е.Н. Пищевые возможности молоди тильки Азовского моря в условиях зарегулирования стока.- *Вопр.ихтиол.*, 1955, вып.4, с.138-158.
14. Бокова Е.Н. Условия откорма молоди промысловых рыб в вос-

- точной части Таганрогского залива.- Вопр.ихтиол., 1959, вып.12, с.107-132.
- 15.Боква Е.Н. Оценка степени использования зоопланктона молодью рыб Таганрогского залива.- Тр.ВНИРО, 1964, т.55, с.89-96.
- 16.Боруцкий Е.В. О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей.- Тр.совещания по динамике численности рыб, вып.13.М., Изд-во АН СССР, 1961, с.67-77.
- 17.Боруцкий Е.В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. П.- Тр.Лимнолог.ст. в Косине, 1934, т.18, с.109-132.
- 18.Бродский К.А. Фауна веслоногих рачков /Calanoida/ и зоогеографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод.М.-Л., Изд-во АН СССР, 1957, с.1-122.
- 19.Вашкевичюте А.Ф. Питание и пищевые взаимоотношения молоди леща, плотвы и окуня в заливе Куршо-Марес на первом году жизни - Тр. АН ЛитССР., 1963, вып.1(30) .
- 20.Вернидуб М.Ф., Гузева М.И. О морфофизиологических этапах в развитии личинок рыб.- ДАН СССР, 1950, т.71,3, с. 585-588, 588.
- 21.Ветшева М.Я. Питание молоди леща в Аральском море на ранних этапах развития.- Изв. АН КазССР, сер. биологическая, 1965, вып.5, с.65-71.
- 22.Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белгосуниверситета им. В.И.Ленина, 1956, с.1-253.
- 23.Винберг Г.Г. и др. Методы определения продукции водных животных. Минск, "Высшая школа", 1968, с.1-59.
- 24.Воловик С.П. Материалы по биологии молоди симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) и некоторых рек Сахалина.- Вопр.ихтиол., 1963, т.3, вып.3 (28), с.506-512.
- 25.Воробьев В.П. Распределение леща в Азовском море.- Тр.АзЧерНИРО, 1938, вып.11, с.97-133.
- 26.Гаевская Н.С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов I. Метод быстрого определения влажности организмов.- Зоол.журн., 1949, т.28, вып.5, с.407-418.
- 27.Гаевская Н.С. Основные задачи изучения кормовой базы в питании рыб в аспекте главнейших проблем основ рыбного хо-

- заяства. - Тр.Совещ.по методике изучения кормовой базы, вып.6, М.,Изд-во АН СССР, с.6-21.
- 28.Гирса И.И. Доступность пищевых организмов некоторым рыбам при разной освещенности. - Тр.совещ.по динамике числ.рыб, вып.13, М., Изд-во АН СССР, 1961, с.335-360.
- 29.Гирса И.И. Суточный ритм питания сеюлеток некоторых рыб Белого моря. - В кн.: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Тезисы докладов всесоюзной конф. Мурманск, 1974, с.48-49.
- 30.Грауман Г.Б. Экология нереста балтийской трески и факторы, определяющие его эффективность. Автореф. канд. дис., Калининград, 1968, с.1-20.
- 32.Гресе И.И. Питание основных компонентов макрофауны в биоценозе цистозеры Черного моря. - Вопр. гидробиол., Тез.докл I съезда Всесоюзн.гидробиол. об-ва, 1955, с.106.
- 33.Григораш В.А. Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания. - Тр.совещ. по динамике численности рыб, М.,Изд-во АН СССР, вып.13, М.,1961, с.349-352.
- 34.Григораш В.А. Суточный ритм питания личинок плотвы на ранних этапах развития. - В кн.: Учинское и Можайское водохранилища, гидробиол. и ихтиол.исследов. Изд-во Моск. ун-та., 1963.
- 35.Григораш В.А. Закономерности питания некоторых карповых рыб на ранних этапах онтогенеза. Автореф. канд.дис.,Изд-во Моск. ун-та., 1968, с.1-14.
- 36.Гримальский В.А., К вопросу о ритмичности питания молоди карпа. - Тр.Кишиневского с-х. ин-та, 1961, т.25.
- 37.Гримальский В.А., Поздняков Ю.Ф. Выращивание сиговых рыб в прудах Молдавии. - Тр.Кишиневск.с-х. ин-та, 1950, т.5
- 38.Грудинин П.И. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок Азовской хамсы. - Тр.совещ.по динамике числ.рыб,1961, вып.13, с.163-183.
- 39.Грудинин П.И. Влияние экологических факторов на эффективность размножения азовской хамсы. - Тр.АзНИИРХ,1960, вып.8, с.163-183.
- 40.Дементьева Т.Ф. Методика изучения влияния естественных фак-

- торов на численность азовской хамсы.- Тр.ВНИРО, 1958, т.34, с.30-61.
41. Дехник Т.В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб.- Тр.Севаст.биол.ст., 1959, т.12, с.285-296.
42. Дехник Т.В. Этапы эмбрионального развития и суточный ритм размножения некоторых рыб Черного моря.- Тр.Севаст.биол.ст. 1961, т. 14, с.220-241.
43. Дехник Т.В. Некоторые закономерности колебаний численности и элиминации икринок и личинок *Engraulis engraulicholus ponticus* Alex в условиях Черного моря.- Тр.Севаст.биол.ст., 1963, т.16, с.340-358.
44. Дехник Т.В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев, "Наукова думка", 1970, с.1-234.
45. Дехник Т.В. По поводу статей В.Э.Зайки и Н.А.Островской Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб.- Вопр. ихтиол., 1974, т.14, вып.5 (88), с.922-926.
46. Дука Л.А. Питание молоди бычков /Gobiidae/. - Тр.Севаст. биол.ст. АН СССР, 1959, т.12, с.297-317.
47. Дука Л.А. Питание личинок черноморской хамсы /*Engraulis engraulicholus* L./- Тр.Севаст. биол.ст., 1961, т.14, с.242-253.
48. Дука Л.А. Питание личинок хамсы /*Engraulis engraulicholus* L./ в Адриатическом море. -Тр.Севаст. биол.ст., 1963, т.16, с.299-306.
49. Дука Л.А. Количественные показатели питания личинок черноморской хамсы. - Тр.Севаст.биол.ст., 1964, т.15, с.326-339.
50. Дука Л.А. Интенсивность питания и весовые приросты личинок черноморской хамсы /*Engraulis engraulicholus* L./ - Тр.Севаст. биол.ст., 1964, т.17, с.276-292.
51. Дука Л.А. Питание и весовой рост личинок *Engraulis engraulicholus* L. в морях Средиземноморского бассейна.- В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., "Наука", 1967, с.179-190.
52. Дука Л.А. Питание личинок хамсы /*Engraulis engraulicholus* *maoticus* Ryzanov/ в Азовском море.- Вопр. ихтиол., 1969, т.9, вып.2 (55), с.292-301.
53. Дука Л.А. Питание личинок рода *Callionymus* в Черном мо-

- ре.-В кн.: Биология моря, вып. 17, Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. Киев, "Наукова думка", 1969, с. 208-224.
54. Дука Л.А. Питание и пищевые взаимоотношения личинок и молоди рыб некоторых экологических группировок в биоценозе цистозирь. Сообщение I.-В кн.: Биология моря, вып. 31, Киев, "Наукова думка", 1973, с. 46-70.
55. Дука Л.А. Питание и пищевые взаимоотношения личинок и молоди рыб сем. Atherinidae Mugilidae - массовых представителей планкто-придонного комплекса в биоценозе цистозирь Черного моря. - Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов, ч. II. Киев, "Наукова думка", 1973, с. 91-96.
56. Дука Л.А., Гордина А.Д. Видовой состав и питание молоди рыб Черного моря в зарослях цистозирь. - В кн.: Вопросы экологии рыб южных морей, вып. 23, Киев, "Наукова думка", 1971, с. 133-159.
57. Дука Л.А., Гордина А.Д. Питание и пищевые взаимоотношения личинок и молоди рыб прибрежных зарослевых биоценозов Черного моря. - Тезисы докладов Всесоюзной конференции ПИНРО "Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития". Мурманск, 1974, с. 76-77.
58. Дука Л.А., Синюкова В.И. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, "Наукова думка", 1970, с. III-162.
59. Еремеева Е.Ф. Этапность развития и динамики численности рыб. - Тр. совещания по динамике численности рыб, М., Изд-во АН СССР, 1961, вып. 13, с. 180-184.
60. Емельянов С.В. Разнокачественность на стадии выклева личинок осетровых и костистых рыб, полученных из икры одной самки. - В кн.: Теоретические основы рыбоводства. М., "Наука", 1965, с. 187-204.
61. Еадин В.И. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных. - В кн.: Жизнь пресных вод СССР, №4, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1956.
62. Желтенкова М.В. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря. - Тр. ВНИРО, 1955, т. 31, вып. I.

63. Желтенкова М.В. Особенности питания и пищевых взаимоотношений рыб Азовского моря в период, до и после зарегулирования стока р.Дон.- Тр.Всесоюз.гидробиол.об-ва, 1963, т.13.
64. Задульская В.С., Смирнов К.С. Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцева моря.- Тр.ВНИРО, 1939, т.4, с.322-337.
65. Заика В.Е., Островская Н.А. Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб. 1.- Вопр.ихтиол., 1972, т.12, вып.1 (72), с.137-146.
66. Заика В.Е., Островская Н.А. Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб. 2.Процент питающихся потребителей при неустановившемся режиме питания. Среднее время поиска пищи.- Вопр.ихтиол., 1973, т.13, вып.1 (78), с.137-147.
67. Зайцев Ю.И. Морская нейстонология. Киев, "Наукова думка", 1970, с.68-69.
68. Зенкевич Л.А., Ероцкая В.А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря.- Докл.1 сессии Гос.океанол.ин-та, 1931, №4.
69. Зуссер С.Г. Суточные вертикальные миграции пелагических планктонных рыб.- Рыбное хоз-во, 1956, № 5, с.52-56.
70. Зуссер С.Г. К изучению причин суточных вертикальных миграций рыб.- Тр.совещ.ихтиол.комиссии АН СССР, 1958, вып.8, с.115-120.
71. Ивлев В.С. Баланс энергии растущей личинки *Silurus glanis*. - ДАН СССР, 1939, т.25, с.87-89.
72. Ивлев В.С. Биологическая продуктивность водоемов.- Успехи совр.биологии, 1945, т.19, вып.1, с.99-120.
73. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб.- М., Пищепромиздат., 1955, с.1-251.
74. Ивлев В.С. Выступление в прениях по докладам.- Тр.совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб.М., Изд-во АН СССР, 1955, с.150-156.
75. Ивлев В.С. Метод оценки обеспеченности рыб пищей.- Тр.Совещ. по динам.числ.рыб, вып.13, М., Изд-во АН СССР, 1961, с.330-336.
76. Ивлев В.С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося.- Вопр.ихтиол., 1962, т.2, вып.1 (22), с.158-168.
77. Ивлев В.С. Техника измерений активного обмена.- В.кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., Изд-во АН СССР, 1962, с.96-107.

78. Ивлев В.С. Интенсивность обмена и скорость движений личинок некоторых черноморских рыб. - *Вопр.ихтиол.*, 1964, т.4, вып. I (30), с.118-124.
79. Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. М., 1971, 1972, ч. I и 2.
80. Канаева И.П. Суточные изменения в питании азовской перкарпы. - *Вопр.ихтиол.*, 1956, вып.7, с.52-59.
81. Карзинкин Г.С. К изучению физиологии пищеварения рыб. - *Тр. лимнологической станции в Косине*, 1932, вып. Iб, с.85-123.
82. Карзинкин Г.С. К познанию рыбной продуктивности водоемов. 2. Изучение физиологии питания сеголетков зеркального карпа. - *Тр. лимнологич. станции в Косине*, 1935, вып. I9, с.21-66.
83. Карзинкин Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат., 1952, с. I-341.
84. Карзинкин Г.С., Кривобок М.Н. Методика постановки балансовых опытов по изучению обмена азота у рыб. - В кн: *Руководство по методике исследований физиологии рыб*. М., Изд-во АН СССР, 1962, с.108-126.
85. Кашкин Н.И. Суточные вертикальные миграции молоди некоторых видов рыб Таганрогского залива в связи с ее питанием. - *Вопр.ихтиол.*, 1955, вып.3, с.201-212.
86. Киселев И.А. Методы исследования планктона. - В кн: *Жизнь пресных вод СССР*, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1956, т.4, кн. I, с.183-265.
87. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. М.-Л., "Наука", 1969, с.140-197.
88. Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А. Определение стандартного обмена у рыб с использованием мембранного электрода. - *Тр. ВНИРО*, т.85; *Вопросы физиологии рыб*, 1972, вып.3М., ОНТИ, с.27-30.
89. Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А. Методические аспекты оценки интенсивности обмена у рыб. - В кн: *Энергетические аспекты роста и обмена водных животных*. Киев, "Наукова думка", 1972, с.81-82.
90. Коган А.В. О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища. - *Зоол. журн.*, 1963, т.42, вып.4 с.596-601.
91. Коган А.В. О суточном рационе и ритме питания густеры и синца Цимлянского водохранилища. - *Тр. Волгоградского отд. ГосНИОРХ*, 1965, т. I, с.156-164.

92. Коган А.В. О суточной динамике пищевого сходства у рыб. — Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. I, с. 105-110.
93. Кожов М.М. Животный мир озера Байкал, Иркутск, Огиз, 1947, с. I-315.
94. Константинов А.С. Общая гидробиология. Изд. 2-е испр. и доп. М., «Высшая школа», 1972, с. I-472.
95. Котов В.Д. Скорость переваривания пищи у дальневосточной скумбрии. — Изв. ТИНРО, 1957, т. 44, с. 249-252.
96. Краюхин Б.В. Физиология пищеварения пресноводных кистистых рыб. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 3-138.
97. Кривобок М.Н., Карасикова А.А. Особенности питания и роста популяций молоди сазана в нерестово-выростном хозяйстве Горелый. Тр. ВНИРО, 1953, т. 24, с. 178-198.
98. Крохин Е.М. Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехиглой колюшки респираторным методом. — Изв. ТИНРО, Владивосток, 1957, т. 44, с. 97-110.
99. Крыжановский С.Г. О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди. — Рыб. хоз-во, 1955, № I, с. 49-52.
100. Куделина Е.Н. Суточный рацион мальков бычков — кругляка и рижика на ранних этапах развития. — Тр. АзНИИРХ, 1963, вып. VI, с. 83-94.
101. Куделина Е.Н., Журавлева С.К. Питание copepod и личинок баянуса в Азовском море. — Тр. АзНИИРХ, 1963, вып. 6, с. 71-82.
102. Кудринская О.И. Влияние плотности кормовых организмов на питание личинок сазана. — Рыб. хоз-во, 1964, № 9, с. 9-10.
103. Кудринская О.И. Суточный ритм питания молоди леща, густеры и красноглазки. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 4, с. 77-79.
104. Кудринская О.И. Интенсивность обмена у личинок судака, окуня, леща и плотвы. — Гидробиол. журн., 1969, т. 5, с. 117-120.
105. Кудринская О.И. Влияние пищевого и температурного факторов на рост, развитие и выживаемость личинок судака и окуня. — Вопросы икhtiологии, 1970, т. 10, вып. 6 (65), с. 1035-1046.
106. Кудринская О.И. Энергетический баланс и обеспеченность пищей личинок судака. — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № I, с. 5-15.
107. Кудринская О.И. Оценка обеспеченности личинок рыб пищей методом энергетического баланса. — В кн: Энергетические

- аспекты роста и обмена водных животных, Киев, "Наукова думка", 1972, с. 91-93.
108. Кудрянская О.И. Соотношение между весом и длиной личинок некоторых видов рыб. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 1, с. 93-76.
109. Кудрянская О.И. Условия питания и обеспеченность пищей личинок судака и окуня в верхнем участке Кременчугского водохранилища. - В кн: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб. Киев, "Наукова думка", 1973, с. 5-37.
110. Кузнецова И.И. К методике изучения питания личинок и мальков карповых. - Тр. Касп. фил. ВНИРО, 1952, т. 12, с. 97-106.
111. Кузнецова И.И. Экология нереста воблы. Тр. ВНИРО, 1953, т. 24, с. 254-275.
112. Кузнецова И.И. Повышение выживаемости потомства у сазана / *surpinus carpio L.* /. - Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 9, с. 1367-1373.
113. Куликова Е.Б. Сравнительная уловистость нескольких типов планктонных сетей. - Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1954, т. II, с. 233-237.
114. Куликова Е.Б. Об уловистости ихтиопланктонных сетей, применявшихся на э/с "Витязь". - Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1956, т. 19, с. 330-333.
115. Кусморская А.П. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами. - Тр. ВНИРО, 1954, т. 28, с. 203-216.
116. Ланге Н.О. и др. Методика исследования морфо-экологических особенностей развития рыб в зародышевый, личиночный и мальковый периоды. - В кн: Методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов., Вильнюс, 1972.
117. Лапицкая Л.Н. Питание и пищевые взаимоотношения молоди рыб Цимлянского водохранилища в 1954 г. - Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 45, с. 160-177.
118. Лебедев Н.В. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб. - Тр. конференции, посвященной 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции, "Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов". М., 1959, с. 779-787.
119. Лебедева Л.И., Козлова Е.И. Размерно-весовая характеристика живых и фиксированных формалином пресноводных *Gadocera*. - Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 2, с. 73-80.
120. Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом фау-

нистическом комплексе. - Журн.общей биологии, 1974, т.35, № 5, с.692-709.

- I21. Липская Н.Я. Продолжительность переваривания пищи барабулей *Mullus barbatus ponticus* Essipov. - Тр.Севаст. биол. ст., 1959, т. II, с.200-212.
- I22. Липская Н.Я. Биология питания барабули. Автореф. канд. дис., Одесса, 1960, с. I-18.
- I23. Липская Н.Я. Потребление кислорода барабулей /*Mullus barbatus ponticus* Essipov/ в зависимости от температуры и его связь с суточным ритмом и интенсивностью питания. - Тр. Севаст. биол. ст., 1961, т. I4, с.202-214.
- I24. Лисивненко Л.Н. Планктон и питание личинок салаки в Рижском заливе - Тр.НИИРХ, ЛатвССР, Рига, 1961, вып.3, с.105-138.
- I25. Лисивненко Л.Н. Биология личинок и мальков весенне-нерестующей салаки и факторы, определяющие успешность ее воспроизводства. Автореф. канд. дис., Рига, 1963, с. I-25.
- I26. Логвинович Д.Н. О некоторых факторах, определяющих урожай молоди азовской тюльки. - Тр.АзЧерНИРО, 1955, вып. I6, с.241-252.
- I27. Логвинович Д.Н. Материалы по питанию личинок и мальков донских судака и леда и мальков перкарины. - Тр.АзЧерНИРО, 1955, вып. I6, с.253-264.
- I28. Логвинович Д.Н. Суточный пищевой рацион личинок и мальков азовского рыбца. - Тр.АзНИИРХ, 1962, вып. 3, с.64-73.
- I29. Логвинович Д.Н., Фельдман В.А. О питании личинок азовской тюльки. - Тр.АзЧерНИРО, 1961, вып. I5, с.251-266.
- I30. Лубны-Гернык Е.А. Связь состава пищи молоди минтая с распределением планктона. - Тр.Ин-та океанологии, 1962, т. 58, с. I57-163.
- I31. Лисев М.Н. и др. Lishev M.N., Rannak L.A. and Lisivnenko L.N. Condition of the Baltic herring stock in North-Eastern Baltic and the Gulf of Riga. JCES O.M., Baltic-Belt Seas Committee, no 124, 1960
- I32. Мантейфель Б.И. и др. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб. - В кн: Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М., "Наука", 1965, с.2-81.
- I33. Матвеева Р.П. Питание молоди судака в нерестово-выростном хозяйстве в 1953 г. - Вопр.ихтиол., 1955, вып.5, с.61-68.

134. Матвеева Р.П. Питание молоди сельдевых в Северном Каспии. - Тр. Всесоюз. гидробиолог. об-ва, 1957, т. 8, с. 368-386.
135. Матвеева Р.П. Питание и кормовая база личинок сельди в нижней Волге до и после сооружения Волгоградской плотины. - Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 325-335.
136. Медников Б.М. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов. - Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 2 (23), с. 299-309.
137. Мейен В.А. Годовой цикл изменений яичников воibly Северного Каспия. - Тр. ВНИРО, 1940, т. II, 2, с. 99-113.
138. Мельничук Г.Л. Пищевые потребности и баланс энергии молоди сазана Кременчугского водохранилища - Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 5, с. 50-56.
139. Мельничук Г.Л. Пищевые потребности и баланс энергии молоди леща, плотвы, густеры, синца и судака Кременчугского водохранилища. - В кн: Пищевые потребности и баланс энергии у рыб, Киев, "Наукова думка", 1973, с. 50-118.
140. Методы определения продукции водных животных. Минск, "Высшая школа", 1968, с. I-59.
141. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., "Наука", 1974, с. I-254.
142. Милославская Н.М. Межвидовые отношения на дне моря. - Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 1964, вып. 5 (9), с. 63-124.
143. Михман А.С. Некоторые новые данные о питании личинок азовской тюльки *Clupeonella delicatula* (Nordmann) и о роли кормового фактора в колебаниях ее численности. - Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 5 (58), с. 879-886.
144. Михман А.С. О закономерностях использования промыслового стада азовской тюльки. - Тр. молодых ученых, I выпуск ОНТИ, М., 1970, с. 156-163.
145. Михман А.С. Влияние естественных факторов на численность азовской тюльки. - Тр. ВНИРО, 1970, т. 71, с. 167-179.
146. Михман А.С. Биология размножения азовской тюльки. Автореф. канд. дис. ., М., 1970, с. I-30.
147. Набережный А.И. и др. Питание чудского сига, акклиматизируемого в прудах Молдавии. - Тр. Ин-та биол. МАН СССР, 1960, вып. 2, с. 59-76.

148. Набережный А.И. и др. Питание личинок чудского сига в прудах Молдавии. - В кн: Вопр. гидробиол. и ихтиол. водоемов Молдавии. Кишинев, 1961.
149. Назвич Л.Г. К вопросу о питании молоди балтийской трески. - Тр. Балтийск. филиала ВНИРО, 1955, вып. I, с. 99-103.
150. Наумов П.И. Экология животных. М., "Высшая школа", 1963, с. I-618.
151. Никитинская И.В. О разнокачественности личинок сахалинской сельди *Clupea harengus pallasii* Val. - Науч. докл. высшей школы, сер. Биол. науки, 1958, 4, с. 31-36.
152. Никитинская И.В. О начале активного питания личинок сахалинской сельди / *Clupea harengus* Val. / - Зоол. журн., 1958, 37, вып. 10, с. 1568-1571.
153. Никитинская И.В. Приспособительное значение разнокачественности личинок сельди. - Тр. совещ. по динамике численности рыб., 1961, вып. 13, М. Изд-во АН СССР, с. 391-392.
154. Никитинская И.В. Морфо-экологические особенности постэмбрионального развития сахалинской сельди *Clupea harengus pallasii* Val. - Вопр. ихтиол., 1966, т. 6, вып. 2 (39), с. 277-289.
155. Николаев И.И. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение. - Зоол. журн., 1950, т. 29, с. 523-529.
156. Никольский Г.В. О закономерностях внутривидовых пищевых взаимоотношений у рыб. - Бюл. МОИП, 1949, т. 54, № I, с. 3-16.
157. Никольский Г.В. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления числен. стада рыб. - В кн: Очерки по общим вопр. ихтиол., М., Изд-во АН СССР, 1958, с. 306-317.
158. Новикова Н.С. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных уловиях. - Вестн. Моск. ун-та, 1949, № 9, .
159. Новикова Н.С. Поведение воблы Северного Каспия на местах откорма. - Вопр. ихтиол., 1956, вып. 7, с. 36-51.
160. Новикова Н.С. Некоторые вопросы питания и кормового поведения трески и пикши Баренцева моря. - Тр. Мурм. морск. биол. ин-та, 1965, вып. 7 (II), с. 3-47.
161. Новикова Н.С. и Михалкович В.И. Опыт многосуточных наблюдений за питанием трески и пикши Баренцева моря. - Тр. ПИНРО, 1963, вып. 15, с. 131-147.

162. Овен Л.С. О специфике порционного икротетания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Esairov - Вопр.ихтиол., 1961, вып.17, с.33-38.
163. Овен Л.С. Овогенез и годичный цикл изменений яичников у черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Esairov. - Тр.Карадагск.биол.ст., 1961, вып.1, с.7-23.
164. Овен Л.С. О порционном икротетании у некоторых черноморских рыб. - Вопр.экологии, 1962, 5, с.149-150.
165. Овен Л.С. Об особенностях полового цикла, порционного икротетания и плодовитости черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Esairov и некоторых других рыб Черного моря. Автореф. канд.дис. ., Одесса, 1962, с.1-155.
166. Овен Л.С. Особенности порционного икротетания черноморских рыб. - В кн: Вопросы гидробиол. М., "Наука", 1965, с.319-320.
167. Овен Л.С. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. Киев, "Наукова думка", 1970, с.1-211.
168. Овчаров О.П. Роль вихреобразования в локомоции рыб. Автореф.канд.дис. ., Одесса, 1972, с.1-22.
169. Озинковская С.П. Размножение тельки в Каховском водохранилище. - Автореф.канд.дис. ., Кишинев, 1969, с.1-28.
170. Окул А.В. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря. - Зоол.журн., 1941, т.20, вып.4-5.
171. Олифан В.И. О суточных ритмах питания мальков байкальского хариуса и о суточных ритмах у молоди рыб вообще. - ДАН СССР, 1957, т.114, №3, с.669-671.
172. Павловская Р.М. Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития. - Тр.АзЧерНИРО, 1955, вып.16, с.99-120.
173. Павловская Р.М. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. - Тр.АзЧерНИРО, 1958, вып.17, с.75-110.
174. Павловская Р.М. О выживаемости личинок хамсы в северо-западной части и в некоторых других районах Черного моря в 1954-1955 гг. в зависимости от кормовых условий. - ДАН СССР, 1958, т.120, № 2, с.415-418.
175. Павловская Р.М. Основные причины колебаний урожайности

- поколений черноморской хамсы. - М., Изд-во отдела научно-технической информации, 1963, вып.9, с.23-35.
176. Павловская Р.М. О питании личинок черноморской хамсы. -Тр. АзЧерНИРО, 1964, вып.23, с.115-118.
177. Павловская Р.М. Особенности воспроизводства запаса черноморской хамсы. - В кн: Теоретич.основы рыбовод. М., "Наука", 1965, с.92-97.
178. Панов Д.А. О питании личинок леща Куйбинского водохранилища. Сообщ. I эксперимен. исследован. - Тр. Инст. биол. водохрани. АН СССР, 1960, вып.3 (6), с.176-181.
179. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Скорость переваривания пищи личинками леща. - Бюлл. Ин-та биол. водохрани. АН СССР, 1962, № 13, с.24-26.
180. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Влияние предварительного голодания на активность питания личинок густеры. - В кн: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, М.-Л., Изд-во АН СССР, 1963, с.35-38.
181. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Определение оптимальной концентрации корма для личинок леща с помощью радиоактивного углерода  $C^{14}$ . - В кн: Биология рыб волжских водохранилищ. Тр. Ин-та внутр. вод., 1966, вып.10/13, с.108-110.
182. Панов Д.А., Сорокин Ю.И. Определение пороговой концентрации пищи для личинок рыб при помощи радиоактивного углерода  $C^{14}$ . - Вopr. ихтиол., 1967, т.7, I (42), с.129-141.
183. Панов Д.А. и др. Экспериментальное изучение питания молоди толстолобиков. - Вopr. ихтиол., 1969, т.9, вып. I (54), с.138-152.
184. Шарин Н.В. и др. Количественное распределение приповерхностного ихтиопланктона в западной части Тихого океана. - Океанология, 1972, вып.6, с.1078-1083.
185. Петипа Т.С. Наблюдение над поведением зоопланктона во время солнечного затмения. - ДАН СССР, 1955, т.104, 2, с.323-325.
186. Петипа Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря. - Тр. Севаст. биол. ст., 1957, т.9, с.39-57.
187. Петипа Т.С. Суточный ритм расхода и накопления жира у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. - ДАН СССР, 1964, т.156.6, с.1440-1443.

188. Петипа Т.С. Питание и энергетический баланс некоторых массовых планктонных копепод Черного моря, относящихся к различным экологическим группировкам. Автореф. канд. дис. ., М., 1964, с. I-15.
189. Петипа Т.С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. - В кн: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, "Наукова думка", 1967, с. 108-119.
190. Пинус Г.Н. О роли пищевой обеспеченности производителей и личинок в воспроизводстве Азовской тюльки. - Тр. молодых ученых, 1969, вып. I, М., ОНТИ, с. 175-191.
191. Пинус Г.Н. Питание личинок азовской тюльки и влияние условий откорма на численность потомства. - Вопр. ихтиол., М., 1970, т. 10, вып. 4 (63), с. 700-710.
192. Пинус Г.Н. Факторы, определяющие численность Азовской тюльки /*Clupeonella delicatula delicatula* N./ в период зарегулирования стока Дона. Автореф. канд. дис. ., Петрозаводск, 1971, с. I-34.
193. Покровская И.С. Питание личинок сельди у юго-западного побережья Сахалина. - Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 202-204.
194. Покровская И.С. Питание личинок сахалинской сельди. - Изв. ТИНРО, 1957, т. 44, с. 39-56.
195. Поляков Г.Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. - Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 3, с. 403-414.
196. Поляков Г.Д. Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одновозрастной популяции рыб в связи с условиями питания. - Вопр. ихтиол., 1960, вып. 16, с. II-33.
197. Потемкина Д.А. Возрастные стадии некоторых Серферода Черного моря. - Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. I, с. II9-125.
198. Привольнев Т.И. Влияние величины икринок на рост молоди лосося /*Salmo salar* L./ - Тр. Томского госун-та им. В.В. Куйбышева, 1960, т. 148, с. 93-102.
199. Расс Т.С. Инструкция по поиску рыбы по плавающей икре. Пекин, 1965, с. I-30.
200. Ревина Н.И. К вопросу о размножении и выживания икры и молоди крупной ставриды в Черном море. - Тр. АзЧерНИРО, 1958, вып. 17, с. 273-299.

201. Ревина Н.И. Размножение "крупной" ставриды в Черном море и биология ее молоди. Автореф. канд. дис., Одесса, 1961, с. I-16.
202. Ревина Н.И. Питание молоди ставриды в Черном море. Сб. научно-технич. информации, 1963, вып. 9, с. 3-12.
203. Ревина Н.И. Развитие и питание ставриды на первом году жизни. - Тр. АзЧерНИРО, вып. 23 М., "Пищевая промышленность" 1964, с. 105-114.
204. Ревина Н.И. Некоторые элементы азотистого обмена у сеголетков ставриды. - Тр. АзЧерНИРО, 1964, вып. 22, с. 133-136.
205. Романова Г.П. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. - Тр. биол. ст. "Борок", 1958, вып. 3, с. 273-303.
206. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. I-262.
207. Руководство по методике исследований физиологии рыб. М., Изд-во АН СССР, 1962, с. I-262.
208. Сажина Л.И. Науплиальные личинки массовых пелагических *Sopercoda* Черного моря. - Определитель фауны Черного и Азовского морей., Киев, "Наукова думка", 1969, с. 152-163.
209. Синюкова В.И. О питании личинок некоторых литоральных рыб в Севастопольской бухте. - Тр. Севаст. биол. ст., 1960, т. 13, с. 254-268.
210. Синюкова В.И. Об обеспеченности пищей личинок ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev / на ранних этапах развития. - Тр. Севаст. биол. ст., 1963, т. 16, с. 282-292.
211. Синюкова В.И. Питание личинок черноморской ставриды. - Тр. Севаст. биол. ст., 1964, т. 15, с. 302-325.
212. Синюкова В.И. Об обеспеченности пищей личинок массовых рыб Черного моря. - В кн: Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. Киев, "Наукова думка", 1969, с. 197-207.
213. Синюкова В.И. Суточный ритм питания личинок карася, султанки и морских собачек в Черном море. - В кн: Биология моря, вып. 23, Киев, "Наукова думка", 1971, с. 121-132.
214. Синюкова В.И. Питание и пищевые взаимоотношения личинок рыб Черного моря. Автореф. канд. дис., Севастополь, 1973, с. I-24.

215. Сянюкова В.И. Количественные показатели питания молоди ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev и морского караса *Diplodus annularis* (Linne) - В кн: Биология моря, вып. 29. Киев, "Наукова думка", 1973, с. 99-112.
216. Спановская В.Д., Григораш В.А. Суточный ритм питания некоторых карповых рыб. - Вопр. ихтиол., 1961, т. I, вып. 2 (19), с. 297-306.
217. Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. - В кн: Планктон и бентос внутренних водоемов. М., Изд-во АН СССР, 1966, с. 75-119.
218. Сорокин Ю.И., Цанов Д.А. Баланс потребления и расходования пищи личинками леща на разных этапах развития. - ДАН СССР, 1965, т. 165, 2, с. 454-456.
219. Строганов Н.С. Методики определения дыхания у рыб. Руководство по методике исследований физиологии рыб. 1962, М. Изд-во АН СССР, с. 35-95.
220. Студеникина Е.И., Черепяхина М.М. Средний вес основных форм зоопланктона Азовского моря. - Гидробиол. журн., 1969, № 3, с. 89-91.
221. Сушкина А.П. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге. Материалы по биологии сельдей Северного Каспия. - Тр. ВНИРО, 1940, т. 14, с. 171-210.
222. Сушкина А.П. Суточный ритм питания и вертикальные миграции *Calanus finmarchicus* (Gunn) в связи с его жирностью. - Вопр. экологии, 1962, т. 5, с. 211.
223. Сушкина А.П. Скорость расходования жира при различной температуре и жизненный цикл у *Calanus finmarchicus* (Gunn) и *C. glacialis* Jaschn. - Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 7, с. 1004-1013.
224. Сысоев Н.Н. Некоторые гидробиологические испытания планктонных сетей. - Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1956, т. 19, с. 324-329.
225. Сычева А.В. О суточном ходе питания пеляди. - Вопр. ихтиол. 1955, вып. 4, с. 173-174.
226. Тарвердиева М.И. Материалы по питанию баренцевоморской трески *Gadus morhua* L. в условиях эксперимента. - Вопр. ихтиол., 1962, т. 2, вып. 4 (25), с. 703-716.

227. Уломский С.Н. О выедании озерного планктона рипусом в озерах Урала. - Изв. ВНИРО, 39, 1957.
228. Фесенко Е.А. Питание личинок судака и кормовая база в р. Дон и восточной части Таганрогского залива. - ДАН СССР, 1953, т. 93, вып. 3, с. 559-562.
229. Фортунатова К.Р. Об индексах питания у рыб. - Вопр. ихтиол., 1964, т. 4, вып. I (30), с. 188-189.
230. Цаев Р.Я. Питание и пищевые миграции лангусты Баренцева моря. М.-Л., "Наука", 1964, с. I-139.
231. Цуникова Е.П. Суточные пищевые рационы молоди судака и тарани в кубанских нерестово-выростных хозяйствах. - Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 5 (64), с. 870-875.
232. Чайнова Л.А. Питание каспийского пузанка. - Тр. ВНИРО, 1940, т. 14, с. 211-237.
233. Чайнова Л.А. Питание кильки в Северном Каспии. - Тр. ВНИРО, 1951, т. 18, с. 245-255.
234. Чайнова Л.А. Питание черноморской хамсы. - Тр. ВНИРО, 1954, т. 28, с. 49-64.
235. Чепурнов В.С. и др. Суточный рацион и суточный ритм питания молоди глоссы в условиях лимана Шаболов. - Уч. записки Кшиневск. ун-та, вып. I, 1962.
236. Шварц О.С. и др. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1968, вып. 58, Свердловск, Уральский филиал АН СССР, с. I-247.
237. Шмелева А.А. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. - Тр. Севаст. биол. ст., 1963, т. 16, с. 153-159.
238. Шмелева А.А. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря, Сообщение I, - Тр. Севаст. биол. ст., 1964, т. 15, с. 53-68.
239. Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, М., Пищепромиздат, 1952, с. I-268.
240. Шульман Г.Е. Элементы азотного баланса и пищевые рационы азовской хамсы /*Engraulis engraulicholus caucasicus* Puzanov/. - ДАН СССР, 1962, т. 147, АН СССР, М., с. 724-726.
241. Шустов Ю.А. О суточной ритмике пищевой активности и суточ-

- ных рационах сеголеток лосося *Salmo salar* L. - В кн: Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Всесоюзн. конф. Тезисы докл. ПИПРО, Мурманск, 1974, с. 234-235.
242. Элькина Б.Н. О суточном ритме питания воibly и сазана в рыбхозе "Горелый" в дельте р. Волги. - Докл. ВНИРО, 1952, вып. I, .
243. Яшнов В.А. К методике количественного учета населения зарослей макрофитов в море. - Тр. Карадагской биол. ст., 1957, вып. I4, с. I22-I27.
244. Aron W. Some aspects of sampling the macroplankton. - Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman, internat. explorat. mer. 153, 1962, p. 29-38.
245. Aron W. and Collard S. A study of the influence of net speed on catch. - Limnol. Oceanogr. 14, 1969, p. 242-249.
246. Arthur D.K. The particulate food and food resource of the larvae of three pelagic fishes, especially the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). - Ph. D. thesis University of California, Scripps. Inst. Oceanogr. 1956, 1-231 pp.
247. Bainbridge R. Underwater observation on the swimming of marine zooplankton. - J. Mar. Biol. Ass, v, 31, I, 1952.
248. Baikov M.D. How to estimate the daily food consumption of fish under natura conditions. - Trans, Americ. Fish. Soc., v. 65, 9, 10, 11, 1935, c. 288-289.
249. Barkley R.A. The theoretical effectiveness of towed-net samples as related to sampler size and to swimming speed of organisms. - J. Cons. 29, 1964, p. 146-157.
250. Barkley R.A. Selectivity of towed net samplers. - Fishery Bulletin, Vol. 70, 3, 1972, p. 799-821.
251. Berner L. The food of the larvae of the northern anchovy *Engraulis mordax*. - Bull. Inter - Am, trop, Tuna Comm 4(1), 1959, p. 3-22.
252. Bhattacharyya R.N. The food and feeding habits of larval and postlarval herring in the northern North sea. - Mar. Res. Scot, 3, 1957, p. 1-14.
253. Bishai H.M. The effect of water currents on the survival and distribution of fish larvae. - J. Cons, int. Explor. Mer, 25, 1965, p. 134-146.

254. Blaxter J.H.S. Herring Rearing II. Rearing beyond the yolk-sac stage. - Mar. Res. Scot. 1962 (1), p. 1-18.
255. Blaxter J.H.S. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. - Rep. Calif. Cooperat. Oceanic. Fish. In vest 10, 1965, p. 79-88.
256. Blaxter J.H.S. and Hempel J., Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringsbrut. - Helgoländer wiss. Meeresunters. Band 7, Heft. 5, Hamburg., 1961, p. 260-284.
257. Blaxter J.H.S. and Staines M.E. Food searching Potential in marine fish larvae. - Fourth European Marine Biology Symposium. Edited by D.J. CRISP, 1971, p. 647-486.
258. Bowers A.B. and Williamson D.I. Food of larval and early post-larval stages of outumn spawned herring in Manx waters. - Rep. Mar. biol. Stn. Pt. Erin 63, 1951, p. 17-25.
259. Carline R.E. and J.D. Hall. Evaluation of a method for estimating food consumption rates of fish. - J. Fish. Res. Board. Can. 30, 5, 1973; p. 623-629.
260. Clutter R.I. and Anraku M. Avoidance of samplers. In D.J. Tranter (editor), part I. Reviews on zooplankton sampling methods, UNESCO, Monogr. Oceanogr. Methodol. 2, Zooplankton sampling, 1968, p. 57-76.
261. Davis G.E. and G.E. Warren. Estimation of food consumption rates. In W.M. Ricker (ed) Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburg, 1968, p. 204-225.
262. Dickie L.M. Food Chains and fish production. - Spec. Publ. Int. Commis. Northwest Atlant. Fish, 8, Discuss; 1972, p. 201-219.
263. Gowan J.A., Brown D. Univer. Calif. Scripps. Inst. Ocean., 1966.
264. Hardy A.C. and Bainbridge R. Vertical migration of plankton animals. - Nature. London, 1951, Vol. 168, 4269, c. 327-328.
265. Hjort I. Fluctuations in the great fisheries of northern, Europe viewed in the light of biological research - Papp. Proc. Verb. Cons. Explor. Mer, V. 20., 1914, p. 1-228.
266. Hentschel F. Die Nahrung der Heringslarven. - Helgoländ. Wiss. Meeresunters, 3, 1950, p. 59-81.

267. Hunter J.R. Swimming and feeding behavior of larval anchovy, *Engraulis mordax*. - Fishery Bulletin Vol 70, 3, 1970; p. 821-839.
268. Isaacs J.D., Kidd L.W. Isaacs-Kidd midwater trawl. Scripps. Inst. Oceanogr. Ref. 53-3, 1953, p. 1-18.
269. Isaacs J.D., Brown D.M. Isaacs-Brown opening-closing trawl. Univ. Calif. Scripps. Inst. Oceanogr. Ref., 66, 1966, p. 18.
270. Jones A. Studies on egg development and larval rearing of turbot *Scophthalmus maximus* L. and brill *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory.-J. mar. biol. ASS. U.K., 52, 1972, p. 965-986.
271. Kurata H. Preliminary report on the rearing of the herring larvae. - Bull. Hokkaido. Reg. Fish. Res. Lab. 20, 1959, p. 117-138.
272. Kramer H.A., Smith L. First-year growth of largemouth Bass *Micropterus salmoides* (Lacepède) and some related Ecological factors.-Trans, Amer. Fish. Soc. 89, 2, 1960.
273. Lasker R., Feder H.M., Theilacker G.H., May R.C. Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in laboratory. - Marine Biol. vol. 5, N 4, 1970, p. 345-353.
274. Lebour M.V. The food of post-larval fish-J. Mar. Biol. ASS. V. 11, N 4, 1918, p. 433-469.
275. Lebour M.V. Feeding Habits of some young Fish.-J. Mar. Biol. Ass. N.S. Vol. 12, no I, 1919, p. 9-21.
276. Lebour M.V. The food of young fish. - J. Mar. Biol. Assoc., vol. 12, no 2, 1920, p. 261-324.
277. Lebour M.V. The food of young clupeoids. - J. Mar. Biol. Ass. vol. 12, no 3, 1921, p. 458-467.
278. Lenarz W.H. Mesh retention of larvae of *Sardinops caerulea* and *Engraulis mordax* by plankton nets.-Fish. Bull. U.S. 70, 1972, p. 839-948.
279. Marr J.C. The critical period in the early life history of marine fishes.-J. Cons. Int. Explor. Mer. 21 (2), 1956, p.160-170.
280. Murphy G.I. and Clutter R.I. Sampling anchovy larvae with a plankton purse seine. - Fish. Bull. U.S. 70, 1972, p. 789-798.

281. O'Brien W. John, Vinyard Gary L. Comment on the use of Ivlev's electiviti index with planktivorous fish. - J. Fish. Res. Board Can., 1974, 31, N 8, c, 1427-1429.
282. Ogilvie H.S. Observations on the food of the post-larval, herring from the scotfish coast. - Fish. Bd. Scotland, Sci. Invest, no I, 1927, p. 1-10.
283. Qasim S.Z. Rearing experiments on marine teleost larvae and evidence of theier need for sleep. - Nature, Lond, 175, 1955.
284. Riley J.D. Marine fish culture in Britain Plaice (*Pleuronectes platesma* L.) Post-larval feeding on *Artemia salina* L., nauplii and the effects of varying feeding levels. - J. Cons. Int. Explor. Mer. 30, no 2, 1966, p. 204-221.
285. Roede M.J. Color as related to size, sex and behavior in seven caribbean labrid fish species. - Studies on the fauna of Gurasao and other Caribbean islands, v. 42, Martinus nijhoff, 1972, p. 38-43.
286. Rosenthal H. Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings, *Clupea harengus* L. - Ber Dtsch. Wiss. Kommis. Meeresforsch, 20, no I, 1969, p. 60-69.
287. Rosenthal H. and Hempel J. Experimental estimates of minimum food density for herring larvae. - Rap. et Procés - Verbaux. des réunions, v, 160, 1971.
288. Ryland J.S. The swimming speeds of plaice larvae. - J. Experim. Biol., v. 40, 2, 1963, c. 285-299.
289. Sameoto D., Jaroszjnshe L. Otter surface sampler: a new neuston net. - J. Fish Res. Board of Canada, 1969, 26, no. 8, august, c. 2240-2244.
290. Schumann G.O. Some aspects of behavior in clupeid larvae. - Rep. Calif. Cooperat. Oceanic Fish. Invest, Repts, 10, 1965, p. 71-78.
291. Scott A. On the food of young plaice (*Pleuronectes platesa*). - J. Mar. Biol. Ass. 12, 1922, p. 678-687.

292. Shelbourne I.E. The feeding habits of plaice post-larvae in the Southern Bight. - J. Mar. Biol. Ass. 32, no. 1, 1953, p. 149-159.
293. Shelbourne I.E. A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding on *Oikopleura*. - J. Mar. Biol. Ass. 42, no 2, 1962, p. 243-252.
294. Soleim P.A. Årsaker til rike og fattige årganger av sild. - Fiskeridirekt. Skr. 7, 2, Bergen, 1942, p. 1-39.
295. Szlauer L. Metody plowu naryoku siel i sielawy, Gospod. rybna, no I, 1974, p. 11-13.
296. Tanaka Masaru. Исследование строения и функции пищеварительной системы личинок костистых рыб. I. Развитие пищеварительной системы на предличиночных стадиях. *Теруураку гсассу Япон*; J. Ichthyol, no 16, I, 1969.
297. Werff A., van der. On a new material for screening plankton. Amsterdam, Nat., I, 1950, 53-54.
298. Wiborg R.F. Factors influencing the Size of the Year - Classes in the Arcto-Norwegian Tribl of Cod. - Reports of Norwegian Fishery and Marine Investigations, 11 (8), 1957.

## С о д е р ж а н и е

Введение . . . . .	3
I. Орудие лова личинок и мальков рыб . . . . .	5
I. Сети ихтиопланктонные. . . . .	5
2. Тралы, ловушки и др. . . . .	9
II. Методика сбора и камеральной обработки проб . . . . .	15
I. Сбор материалов в море . . . . .	15
2. Первичная обработка проб ихтиопланктона . . . . .	19
3. Обработка содержимого пищеварительных трак- тов личинок и мальков рыб . . . . .	20
III. Строение пищеварительной системы у личинок и молоди рыб . . . . .	25
I. Морфология пищеварительной системы личинок и мальков морских рыб . . . . .	25
2. Определение длины кишечника и пищеварительной поверхности . . . . .	31
3. Реакция пищеварительных соков . . . . .	33
IV. Количественные методы исследования питания личинок и мальков рыб в естественных и экспериментальных условиях . . . . .	36
I. Методы исследования качественного состава пищи . . . . .	36
2. Индексы наполнения кишечника пищей . . . . .	47
3. Суточный ритм питания . . . . .	49
4. Определение продолжительности переваривания пищи . . . . .	53
5. Определение суточных рационов и пищевых по- требностей у личинок и мальков рыб . . . . .	63
V. Методы определения параметров, используемых при количественной оценке питания . . . . .	78
I. Изучение скорости движений личинок рыб . . . . .	78
2. Взвешивание живых личинок и мальков . . . . .	80

3. Определение среднего сырого веса личинок . .	82
4. Определение сухого веса личинок . . . . .	84
5. Зависимость между весом и длиной личинок и мальков морских рыб . . . . .	87
<b>У I. Исследование пищевых отношений . . . . .</b>	<b>95</b>
1. Избирательная способность . . . . .	95
2. Выедание . . . . .	97
3. Пищевые взаимоотношения . . . . .	98
4. Обеспеченность пищей и ее показатели . . .	101
<b>Литература . . . . .</b>	<b>110</b>

**Лиция Андреевна Дука,  
Валентина Ивановна Смяжкова**

**РУКОВОДСТВО ПО ИЗУЧЕНИЮ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК  
И МАЛЬКОВ МОРСКИХ РЫБ В ЕСТЕСТВЕННЫХ  
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

**Печатается по постановлению ученого совета  
Института биологии южных морей им. А.О.Ковалевского  
АН УССР**

**Контрольный редактор А.А.Шатилова  
Художественный редактор Н.И.Возный  
Технический редактор И.М.Баджиева  
Корректор С.В.Лисицына**

---

БФ 35981. Подписано в печать 6.У 1976 г. Бумага офс. № 2.  
Формат 60x84 1/16. Усл.печ.листов 7,9. Уч.-изд.листов 7,57.  
Тираж 500 экз. Иад. №339 зак. Зак. № 6-447. Цена 48 коп.

---

Издательство "Наукова думка", 252601, Киев-4, ГСП, ул.Репина, 3.  
Киевская книжная типография научной книги республиканского  
производственного объединения "Полиграфкнига" Госкомиздата  
УССР. 252004, Киев-4, ул. Репина, 4.