

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

РУКОВОДСТВО
ПО ИЗУЧЕНИЮ
ПИТАНИЯ РЫБ
В ЕСТЕСТВЕННЫХ
УСЛОВИЯХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

1961

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
О Т Д Е Л Е Н И Е Б И О Л О Г И Ч Е С К И Х Н А У К
И Х Т И О Л О Г И Ч Е С К А Я К О М И С С И Я
И Н С Т И Т У Т М О Р Ф О Л О Г И И Ж И В О Т Н Ы Х и м . А . Н . С Е В Е Р Ц О В А

В С Е С О Ю З Н Ы Й Н А У Ч Н О - И С С Л Е Д О В А Т Е Л Ъ С К И Й И Н С Т И Т У Т
М О Р С К О Г О Р Ы Б Н О Г О Х О З Я Й С Т В А И О К Е А Н О Г Р А Ф И И

Р У К О В О Д С Т В О П О И З У Ч Е Н И Ю П И Т А Н И Я Р Ы Б В Е С Т Е С Т В Е Н Н Ы Х У С Л О В И Я Х

И З Д А Т Е Л Ъ С Т В О
А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р
М о с к в а 1 9 6 1

Ответственный редактор
академик Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Зам. ответственного редактора
доктор биологических наук Е. В. БОРУЦКИЙ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга может быть использована как руководство при изучении питания рыб и как пособие для прохождения курса частной ихтиологии в высших учебных заведениях. Книга содержит следующие разделы: 1) введение, в котором указывается значение изучения питания рыб (при изучении их биологии, выяснении пищевых отношений рыб, при разработке мероприятий по акклиматизации и мероприятиям по построению рационального рыбного хозяйства и пр.); 2) общая часть, где излагается строение пищеварительной системы рыб и приводятся общие сведения по методике изучения питания рыб: сбор материала по питанию, обработка содержимого желудочно-кишечных трактов рыб, цифровая обработка материала и литературная обработка полученных данных; кроме того, в этой части отдельные главы посвящены изучению суточных рационов рыб и изучению пищевых отношений рыб в водоеме; 3) специальная часть, в которой в виде отдельных глав даются подробные сведения по методике изучения питания хищных, бентосоядных, планктоноядных и растительноядных рыб и личинок рыб. К руководству прилагается большой список цитированной основной литературы по питанию рыб.

Настоящее руководство составлено совместно сотрудниками Лаборатории ихтиологии Института морфологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР (ИМЖ АН СССР) и сотрудниками Гидробиологической лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

В составлении двух первых глав «Общей части» принимали участие А. В. Ассман, Е. В. Боруцкий (ИМЖ АН СССР) и М. В. Желтенкова (ВНИРО).

В главе «Методика изучения суточных рационов рыб» раздел «Респираторный метод» написан А. Ф. Карпевич, прочие разделы – Е. Н. Боковой (ВНИРО).

Глава «Методика изучения пищевых отношений рыб» написана М. В. Желтенковой (ВНИРО).

Глава «Методика изучения питания личинок рыб» написана Е. Н. Боковой (ВНИРО).

Глава «Методика изучения питания хищных рыб» составлена К. Р. Фортунатовой (ИМЖ АН СССР).

Глава «Методика изучения питания бентосоядных рыб» написана М. В. Желтенковой (ВНИРО).

Глава «Методика изучения питания планктоноядных рыб» составлена Л. А. Чаяновой (ВНИРО).

Глава «Методика изучения питания растительноядных рыб» написана Е. В. Боруцким (ИМЖ АН СССР).

Общее редактирование «Руководства» осуществлено Е. В. Боруцким.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования питания рыб ведутся в разных аспектах. Питание рыб исследуется как одно из звеньев трансформации энергии водоема, как один из факторов, определяющих экологию рыб и откладывающих отпечаток на морфологию, физиологию и поведение рыб, либо как один из критериев, учет которых помогает наиболее рациональному использованию природных ресурсов водоемов. Основная масса работ, проводимых в настоящее время, имеет конечной целью отыскание путей наиболее рациональной организации рыбного хозяйства.

Знание особенностей питания рыб используется при разведке их скоплений, при определении акклиматизационных мероприятий, при анализе причин колебания численности и темпа роста этих рыб, при установлении минимального промыслового размера и при разработке мероприятий по наиболее рациональному использованию измененного, в связи с гидростроительством, режима наших рек и внутренних морей.

В настоящее время в общих чертах известны особенности питания большинства промысловых рыб наших вод, для некоторых видов имеются характеристики питания в течение нескольких лет, однако задачи, в решении которых существенная роль принадлежит знанию особенностей питания рыб, настолько важны и велики, что работы в этом направлении все время продолжают и расширяются.

Принципы и методика исследования питания рыб излагаются в ряде работ по отдельным видам рыб. Обобщение принципов исследования питания различных, в первую очередь бентосоядных, рыб дается в монографии А. А. Шорыгина (1952) «Питание и пищевые взаимоотношения рыб Северного Каспия», где вместе с тем даются история изучения питания рыб, чрезвычайно обширная сводка литературы по питанию рыб и наиболее широкое и глубокое приложение принципов исследования

питания рыб к изучению конкретных видов рыб в конкретных водоемах. Задачи и цели исследования питания рыб указываются также в докладе Н. С. Гаевской (1955) на совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб, имевшем место в Москве в 1954 г. По методике исследования питания рыб имеются инструкции: В. А. Бродской (1939) для бентосоядных морских рыб, В. Г. Богорова (1934) для планктоноядных морских рыб, П. Л. Пирожникова (1953) для исследования питания пресноводных и полупроходных рыб. Работы Б. Н. Элькиной (1952) и И. И. Кузнецовой (1952) посвящены методике исследования питания молоди рыб. В докладах на совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб в 1954 г. излагалась методика изучения питания личинок рыб (Бокова, 1955), хищных рыб (Фортулатова, 1955), планктоноядных рыб (Кун, 1955), растительноядных рыб (Боруцкий, 1955); в докладе М. В. Желтенковой (1955) дана оценка различным приемам обработки материала по питанию рыб преимущественно на примере бентосоядных.

Принципы, на которых основывается исследование питания рыб, могут быть сформулированы следующим образом.

1. При исследовании питания конкретного вида рыб в конкретном водоеме следует четко представлять себе конечную, имеющую хозяйственную ценность, цель этого исследования, а также теоретические предпосылки изучения питания и значение.

2. Исследование питания рыб должно вестись одновременно с изучением биологического состояния популяции рыб — темпа роста, плодовитости, половозрелости, упитанности, распределения, численности и др., а также одновременно с исследованием кормовой базы и гидрологического режима водоема.

3. Питание какого-либо вида рыб должно рассматриваться не изолированно, а в сопоставлении с питанием других представителей ихтиофауны или прочих представителей населения водоема, использующих ту же кормовую базу, что и интересующий исследователя вид.

4. Исследование питания рыб в полевых условиях, дающее возможность получить представление о питании промысловых скоплений рыб, дополняется и расширяется экспериментальными исследованиями питания в аквариальных условиях.

5. Наиболее рациональным приемом исследования питания рыб в естественных условиях является весовой анализ содержимого кишечного тракта рыб с последующим вычислением относительного веса отдельных пищевых компонентов и всего содержимого кишечного тракта (частных и общих индексов). При суждении о роли отдельных пищевых компонентов, качестве откорма рыб и интенсивности питания на основании общих и част-

ных индексов необходимо учитывать калорийность, усвояемость кормов и температуру воды.

Эти принципы исследования питания рыб, изложенные в монографии А. А. Шорыгина, не потеряли значения и в настоящее время.

В руководстве приняты четыре понятия, связанные с проблемой питания, которые тесно примыкают одно к другому, но которые необходимо различать (Карзинкин, 1952; Никольский, 1953; Боруцкий, 1959б). Эти понятия следующие:

1. Кормовые ресурсы водоема — это вся совокупность животных и растительных организмов автохтонного и аллохтонного происхождения и их продукты распада, которые имеются в водоеме, независимо от того, используются ли они в настоящее время рыбой или нет.

2. Кормовая база рыб водоема — это количество кормовых организмов и их продуктов распада (детрита), которое имелось в наличии в водоеме за тот или иной промежуток времени и которое используется непосредственно в качестве пищи наличным видовым и возрастным составом ихтиофауны при условии существующих в водоеме биотических и абиотических отношений. Кормовая база — это часть кормовых ресурсов, которая используется наличным видовым составом рыб.

3. Кормность водоема — это фактически используемая рыбами часть кормовой базы.

4. Обеспеченность пищей рыб водоема — это не только количество корма, доступного для популяции вида в водоеме, но и условия питания и усвоения пищи, в том числе и обеспеченность нормального хода обмена и построения тела рыбы.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Глава I

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЫБ

По характеру питания все рыбы разделяются на три основные группы: растительноядные (фитофаги), животнойядные (зоофаги) и всеядные (зоофитофаги). Эти группы в свою очередь подразделяются на более мелкие группировки. Растительноядные рыбы разделяются на питающихся: фитопланктоном (фитопланктофагов), высшей водной и прибрежно-водной растительностью (макрофитофагов), обрастаниями на макрофитах или на других предметах (перифитофагов), детритом и бактериями (детритофагов). Животнойядные рыбы разделяются на потребляющих беспозвоночных животных планктона (зоопланктофагов), беспозвоночных животных бентоса и заросли — инфауну и эпифауну (бентосоядных, или бентофагов) и питающихся позвоночными животными, главным образом рыбами (хищных, или ихтиофагов). В пище всеядных рыб встречаются как животные, так и растительные кормовые организмы. Рыбоводы делят всех рыб на хищных и мирных, причем под хищниками подразумеваются все рыбы, питающиеся другими рыбами, а под мирными — питающиеся беспозвоночными животными и растениями.

Такое большое разнообразие в характере питания рыб находится в связи со строением пищеварительной системы, которая в деталях сильно варьирует.

На рис. 1 в качестве примера приводится строение пищеварительной системы обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.), а также указывается положение других внутренних органов окуня.

Пищеварительный тракт рыбы начинается ротовым отверстием (1, 1), вокруг которого у настоящих рыб образуется челюстной аппарат (1, 2). Ротовая полость, связанная с

жаберным аппаратом (1, 3), непосредственно переходит сзади в глотку (1, 4). За глоткой следует короткий пищевод (1, 5), переходящий в желудок (1, 6). При выходе из

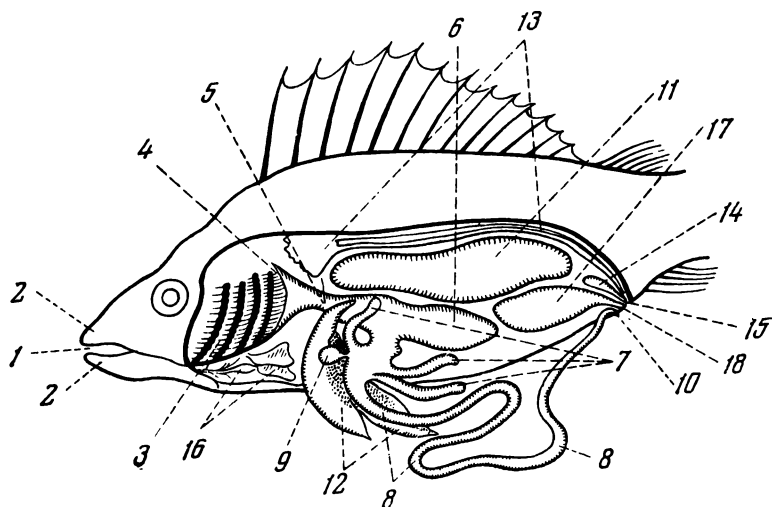


Рис. 1. Пищеварительная система окуня (*Perca fluviatilis* L.):

- 1 — ротовое отверстие; 2 — челюсти; 3 — жаберный аппарат; 4 — глотка;
 5 — пищевод; 6 — желудок; 7 — пилорические придатки; 8 — кишечник; 9 —
 желчный пузырь; 10 — анальное отверстие; 11 — плавательный пузырь;
 12 — печень; 13 — почки; 14 — мочевой пузырь; 15 — мочевое отверстие;
 16 — сердце; 17 — половая железа; 18 — половое отверстие

желудка, у начала кишки, имеются особые слепые выросты, так называемые пилорические придатки (1, 7). За желудком следует кишка (1, 8), которая разделяется на три отдела — передний, средний и задний; границей между передним и средним отделами обычно принято считать место впадения протока желчного пузыря (1, 9); граница между средним и задним отделами отмечается клапаном или общим сужением или расширением задней кишки. Кишка открывается наружу анальным отверстием (1, 10), которое находится перед анальным плавником. К производным и придаткам пищеварительного канала рыб относятся в области переднего отдела кишечника жаберные щели с жабрами (1, 3), щитовидная железа, зубная железа и плавательный пузырь (1, 11), а в области средней кишки — печень (1, 12) и поджелудочная железа.

Таково общее строение пищеварительной системы рыб. Однако в деталях оно сильно варьирует как среди рыб, относящихся-

ся к различным систематическим группам, так и среди рыб с различным характером питания.

Ротовое отверстие у рыб имеет самое разнообразное положение и форму, которые зависят от характера и способа питания.

У круглоротых (Cyclostomata) имеется воронкообразный рот, в глубине которого расположен мускульный язык, выполняющий роль насоса и служащий одновременно для пробурывания покровов жертвы (Балабай, 1956). Роль зубов выполняют небольшие остроконечные роговые образования, сидящие по сторонам воронки и на языке. Личинки круглоротых — пескоройки — не имеют зубов. По наблюдениям П. П. Балабая (1951), пищевые частицы из грунта у пескороек задерживаются током слизи, проходящим по жаберной полости и благодаря деятельности ресничного эпителия затем поступают в кишечный канал.

У настоящих рыб (Pisces) имеется челюстной аппарат, предназначенный для схватывания пищи. У большинства рыб рот находится на переднем конце головы, но у Selachiiformes, Chimaeriformes, Acipenseridae ротовое отверстие лежит на некотором расстоянии от переднего конца, причем, вследствие выпячивания вперед верхней или нижней губы, различается верхний или нижний рот, что связано с характером питания. У некоторых представителей подотряда Mormyroidae небольшое ротовое отверстие находится на конце вытянутого в виде трубки рыла, при помощи которого рыбы зондируют грунт и извлекают находящихся в нем животных.

Ротовая полость не отграничена от глоточной, в которую она непосредственно переходит. Многочисленные зубы могут располагаться не только на челюстях и межчелюстных костях, но и на небных костях и костях жаберного аппарата, т. е. почти на всех костях, окружающих ротоглоточную полость. Зубы хрящевых рыб, которые имеются на челюстных костях, представляют собой несколько видоизмененную по форме плакоидную чешую. Образование зубов у костистых рыб достигает большего развития, чем у хрящевых. Они располагаются не только на челюстных костях, но и на сошнике, на язычной кости и нередко и на жаберных дугах. Дентин зубов хрящевых рыб заменяется частично костной тканью, а эмалеобразная ткань, покрывающая зубы селяхий, — настоящей эмалью.

Обычно зубы у рыб служат лишь для захватывания добычи, которая затем проглатывается целиком; так, например, верхние зубы щуки имеют коническую форму и при проглатывании добычи обращаются вершинами назад, но не могут обращаться вперед и таким образом препятствуют выскальзыванию жертвы изо рта. Подобные зубы имеются у всех хищных рыб.

У мирных рыб зубы имеют иную форму и расположение, чем

у хищных. Например, у карповых (Cyprinidae) рыб на челюстях зубов нет, но имеются зубы на нижнеглоточных костях. Против них на нёбе расположена крепкая роговая подушечка, служащая для раздавливания и разжевывания пищи (Гриб, 1937). По своему строению глоточные зубы весьма разнообразны.

Г. В. Никольский (1954) приводит следующие основные типы зубов (рис 2): 1) хватательные, с крючком или без крючка (язь, жерех и др.); 2) хватательные, но с жевательной площадкой (лещ); 3) выдолбленные (тип усаца); 4) перетирающие (тип сазана и черного амура).

У планктоноядных рыб особенно хорошо развиты зубы, расположенные на жаберных дугах, так называемые жаберные тычинки, предназначенные для отфильтровывания пищевых организмов, захваченных в ротовую полость. У хищных рыб (например, *Esox lucius* L.) жаберные тычинки редкие, короткие и острые и вместе с острыми крупными челюстными зубами способствуют захвату крупного подвижно-

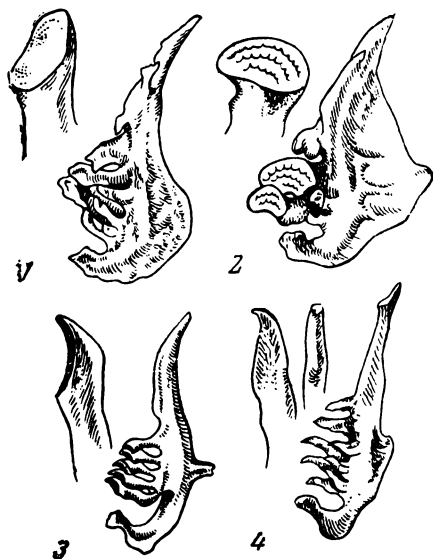


Рис. 2. Строение различных типов глоточных зубов у карповых рыб:

1 — аральский усац; 2 — сазан; 3 — лещ; 4 — жерех (по Никольскому, 1950)

го корма; у рыб, питающихся донными организмами (например, *Cyprinus*, *Abramis* и др.), жаберные тычинки имеют форму редких гребенок, которые отсеживают корм от захваченного вместе с ним детрита; у планктоноядных рыб, питающихся зоопланктоном (например, *Clupeidae*), жаберные тычинки преобразованы в очень нежный гребенчатый фильтр, который позволяет уже отбирать значительное количество планктонных форм (Световидов, 1950). У толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), питающегося фитопланктоном, мы наблюдаем дальнейшую специализацию: жаберные тычинки видоизменены в мелкочаечистые сетчатые пластинки; отдельные нити тычинок срослись друг с другом своими боковыми ответвлениями и образуют сплошную сетку. Каждая жаберная дуга имеет два ряда таких сеток, которые, расширяясь в середине и сходя

на нет к концам, тянутся на всем протяжении твердой скелетной части дуги. Между левой и правой долями тычинок-сеток вклиниваются специальные выросты из свода нёба. Эта жаберная сетка, несомненно, играет роль улавливателя планктона; приближаясь по размерам ячеек к самым тончайшим номерам мельничного шелкового газа, она отфильтровывает планктон при прохождении воды через жаберный аппарат и задерживает не только крупные планктонные организмы, но и мельчайшие водоросли [Боруцкий, 1950; Веригин, 1950, 1957; Замбриборщ, 1957; Фанг (P. W. Fang), 1928, Ни Да-шу и Чанг Ши-чин (Nie Dae-chu a. Chang Shieh-chin), 1954].

Видимо, жаберные тычинки иногда могут выполнять одновременно и другие функции. Так, например, по мнению А. Н. Световидова (1950), многочисленные жаберные тычинки у пузанка [*Caspialosa caspia* (Eichw.)] играют роль фильтра, предохраняющего жабры от засорения взвешенными в воде иловыми частицами.

Пища из глотки проходит через очень короткий пищевод в желудочно-кишечный тракт, строение которого весьма различно в связи с характером питания.

Желудочно-кишечный тракт наиболее просто устроен у ланцетника и круглоротых: пищеварительный тракт у них представляет собой прямую трубку, выстланную внутри ресничным мерцательным эпителием (Балабай, 1956). У хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) за пищеводом следует желудок, который занимает большей частью продольное (у скатов — *Batoidei* — поперечное) положение. Желудок делится у них на две части: большую, нисходящую, где происходит накопление пищи, и узкую, восходящую, которая проводит пищу через хорошо выраженный привратник в кишки (рис. 3, А). Кишка имеет внутри спиральный клапан, который в свою очередь, имеет различные складки и углубления и служит для увеличения пищеварительной поверхности. Подобный клапан, кроме хрящевых рыб, имеется у осетровых (*Acipenseriformes*), относящихся к костным рыбам (Белогуров, 1939а).

У большинства костных рыб (*Osteichthyes*) пищеварительный тракт также состоит из двух основных отделов — желудка и кишечника. Новым образованием у них, по сравнению с хрящевыми рыбами, являются пилорические придатки. Число этих придатков весьма различно и колеблется от одного (например, у *Polypterus* и *Ammodytes*) до нескольких сотен (например, 191 придаток у *Scomber scomber* L.). У ганоидных рыб пилорические отростки так тесно соединяются между собой соединительной тканью, что имеют вид железы, у костистых же они большей частью длинные, тонкие и выходят в кишку поодиночке или группами (рис. 3, Б). У некоторых сельдевых (*Clupeidae*)

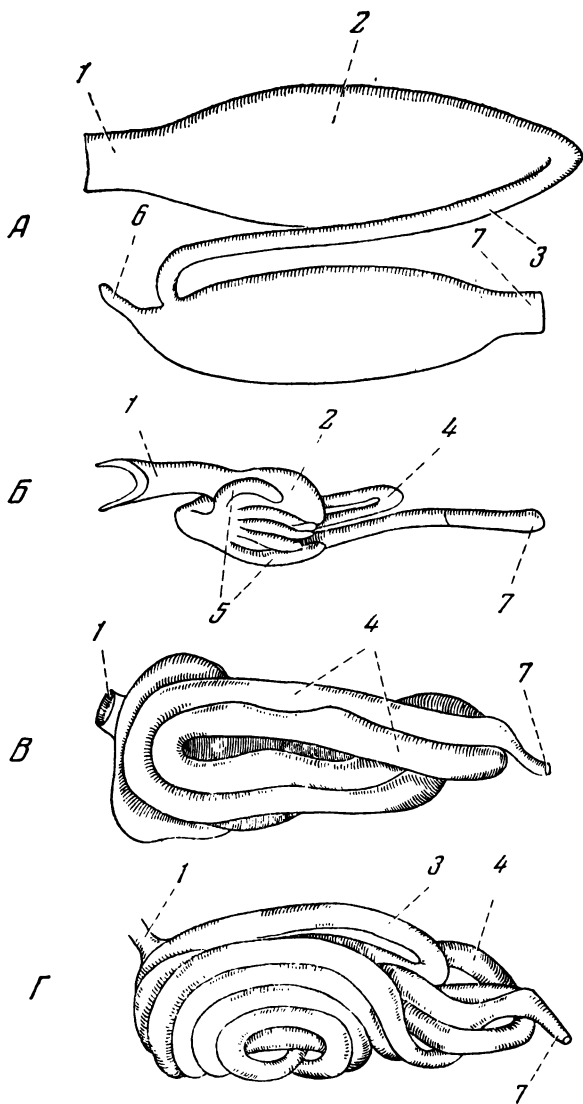


Рис. 3. Пищеварительный тракт у различных представителей рыб:
 А — акула — морская лисица [*Alopias vulpes* (Gon.)]; Б — судак [*Lucioperca lucioperca* (L.)]; В — золотой карась [*Carassius carassius* (L.)]; Г — серебряный карась [*Carassius auratus gibelio* (Bloch.)]; 1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — привратник; 4 — тонкая кишка; 5 — пилорические придатки; 6 — проток желчного пузыря; 7 — анальное отверстие
 (по Биндерману, по Константинову, 1957; по Дмитриевой, 1957)

они соединены пучками; у *Chaelossus punctatus* несколько таких пучков находятся на выходной части желудка и на начале кишки.

У многих костистых рыб (подотряды *Cyprinoidei*, *Siluroidei*, семейство *Mugaenidae*, *Labridae* и др.) пилорические придатки отсутствуют совершенно.

У карповых и некоторых других семейств, кроме пилорических придатков, отсутствует и желудок, равно как отсутствует и желудочное пищеварение; пища из пищевода прямо попадает в кишечник (рис. 3, В, Г).

Кишечник рыб разделяется на три отдела: передний, средний и задний. Границей между передним и средним отделами обычно считают место впадения в кишку протока желчного пузыря, где у акул (Selachii) и двоякодышащих (Dipnoi) образуется расширение кишки. Граница между средним и задним отделами у акул и осетровых находится у конца спирального клапана, а у костистых рыб или в этом месте находится клапан, или граница отмечается общим сужением кишки или особенностями строения поверхности слизистой оболочки.

Длина желудочно-кишечного канала рыб сильно варьирует, она может быть менее длины рыбы или превышать ее иногда даже более чем в 20 раз. Длина канала, видимо, зависит от характера потребляемой пищи. Исследованиями ряда авторов (Tchang Tchung-lin, 1931; Гриб и Красюкова, 1949; Дас и Моитра, 1958; и др.) показано, что отношение длины кишечника к длине тела рыбы у различных видов колеблется от 0,5 до 22,0. Наиболее короткий желудочно-кишечный тракт — у типичных хищников, как например, у судака (рис. 3 В), китайского окуня, у которых кишка представляет прямую трубку, наиболее длинный — у растительноядных, например, у лопатозуба (*Vagichinus*), толстолобика (*Hypophthalmichthys*); у индийского вида *Labeo fimbriata* длина кишечника превышает длину тела в 22 раза. Обычно кишечник образует определенное количество петель характерное для вида на отдельных этапах индивидуального развития.

У некоторых рыб, обладающих коротким пищеварительным каналом, обычно наблюдаются специальные особенности его строения, у хрящевых и ганоидных рыб в кишке имеется спиральный клапан, у части костистых рыб — пилорические придатки. У многих карповых рыб, лишенных желудка, пищеварительная поверхность тракта увеличивается за счет поперечных и продольных складок слизистой оболочки кишечника, благодаря которым ее поверхность приобретает очень сложный рисунок.

С возрастом относительная длина кишечника увеличивается. Так, например, по данным Б. В. Веригина (1950), кишечник

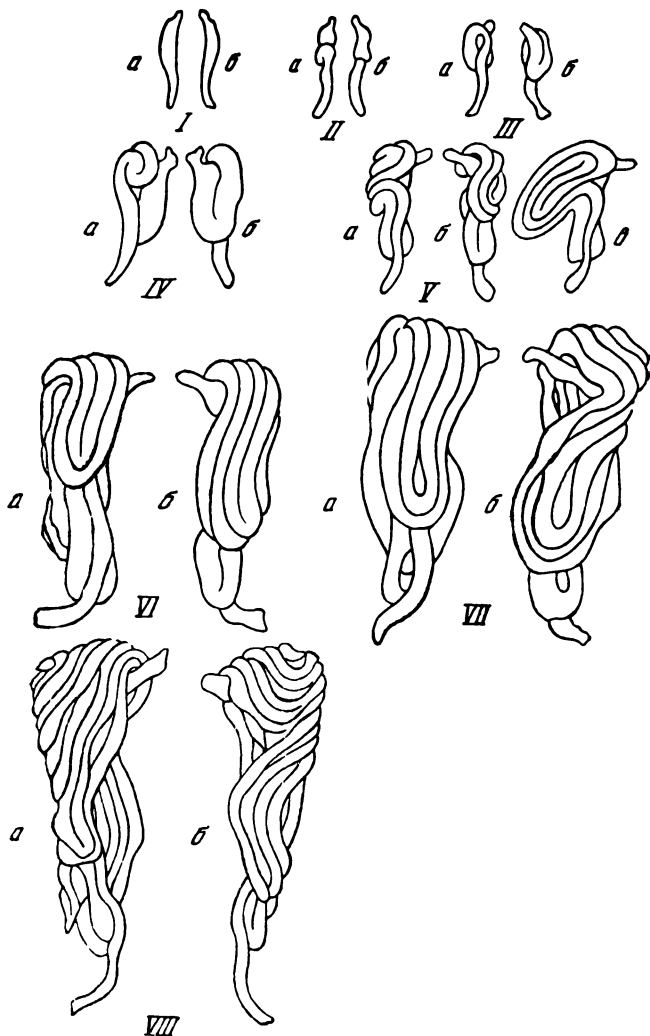


Рис. 4. Развитие формы кишечника обыкновенного толстолобика: а — вид слева; б — вид справа; I — кишечник личинки длиной 8 мм (III этап); II — кишечник длиной 9 мм (начало IV этапа); III — кишечник личинки длиной 11 мм (конец IV этапа); IV — кишечник личинки длиной 14,5 мм (конец V этапа); V — вид его слева с отвороченными на ту же сторону петлями правой стороны; VI — кишечник малька длиной 15,5 мм (начало VI этапа); VII — кишечник малька длиной 48 мм (конец VI этапа); VIII — кишечник малька длиной 52 мм (начало VII этапа); VIII — кишечник особи длиной 243 мм (по Вервигу, 1950)

личинки толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), имеющей длину 7 мм, представляет собой слегка изогнутую под плавательным пузырем трубку. Передняя ее половина несколько толще задней, и длина кишечника составляет 0,53 длины тела. При длине личинки 9 мм на одной трети длины кишечника от пищевода появляется изгиб, а затем и первая пара петель, которая сохраняется до размеров личинки в 11,5 мм. При длине личинки от 9 до 11,5 мм длина кишечника возрастает до 0,82 длины тела. Вторая пара петель появляется у личинки размером в 14,5 мм. При 15 мм длины у молоди происходит резкое изменение кишечника: он имеет уже 12 петель, а длина его составляет 2,13 длины тела. До размера молоди в 48 мм общая схема расположения петель и их число не изменяются, изменяется лишь относительное расположение и длина их. Новое изменение возникает лишь при размере малька в 52 мм, когда длина кишечника в 5 раз превышает длину тела. У взрослых особей это отношение доходит до 10 (Боруцкий, 1950). Постепенное изменение формы кишечника толстолобика с возрастом приведено на рис. 4.

Как показано Н. О. Ланге (1948) для леща, воблы и сазана и подтверждено рядом других авторов на рыбах с различным характером питания (Веригин, 1950; Захарова, 1950; Вернидуб и Гузева, 1950; Вернидуб, 1951; Шеханова, 1952; Бокова, 1953, 1955; и др.), развитие кишечника личинок и мальков рыб идет этапами, и отношение длины кишечника к длине тела меняется в связи со сменами в характере питания развивающихся рыбок.

В общих чертах существующую взаимосвязь между длиной кишечника и характером питания можно выразить следующим образом. У тех рыб, которые и во взрослом состоянии продолжают питаться животными кормами (ихтиофаги, типичные бентофаги и зоопланктофаги), отношение длины кишечника к длине тела всегда меньше или около 1, а у тех рыб, которые после питания животным кормом на личиночных стадиях (зоопланктон) переходят частично на растительные корма — фитопланктон, обрастания, макрофиты или детрит (всеядные рыбы), это отношение колеблется от 1 до 3 в зависимости от большей или меньшей роли животного, растительного или детритного корма; наконец рыбы, которые, пройдя две предшествующие стадии в питании, останавливаются почти исключительно на детритном (+ бактериальном) или растительном питании, имеют очень длинный кишечник, более чем в три раза превышающий длину тела.

Эта зависимость подтверждается как экспериментальными данными, так и данными, полученными в природных условиях. Так, Гикешом и Моравеком (O. V. Nykes et F. Moravec, 1933) показано, что при кормлении некоторых видов аквариальных

рыб мясным порошком у них развивался более короткий кишечник, чем у рыб, которые получали только растительный корм. При изучении закавказских форелей (Фортунова, 1933) установлено, что форели, обитающие в разных высокогорных водоемах, в зависимости от состава кормовой базы и характера питания, имеют различные по объему и мощности желудка и структуру кишечного тракта; наиболее показательным является число пилорических придатков, которые у форелей озера Эйзенман, питающихся преимущественно моллюсками *Limnaea stagnalis*, крайне невелики и колеблется от 36 до 48. У форелей других водоемов Кавказа (озера Севан, Табисхури), питающихся преимущественно гаммарусами, количество пилорических придатков колеблется в пределах 48—75.

Глава II

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ ПИТАНИЯ РЫБ

Методика исследования питания рыб состоит из четырех элементов: сбора материала, обработки содержимого желудочно-кишечных трактов рыб, цифровой обработки полученных материалов, литературной и графической обработки цифрового материала, а также трактовки различных наблюдений, сделанных во время исследований.

В данной главе излагаются общие для всех рыб, независимо от характера питания, части методики исследования питания. Для рыб с разными способами питания методика исследования в деталях несколько отличается, вследствие чего более подробно излагается ниже в специальных главах, посвященных изучению питания хищных, бентосоядных, планктоноядных, растительноядных рыб и отдельно их личинок на ранних стадиях развития.

Прежде чем приступать к исследованию питания рыб, важно правильно выбрать методику сбора и обработки материалов по питанию, что «в весьма значительной степени определит не только круг тех выводов, которые мы сможем сделать на основании всей нашей работы, но также и степень их точности, а следовательно, и их теоретической и практической значимости» (Шорыгин, 1939).

Существуют два метода сбора и обработки материала по питанию: метод индивидуального сбора и обработки желудочно-кишечных трактов, когда каждая рыба анализируется отдельно, и метод группового сбора и обработки, когда кишечники собираются от группы рыб и содержимое их обрабатывается как нечто единое,

Метод группового сбора и обработки менее трудоемкий и требует меньше времени на разборку и обработку пищевого комка, чем при обработке содержимого каждого кишечника от-

дельно, но он неудобен тем, что обезличивает материал. Исследователю приходится работать со «средней рыбой», объединяющей качества всех рыб пробы, что в значительной мере затрудняет выявление и объяснение многих особенностей образа жизни исследованных рыб. Если даже и имеются вес, размер и другие показатели для каждой рыбы в отдельности, то, не зная точно, какой рыбе принадлежит данный кишечник, мы можем только предполагать о наличии того или иного биологического явления. Методом группового анализа можно пользоваться только для решения некоторых вопросов питания, как-то: выяснения видового состава пищи, размеров съеденных объектов и вообще для получения качественных данных по питанию. Для выяснения же количественной стороны питания он применим лишь в тех случаях, когда исследуется группа рыб, однородных по своему состоянию и по биологическим показателям (например, по возрасту, полу, стадии зрелости половых продуктов, упитанности, ритмичности питания и размножения и пр.). Но и в этом случае метод групповой обработки можно применять только для решения определенных вопросов. Наиболее идеальный случай, когда можно пользоваться этим методом без риска получить неправильную картину питания, это когда однородная группа рыб популяции потребляла совершенно одинаковую пищу, что чаще всего можно наблюдать у типичных планктофагов, фитофагов и детритофагов.

При работе с однородными группами рыб можно применять комбинированный метод: собирать материал групповым методом, но обрабатывать кишечники в пробе индивидуальным методом, т. е. каждый кишечник отдельно. Такой метод позволяет получать более правильную картину питания, например, выяснить частоту встречаемости пищевых компонентов в кишечниках рыб исследованной группы, значение по количеству и весу и проч., и вообще получить правильные осредненные величины, что не может быть достигнуто групповым методом обработки. Однако некоторое обезличивание материала, вследствие применения группового сбора, и в данном случае имеет место.

Как правило, во всех случаях следует стремиться применять метод индивидуального сбора и индивидуальной обработки желудочно-кишечных трактов.

1. СБОР МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ РЫБ

А. Общие правила сбора материала

Сбор материала по питанию рыб проводится на экспедиционных судах и на береговых пунктах. Материал должен собираться активными орудиями лова: тралом, лампарой,

обкидными неводами и сетями и т. п. Материал из активных орудий лова дает полное представление о том, как питалась рыба в момент вылова. Объясняющие орудия лова (сети, ловушки, заколы, верши и пр.), в которых пойманная рыба остается долго в воде, малопригодны для сбора материала по питанию. За время пребывания рыбы в таких орудиях лова пища частично или полностью переваривается или отрыгивается. При отсутствии активных орудий при необходимости пользоваться материалом из пассивных орудий лова надо учитывать, что этот материал обладает рядом дефектов, что он дает заведомо пониженные количественные данные и что он может быть использован для решения лишь ограниченного круга вопросов. В случае необходимости применения пассивных орудий лова следует просматривать их каждые 1—3 часа.

Одновременно с ихтиологическими пробами на питание из тех же мест обязательно берутся гидробиологические пробы (бентос, нектон, планктон, перифитон и проч). Эти материалы необходимы, с одной стороны, для выяснения кормовой базы, степени ее использования, вопросов элективности пищевых организмов, пищевых взаимоотношений, с другой стороны, для получения необходимых материалов для средних стандартных весов пищевых организмов.

Попутно с ихтиологическими и гидробиологическими сборами проводятся также гидрохимические и гидрологические исследования.

Описание методики сборов материалов по кормовой базе и методики гидрохимических и гидрологических исследований можно найти в соответствующих руководствах и инструкциях: по бентосу — Г. П. Горбунов, Н. И. Тарасов, В. П. Ушаков (1931) Ц. И. Иоффе (1949); В. И. Жадин (1950, 1956) и др.; по планктону и нейстону — В. М. Рылов (1931), В. А. Яшнов (1934), П. И. Усачев (1935), И. А. Киселев (1950, 1956, 1956а); по перифитону — С. Н. Дуплаков (1933); по молоди рыб — Т. С. Расс (1933, 1939); по макрофитам — В. М. Катанская (1956) и Е. В. Боруцкий (1959); по бактериям — А. С. Разумов (1947), В. Л. Омелянский (1949), С. Н. Виноградский (1952), А. Г. Родина (1956); по гидрохимии — Г. Ю. Верещагин (1930), М. М. Эттингер (1940); С. Н. Драчев и др. (1953), С. В. Бруевич и С. К. Деменчонок (1944), О. А. Алекин (1941, 1959); по гидрологии и гидрометрии — Е. В. Близняк (1952); методика общих лимнологических и океанологических исследований излагается в ряде монографий — Уэлч (P. A. Welch, 1948), Л. А. Зенкевич (1947, 1951) и др., а также в сериях — «Die Binnengewässer», «Abderhalden's Arbeitsmethoden» и др.

Сбор материала по питанию в каком-либо водоеме желательно проводить во все сезоны года и в различных районах.

Районы и сроки сбора зависят от того, с какими целями производится изучение питания, а также от числа изучаемых видов рыб и различий в их биологии.

Следует иметь в виду, что большую ценность представляют систематические круглогодичные материалы из нескольких или даже одного места, чем разрозненный материал из многих мест.

Материалы по питанию следует собирать как в местах большого, так и в местах малого скопления рыбы, так как представляет существенный теоретический и практический интерес характер и интенсивность питания стайной и разреженной рыбы. Поэтому в пищевом журнале всегда следует указывать величины улова (см. табл. 3)

Обработка проб для изучения питания

Проба на питание рыб состоит из 10—100 экз. в зависимости от целей исследования (см. ниже).

Рыбу длиной до 20 см (мелкие виды рыб, личинки и мальки всех видов рыб) фиксируют целиком, делая у более крупных экземпляров надрез на брюшной стороне. У рыб длиной более 20 см фиксируют только желудочно-кишечные тракты.

Желудочно-кишечные тракты надо брать по возможности немедленно после притонения или по выемке из пассивных орудий лова.

Перед извлечением желудочно-кишечного тракта проводят биологический анализ, т. е. каждую рыбу, подлежащую вскрытию, предварительно измеряют (определяют всю длину — L и длину до конца чешуйного покрова — l), взвешивают (общий вес — G и вес выпотрошенной рыбы — g), определяют пол и стадию зрелости половых продуктов, упитанность, жирность по шестибальной шкале по количеству ожирков на кишечнике (Прозоровская, 1952). Затем берут материал для определения возраста и темпа роста: у сомовых — первые лучи грудных плавников, у окуневых — чешую и жаберные крышки, у прочих — чешую; у некоторых видов рыб (судак, треска, ставрида, шпрот и др.), кроме того, берут отоциты. С методикой проведения биологического анализа можно ознакомиться в соответствующих руководствах и учебниках (Дементьева и Ильин, 1938; Правдин, 1939; Суворов, 1948; Никольский, 1944, 1960; Чугунова, 1952, 1958).

Данные биологического анализа записываются в ихтиологическом журнале или в журнале промеров (табл. 1 и 26).

Извлечение желудочно-кишечного тракта производится следующим образом. Рыбу вскрывают ножницами или скальпелем по брюшной стороне от анального отверстия до головы. Желудочно-кишечный тракт вырезают от пищевода до анального

Образец записи в журнале промеров (ихтиологическом журнале)

		Станция № 4 2/VIII 1954 г.			Оттертрад № 4				
№ п/п	Вид рыбы	Длина, см		Вес, мг		Пол и стадия зрелости	Вес гонад, мг	Возраст	Примечание
		общая (L)	до конца чешуйного покрова (l)	общий (G)	тушки (g)				
1	Лещ								
2									
4	»								
5									
6	Вобла								
7	»								
	и т. д.								

отверстия и помещают с соответствующей этикеткой в марлевую салфетку. В случае недостатка марли тракт перевязывают у переднего и заднего конца суровой ниткой так, чтобы пища не выпала; соответствующая этикетка в данном случае свертывается трубкой и подвязывается к кишечному тракту.

Во время вскрытия отмечается наличие наружных (на теле, на жабрах) и внутренних (в глазах, в брюшной полости) паразитов — ракообразных и червей, с указанием степени зараженности ими. Паразитов просчитывают, собирают и фиксируют в пробирках, в которые помещают соответствующую этикетку с указанием названия рыбы и ее порядкового номера по пищевому журналу. Описание методики сбора паразитов дано в соответствующих руководствах по паразитологии рыб (Догель, 1932; Ляйман, 1957; Маркевич, 1950, 1950а, 1951 и др.).

Все кишечники одной пробы помещают с этикеткой в общую марлевую салфетку и кладут в какой-либо сосуд, предназначенный для перевозки и хранения материала.

Этикетировка материала для изучения питания

При сборе материала следует обращать очень серьезное внимание на этикетировку проб. Этикетка должна быть написана четко на пергаменте тушью или черным карандашом. Перед употреблением необходимо проверить, не размокает ли пергамент в воде; не плавает ли тушь и не стирается ли карандашная запись. Этикетки, написанные тушью, рекомендуется предвари-

тельно окунать в крепкий спирт и только после того, как они просохнут, помещать вместе с желудочно-кишечными трактами в посуду с фиксатором. Карандаш для этикеток лучше всего употреблять средней твердости.

Таблица 2

Образец этикетки для личинок и молоди рыб*

Экспедиция			
Вид .	Район .	Судно .	
Водоем	№ станции .	Широта	Долгота .
№ пробы	Дата .	Время лова от	. . до .
Орудие лова .	Глубина (горизонт) лова .	Т° воды	$\frac{\text{пов.}}{\text{прид.}}$ Т° воздуха
Глубина места .	Прозрачность	. Ветер	
Грунт	Кислород	. Волнение	
Соленость		Освещенность	
Облачность			
Фиксатор и время фиксации			
Зафиксировано рыб или кишечных трактов			
Кормовая база: взята		не взята	
Подпись сборщика			

* Желательно, чтобы этикетки были напечатаны типографским способом на пергаменте

При сборе материала по личинкам и молоди этикетка пишется на всю пробу зафиксированных рыбок. В табл. 2 приводится образец этикетки, на которой указывается номер станции, водоем, дата, орудие лова, глубина и другие гидрологические и гидрохимические данные по станции; этикетка вкладывается в пробирку, банку или марлевую салфетку, в которой завернуты рыбки.

При сборе материала от более крупных рыб, у которых извлекается желудочно-кишечный тракт, этикеткой снабжается каждый тракт в отдельности. На этикетке пишется вид рыбы, место и дата лова, время суток, орудие лова, длина (L , l) и вес (G) рыбы, номер рыбы в пищевом журнале, от которой взят тракт. Этикетка свертывается в трубку и завязывается в марлю вместе с кишечником.

В случае отсутствия времени на составление этикеток можно вкладывать только один порядковый номер желудочно-кишечного тракта. Можно пользоваться готовыми латунными номерками. Но следует тщательно следить, чтобы номер на этикетке точно соответствовал номеру в «пищевом» журнале записей.

Целесообразно все кишечные тракты из одной пробы помещать в общую марлевую салфетку, куда кладется и общая этикетка на всю пробу с указанием тех же сведений о пробе, как и в случае с пробами личинок и мальков (табл. 2).

Фиксация, перевозка и хранение материала

Материал (целые личинки и мальки и мелкие виды рыб, кишечные тракты взрослых особей) фиксируются 4-процентным формалином (1 часть продажного 40-процентного формалина на 9 частей морской или пресной воды) в стеклянной (банки) или металлической (бидоны, «гроба» из цинка или оцинкованного железа) посуде. Раствор формалина перед фиксацией нейтрализуют толченым мелом или содой (1 чайная ложка на 1 литр раствора).

При перевозке материала в металлической посуде («гроба») рекомендуется крышки запаивать, а «гроба» вкладывать в деревянные клетки.

При хранении фиксированного материала надо тщательно следить, особенно в южных районах, за концентрацией формалина в посуде, где хранится материал, и периодически подливать формалин.

Плохая этикетировка и хранение материала могут не только обесценить, но и уничтожить результаты всех работ.

Запись в журнале питания рыб

При сборе материала ведется специальный «пищевой» журнал сбора материалов по питанию рыб, куда заносятся географические, гидрологические и гидрохимические данные о станции, данные об улове рыбы — общем и по видам, о прилове беспозвоночных и данные о рыбах, пищевые тракты которых взяты на анализ, или о рыбах, которые зафиксированы целиком. В журнале отмечается вид рыбы, длина и вес, пол и стадия зрелости половых продуктов, зараженность паразитами и пр. Так как на питание берется не весь материал из улова, то удобнее кишечники отмечать своим порядковым номером, а в соседней графе ставить номер по ихтиологическому журналу (журнал промеров); в последнем в особой графе проставляется номер по пищевому журналу (табл. 1).

В качестве образца записей в «пищевом» журнале в табл. 3 приводится страница из «пищевого» журнала, форма которого разработана Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), а в табл. 27—29 — форма записей, разработанная К. Р. Фортуновой при изучении питания хищных рыб.

Оборудование для сбора материалов по питанию рыб

Для сбора материала по питанию рыб необходимо иметь следующее оборудование.

Сетка Кори, сетка Киналева, марлевая волокуша — для сбора материала по личинкам и малькам, мальковый невод дли-

Начальная страница пищевого журнала

Проба № _____ Водоем _____
 Район _____ Судно _____
 Ст. № _____ 196 г. Время от _____ до _____
 _____ с.ш. _____ в.д. Орудия лова _____
 Глубина места лова _____ Волнение _____ ° $\frac{\text{поверхн.}}{\text{придон.}}$
 Грунт _____ Ветер _____ s‰ _____ Прозрачность _____
 Время фиксации _____ Взято кишечников _____
 Фамилия сборщика _____

Улов рыбы общий и по породам

	Общий улов					
кг _____						
шт. _____						

Прилов беспозвоночных

Виды						
Колич.						

Вид рыбы	№ по пищев. журналу	№ ихтиол.	Длина. см	Вес	Пол и зрелость

ной 25—30 м с мотней из 6-миллиметровой дели. Активные орудия лова для взрослых рыб: тралы, невода, дрейфтерные сети, лампы и проч. При отсутствии активных орудий лова можно пользоваться пассивными: ставными сетями, ловушками разного рода, крючковой снастью и проч. В некоторых случаях для

изучения питания можно использовать материал, добытый при помощи электролова или путем применения отравляющих химических веществ.

Весы чашечные или пружинные, разновесы к весам от 1 г или набор медной монеты, штангенциркуль и доска для измерения, лента сантиметровая или металлическая рулетка, ножницы хирургические, скальпель, пинцет большой и малый, нож кухонный, книжки для чешуи, жаберных крышек, отолитов и проч., пергамент, тушь, карандаш простой средней твердости, суровые нитки, пробирки химические, лупа ручная, марля, 40-процентный формалин, сода или мел, спирт, широкогорлые стеклянные банки, бидоны или шведские банки, оцинкованные ящики («гроба»), восковой карандаш, конторский клей, ихтиологический журнал, «пищевой» журнал.

Необходимое оборудование для сбора материала по кормовой базе и для проведения необходимых гидрологических и гидрохимических исследований приводится в соответствующих руководствах, указанных выше (стр. 20).

Б. Сбор материала для выяснения специальных вопросов питания

В предыдущем разделе были даны общие указания, которых необходимо придерживаться при сборе материала по питанию рыб. Но в зависимости от целей изучения питания методика сбора несколько разнообразится. Различия наблюдаются в районах и сроках сбора материала, в технике лова и в количестве пищеварительных трактов, которое необходимо анализировать для получения надежных результатов.

Сбор материала по питанию для разработки мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов водоемов. При изучении питания рыб для разработки мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов водоема — акклиматизации, рыборазведению, разработке ряда вопросов биотической мелиорации, определению минимального промыслового размера, выявлению факторов, определяющих колебание запасов рыбы, а также при изучении сезонного и годового хода питания из улова берется проба в 15—20 штук одного вида, если этот вид представлен рыбами близкого размера; если в улове имеются рыбы разных размеров групп, берут как минимум по 10 экземпляров мелких, средних и крупных рыб. Пробы берут для всех видов рыб, встреченных в улове.

Сбор материала должен охватывать все районы водоема, весь период времени, когда рыба кормится, и все возрастные группы обитающих в водоеме рыб. Поэтому при сборе материала как на судах и на береговых пунктах, так и при экспеди-

ционных обследованиях, помимо средних проб, приходится в ряде случаев, когда надо добрать материал по какому-либо виду рыбы или по какой-либо возрастной группе, брать из улова выборочные пробы. Как показали исследования воблы, леща, речной камбалы, осетра и многих других рыб, характер их питания сильно меняется в различные годы, поэтому подобные работы следует проводить повторно. После получения достаточного для выявления общей закономерности материала, для сокращения объемов сборов, следует установить наиболее характерные сроки и области водоема, когда и где будут браться контрольные пробы.

В случае, если трудно получить необходимое количество экземпляров пробы, следует собирать и обрабатывать и единичные экземпляры рыб.

Сбор материала по питанию рыб на разных возрастных стадиях. Как показали работы В. В. Васнецова и его учеников (1948), особенности рыб, связанные с особенностями их питания, в процессе онтогенеза меняются по этапам, обуславливая переход от потребления планктонных организмов к потреблению других видов корма (бентос, рыба и проч.). При этом в процессе онтогенеза меняются не только особенности пищеварительной системы, но и особенности строения корпуса рыб, обуславливающие различный тип их движения.

Поэтому изучение питания отдельных видов рыб на разных возрастных стадиях представляет значительный теоретический и практический интерес.

Само собой разумеется, что при подобных исследованиях по питанию необходимо проводить на разных стадиях параллельное морфологическое изучение пищеварительной системы, органов чувств, органов движения и проч.

Для получения полной картины питания по возрастам недостаточно брать сезонные или систематические пробы через определенный промежуток времени в каком-либо месте, так как онтогенез в значительной мере зависит от хода годовой температуры, которая в первую очередь сказывается на сроках нереста, времени эмбрионального развития, а следовательно, и на сроке появления в водоеме личинок и мальков того или другого вида. Следует учитывать также и характер икротетания изучаемого вида рыб (разовое или порционное икротетание).

При сборе материала для исследования питания по отдельным возрастам также нельзя ограничиваться пробами только в одном пункте водоема, так как рыбы с ростом меняют кормовые площади. Если личинки находятся обычно в местах нерестилищ (личинки фитофильных рыб — в литрالي, пелагофильных — в толще воды в пелагиали), то мальки по мере роста совершают кормовые миграции, отходя в более глубокие зоны литорали

(фитофильные рыбы) или, наоборот, приближаясь к ней из пелагиали (пелагофильные рыбы).

Сбор материала по питанию сеголетков, годовиков, двух- и трехлеток пресноводных и полупроходных рыб П. Л. Пирожников (1953) рекомендует проводить в следующие сроки.

Материал по сеголеткам карповых (Cyprinidae), окуневых (Percidae), лососевых (Salmonidae), корюшковых (Osmeridae) и щуковых (Esocidae) собирается в конце весны, в середине лета и осенью (на севере—в августе—сентябре, на юге—в сентябре—октябре); материал по сеголеткам осетровых (Acipenseridae) собирается в северных реках в июле—августе, в южных—в июне—июле.

Материал по годовикам пресноводных и полупроходных рыб, за исключением осетровых (Acipenseridae) и тресковых (Gadidae), собирается во второй половине июня (на севере), в середине мая (в средней полосе) и в конце апреля (на юге); годовики осетровых собираются с мая по сентябрь, годовики тресковых (налим)—с января по март.

Материал по двух- и трехлеткам осетровых, лососевых, большинства карповых, окуневых, щуковых, сомовых и тресковых собирается летом и осенью, а для изучения сезонного хода питания—еще зимой и весной.

Для анализа отбираются 15—20 желудочно-кишечных трактов от рыб большого количества размерных группировок. Особенно важно дробление на большое количество размерных групп для личинок и молоди, у которых наблюдается частая смена пищевого спектра. Более подробно методика сбора личинок рыб на питание излагается в специальной главе.

Сбор материала по питанию разных по полу рыб. Литературных данных по питанию разных по полу особей чрезвычайно мало, поэтому детальное выяснение картины питания отдельно самцов и самок у различных видов представляет определенный интерес. Путем потребления различных кормовых организмов самцами и самками до некоторой степени ослабляются внутривидовые противоречия из-за пищи (Никольский 1949, 1953).

Для выяснения различий в питании представителей отдельных полов можно использовать сборы на питание по возрастам, которые дают общую картину питания. Для выяснения же более детальной картины,—в том числе возможных различий в питании самцов и самок по отдельным возрастам или размерам, а также и по сезонам,—необходимо брать дополнительные выборочные пробы из 15—20 экз. каждого пола разных возрастов и на разной стадии созревания половых продуктов.

Следует иметь в виду, что различия в питании самцов и самок могут проявляться не только в потреблении различных в

видовом отношении кормовых объектов, но и в потреблении различных возрастных стадий или размерных групп одного и того же кормового объекта (Егорова, 1952). Поэтому при анализе содержимого кишечника надо отмечать стадии и размеры объектов.

Сбор материала по суточным изменениям питания. Суточные изменения питания промысловых рыб представляют большой теоретический и практический интерес. Изучение суточного рациона и темпа переваривания дает возможность решать некоторые важные промысловые вопросы. Суточные рационы и скорость переваривания пищи можно изучать экспериментальным путем в аквариумах на сравнительно небольшом материале, но эти исследования в лабораторных условиях, к сожалению, возможно проводить только с молодью или с рыбами небольших размеров. Полученные данные по суточным изменениям питания в аквариумах необходимо пополнять и корректировать массовым материалом, собранным в естественных условиях.

При сборе материала в водоеме для определения суточной ритмики питания пробы берутся на одной станции в течение 28—32 часов через равные промежутки времени — 2—3—4 часа так, чтобы время последней пробы заходило за время взятия первой пробы.

Каждая проба должна состоять не менее чем из 20—25 кишечных трактов. Для исключения возрастных различий в питании всю серию кишечника следует брать примерно от равно-размерных рыб. Наиболее точное представление о суточном ритме питания и величине суточного рациона дает сбор материала из элементарных группировок (Лебедев, 1946). Для определения суточных рационов рыб в этих группировках Н. С. Новикова (1949, 1956) предлагает брать пробу в количестве 50—100 кишечных трактов.

Если в добытом материале суточных серий в достаточном количестве представлены рыбы различного размера, то можно провести сравнительное изучение суточного хода питания у рыб разных возрастных или размерных групп и получить средние величины суточного рациона всей популяции.

Ввиду того что суточный ход питания и суточные рационы изменяются в течение года в зависимости от состава кормовой базы, температуры воды, газового режима и других биотических и абиотических факторов, суточные наблюдения желательно проводить несколько раз в год в разные сезоны. Одновременно производится определение температуры и газового режима в водоеме.

При сборе материала по суточному ходу питания все кишечника извлекаются и фиксируются тотчас же по выемке рыбы из

орудий лова. Следует иметь в виду, что при сборе материала пассивными орудиями лова необходимо, чтобы последние стояли не более 2—3 часов и чтобы кишечные тракты фиксировались тотчас же после выемки из орудий лова.

Обработка рыбы, фиксация, этикетировка и запись в журнал производятся обычным порядком, только в пищевом журнале отмечается: «Суточная серия». Материал хранят в отдельной посуде.

Сбор материала по питанию рыб на разных горизонтах. При изучении строения косяка рыбы, особенно его вертикального распределения в толще воды, существенное значение имеет выяснение питания рыб на разных горизонтах в толще воды. С этой целью производится облов косяка путем постановки орудий лова на различных расстояниях от дна.

Для получения материала по бентосоядным рыбам, преимущественно тресковым (*Gadidae*), в северных и дальневосточных морях ставятся серии из четырех ярусов — донного и трех в толще воды, расположенных один над другим на расстоянии от 10 до 40 м. Время стояния ярусов не должно превышать 2—3 часов. Для получения материала по планктоноядным рыбам (сельдевые, скумбрия и др.) и хищникам, питающимся планктоноядными рыбами, рекомендуется применять дрейфтерные (плавные) сети и устанавливать их на различных горизонтах от поверхности. С каждого горизонта следует брать 20—25 кишечников каждой размерной группы.

Методика сбора желудочно-кишечных трактов, этикетировки и фиксации такая же, как указано выше, только на этикетке следует обязательно пометить горизонт. В пищевом журнале записывается каждый горизонт отдельно и обязательно указывается время — часы выбивки и выборки каждого яруса. Материал помещают в отдельную посуду.

Сбор материала по питанию рыб для нужд разведки. При использовании данных по питанию рыб для нужд разведки у 30—50 экземпляров рыб (при проведении биологического анализа) определяется степень наполнения кишечника по пятибалльной системе Лебедева: 0 — пусто, 1 — единично, 2 — мало, 3 — средне, 4 — много, 5 — масса. При этом отдельно отмечается степень наполнения желудка и кишечника, у безжелудочных рыб — степень наполнения I, II и III отделов кишечных трактов. Помимо определения степени наполнения желудочно-кишечного тракта, дается визуальное определение состава пищи и указываются преобладающие организмы.

Использование изучения питания рыб для целей разведки, а также определение суточного рациона проводятся в тех случаях, когда общие закономерности питания данного вида рыб в данном водоеме уже выяснены, поэтому, если вопрос спе-

циально о влиянии пищевых отношения рыб на их поведение или питание не ставится, материал собирается только по интересующему исследователя виду.

При работах же по выявлению устойчивости скоплений рыб, необходимо, помимо сведений о характере питания и суточном рационе интересующего исследователя вида, знать также и состав пищи и суточный рацион других, кормящихся на этом же пастбище, рыб. Это необходимо вследствие того, что степень устойчивости скопления рыбы зависит от скорости выедания кормовых организмов, связанной в свою очередь с численностью и характером питания всех использующих данное пастбище рыб и с мощностью пастбища.

Сбор материала по питанию для выяснения пищевых взаимоотношений рыб. Если в задачу исследования входит выяснение пищевых взаимоотношений рыб в водоеме, то необходимо изучать питание всех видов рыб, населяющих водоем, как промысловых, так и непромысловых по сезонам, возрастам и в различных районах водоема, так как непромысловые рыбы используют в качестве пищи те же организмы, которыми питаются и промысловые виды, или являются пищевыми объектами для хищных рыб.

Так как непромысловые рыбы ввиду их редкости в ихтиологические орудия лова попадают в незначительном количестве, то следует использовать все возможности по добыче такого материала. Сбор материала по непромысловым рыбам можно производить из зоологических орудий лова (трал Агассица, бимтрал, драги, разного рода ловушки и пр.), из желудков хищных рыб и других позвоночных и т. д.

Исследования по выяснению пищевых отношений рыб целесообразно проводить в течение одного года, в следующие же годы можно ограничиться лишь контрольными пробами.

Более подробно методика сбора и обработки материалов по выяснению пищевых взаимоотношений рыб освещается в специальной главе данного руководства.

2. ОБРАБОТКА СОДЕРЖИМОГО ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНЫХ ТРАКТОВ РЫБ

Основной задачей при исследовании содержимого желудочно-кишечных трактов является определение состава пищевого комка и значения отдельных пищевых компонентов. Вся обработка ведется количественным методом — путем подсчета и взвешивания содержимого трактов. Этот метод дает возможность количественно выразить питание для разных видов рыб, разных возрастов, разных полов, в разное время года, для разных географических мест и т. д.

Прежде чем приступить к обработке кишечных трактов, необходимо заранее приготовить особые бланки — карточки или особый журнал вскрытий по питанию рыб, куда из общего экспедиционного журнала переносятся данные по каждой станции, а из ихтиологического журнала (журнала промеров) — данные по каждой рыбе: ихтиологический и пищевой номер, общая длина рыбы (L) и длина до конца чешуйного покрова (l), для лососевых также длина до конца средних лучей хвостового плавника (L_{sm}), общий вес рыбы (G) и вес выпотрошенной рыбы (g), пол и стадия зрелости половых продуктов, возраст, жирность, зараженность паразитами. В табл. 4 и 27—28 приводятся образцы журнала вскрытий и образец индивидуальной карточки ВНИРО с некоторыми дополнениями для анализа пищевого комка каждой рыбы.

Фиксированных рыб (молодь и особи мелких видов) или фиксированные кишечники, подлежащие анализу пищевого ком-

Таблица 4

Образец индивидуальной карточки по питанию рыб

Изд _____	Проба № _____		№ по пищевому _____		Судно _____	
	Ихт. № _____		журналу _____			
Водоем _____	Ст. № _____		Время лова _____		Орудие лова _____	
Район _____	_____ 196 г.		Время фиксации _____			
С.ш. _____ В.д. _____						
Вес рыбы _____	Пол и зрелость _____		Степень наполнения желудка _____			
Длина рыбы _____	Возраст _____		Вес содержимого желудка _____			
			Степень наполнения кишечника _____			
			Вес содержимого кишечника _____			
Жирность _____	Индекс наполнения _____		Индекс наполнения _____		Цвет пищи _____	
	Общий _____		желудка _____		Степень переваримости _____	
Содержимое желудка или кишечника	Размер	Колич.	Вес в мг	Индекс % соотношения	Восстановленный вес в мг	Примечание

ка, накануне помещают в сосуд с водой для отмывки от формалина. Рекомендуются воду сменять несколько раз, особенно в случае фиксации очень крепким формалином.

Каждый экземпляр фиксированных рыб подвергается биологическому анализу (см. стр. 21). Рыбок (особенно мальков и личинок) измеряют с точностью до 1 мм, обсушивают фильтровальной бумагой и взвешивают на аптекарских или торзионных весах с точностью до 0,01 или 0,001 г¹. Затем рыбку вскрывают ножницами или скальпелем, согласно указаниям на стр. 21—22, и осторожно извлекают пинцетом кишечный тракт. Более подробно методика вскрытия и обработки кишечных трактов личинок рыб изложена в главе V данного «Руководства».

Основная обработка содержимого желудочно-кишечного тракта как молодых, так и взрослых особей, независимо от их размера, производится следующим образом.

Прежде всего отмоченный желудочно-кишечный тракт перед вскрытием очищают от обрывков внутренностей и ожирков и измеряют его длину, что необходимо для получения данных по соотношению его длины к длине тела рыбы, а также для установления того, целый ли кишечник подвергается исследованию или только его часть. При измерении длины тракта следует избегать натягивания кишечника, так как из-за эластичности стенок тракта при сильном растяжении его могут получиться преувеличенные цифры длины, особенно для растительных рыб, обладающих очень длинным кишечником.

Затем желудочно-кишечный тракт растягивают, определяют на глаз и отмечают в соответствующей графе карточки данной рыбы (табл. 4) степень наполнения пищей отдельных разделов пищеварительного тракта (пищевод, желудок и кишечник у желудочных рыб или передняя, средняя и задняя части тракта у безжелудочных) по пятибалльной шкале Лебедева: 0 — пусто, 1 — единично, 2 — малое наполнение, 3 — среднее наполнение, 4 — много, полный желудок или отдел кишечника, 5 — масса, растянутый кишечник. По степени наполнения отделов пищеварительного тракта можно приблизительно установить время кормежки рыбы, например: пищевод — 1, желудок — 0, кишечник — 0 — рыба только что начала питаться; пищевод — 3, желудок — 4, кишечник — 2 — рыба уже довольно долго кормится на данной кормовой площади; пищевод — 0, желудок — 0, кишечник — 1 — рыба уже давно прекратила кормиться и ушла с кормового участка. Наполнение желудоч-

¹ Следует иметь в виду, что, как показал В. А. Амосов (1960), размеры и вес мальков сильно изменяются от фиксации 4-процентным формалином.

но-кишечного тракта записывается в соответствующей графе карточки (табл. 4) трехзначным числом, например — 321, что означает наполнение пищевода — 3, желудка — 2, кишечника — 1 у желудочных рыб, или первого (переднего), второго (среднего) и третьего (заднего) отделов у безжелудочных. Определение границ между отделами пищеварительного тракта дано в главе I (стр. 9).

После определения количества пищи в баллах желудочно-кишечный тракт разрезают на три указанных выше отдела и из каждого отдела извлекают при помощи шпателя или скальпеля содержимое на тарелку, чашку Петри или часовое стекло, в зависимости от объема пищевого кома. Содержимое кишечника мальков удобнее выдавливать копьем или толстой изогнутой иглой под лупой на предметное стекло. Затем пищевой комок обсушивают фильтровальной бумагой до тех пор, пока на ней не перестанут оставаться сколько-нибудь заметные следы влаги, и взвешивают на торсионных, аптекарских или технических весах. Следует избегать применения химических весов, так как при большой затрате времени на взвешивание получается сильно приуменьшенные благодаря испарению данные. При необходимости пользоваться такими весами следует взвешивать содержимое кишечника в закрытых бюксах, вес которых определяется заранее.

У желудочных рыб взвешивают отдельно содержимое желудка и кишечника, у безжелудочных рационально производить раздельно взвешивание и дальнейшую обработку пищевого кома переднего, среднего и заднего отделов кишечника.

Полученные величины, так называемые фактические веса пищевого кома, заносят в соответствующую графу индивидуальной карточки (табл. 4).

У карповых и некоторых других безжелудочных рыб часто в фиксированных формалином кишечника, кроме пищи, бывает плотная, нелипкая, белесоватая, легко разламывающаяся на кусочки масса, представляющая собой фиксированную формалином слизь кишечного тракта. Перед взвешиванием пищевого комка необходимо удалить эту массу, а также куски кишечного эпителия, которые нередко отслаиваются от стенок кишечника. Однако удаление этой массы обычно сказывается на результатах обработки, так как вместе со слизью могут быть удалены кормовые объекты. Как показала М. В. Желтенкова (1955), обработка кишечника со слизью и без слизи дает разницу в 1,5—2 раза. Чтобы устранить этот недостаток, И. А. Шербинин (1955) рекомендует метод обработки пищевого кома 25—30-процентным раствором едкого калия или натрия. Количество щелочи, необходимое для гидролиза, следующее: при весе пищевого кома до 0,05 г — 3—4 капли, при весе более

0,05 г — 5 см³ на каждый грамм пищевой массы. Обработка щелочью при комнатной температуре продолжается около 20 мин. Применение этого метода значительно облегчает и уточняет просчет пищевых компонентов. Количество слизи можно определить и на глаз в процентах от общего количества пищевого кома по объему и затем вычитать из общего веса содержимого кишечника, допуская, что удельный вес пищи и слизи одинаковый. Для контроля проводят непосредственное взвешивание массы, выделяемой из тех кишечника, где это возможно сделать.

В случае изучения питания рыб, потребляющих искусственные корма (жмых, мука, горох, отруби и пр.), иногда возникает затруднение в определении содержимого кишечника — является ли оно остатками искусственного корма или фиксированной формалином слизью. Характерной особенностью слизи, в противоположность кормовым объектам, является ее бесклеточная структура. Кроме того, пищевой ком всегда окрашен темнее, чем слизь. В растительной природе остатков искусственного корма можно убедиться, действуя на них йодом, окрашивающим крахмальные зерна в фиолетовый цвет.

После взвешивания содержимое каждого отдела пищеварительного тракта просматривается под биноклем, а если нужно — и под микроскопом.

На глаз определяется цвет пищевого кома и степень переваренности пищи в разных отделах пищеварительного тракта по следующей схеме: 1) организмы хорошей сохранности, без всяких признаков разрушения, 2) организмы слегка переварены, видовое определение и подсчет их вполне возможны, 3) полупереваренные организмы, частично разрушенные, определение и подсчет по отпавшим частям возможны, 4) сильно переваренные, совершенно разрушенные организмы, но определимы по отдельным частям тела (костям, глазам, конечностям, каудальным ветвям, панцирю, ротовым частям, отолитам, щетинкам и другим частям), 5) совершенно неопределимая масса. Полученные данные по окраске и степени переваренности пищи заносятся в соответствующие графы карточки (табл. 4) в виде цифровых выражений; например, 1 2 4, что означает: в первом отделе хорошая сохранность пищи — 1, во втором слегка переваренные организмы — 2, в третьем сильно переваренные, но определимые по остаткам — 4; или, например, 0 4 5, т. е.: в переднем отделе пищи нет, в среднем и заднем — сильно переваренная, но в различной степени.

После выяснения степени переваренности пищевых объектов приступают к качественной и количественной обработке пищевого кома: определению видового состава, численности и веса компонентов. При наличии небольших количеств пищевого кома

обрабатывают весь ком, т. е. определяют, просчитывают и провешивают все компоненты, при наличии большого количества содержимого обычно просматривают навеску в 0,1 часть кома, и полученные в результате обработки этой навески цифры количества и веса переводят на вес кома каждого отдела желудочно-кишечного тракта. Остальная часть кома просматривается качественно, и просчитываются лишь крупные кормовые объекты, которые могут не попасть в навеску.

Точность определения пищевых компонентов зависит от целей исследования. Лучшие данные получаются при определении компонентов до вида, по размерам или стадиям развития. В зависимости от точности определения компонентов определяется и круг вопросов питания, который может быть решен. Особенно важно точное видовое определение с указанием размеров и стадий развития для выяснения этапов в развитии личинок и мальков рыб и для выяснения пищевых взаимоотношений рыб. Как показал ряд исследований по питанию рыб, за последние годы нередко расхождения в пищевом спектре отдельных видов рыб заключаются не только в различии видов пищевых компонентов, но даже в различии размером или стадий развития организма, потребляемого несколькими видами рыб.

Протоколы вскрытия каждой рыбы заносятся на ту же карточку. В соответствующие графы карточки вносятся данные по видовому составу пищи, численности, размерам и фактическому весу каждого пищевого компонента по отделам желудочно-кишечного тракта. Неопределимая масса содержимого тракта, если возможно, взвешивается или определяется на глаз в процентном отношении к весу всего пищевого кома и распределяется пропорционально весовому значению обнаруженных пищевых организмов. Образец записи протоколов вскрытия приведен в табл. 4 и 29.

Фактический вес всего пищевого кома и отдельных пищевых компонентов дает представление о степени накормленности рыбы в момент ее поимки, что необходимо знать при исследовании ритмичности питания и пищевых миграций. Для решения ряда других вопросов питания, как-то: определения суточных рационов, усвояемости кормов и др., необходимо знать вес заглоченной пищи, для чего пользуются методом реконструкции или восстановления весов. Для восстановления веса съеденных организмов пользуются средними весами, полученными в результате взвешивания пищевых компонентов из гидробиологических проб, взятых одновременно с ихтиологическими пробами на питание. Рекомендуется пользоваться «живыми» средними весами, т. е. весами живых организмов, а не «сырыми» весами, получающимися после взвешивания фиксированных организмов. Последние не соответствуют первым, вследствие чего при-

менение их дает ту или иную ошибку, иногда свыше 50% как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения (Боруцкий, 1934—1935, 1958, 1959а, 1960а). Не рекомендуется для получения среднего «живого» веса организмов пользоваться весами целых экземпляров из пищеварительного тракта. Их веса, т. е. веса мертвых особей, не соответствуют ни весу живых особей, ни весу фиксированных. Не лишне данные по «живым» средним весам дополнить данными по сухим средним весам, которые получаются после высушивания определенного количества одноразмерных или одновозрастных живых особей в термостате при 60°С, доведения их до постоянного веса в эксикаторе и взвешивания в бюксах на аналитических весах. От «живых» и сухих весов можно перейти к определению химического состава, калорийности и усвояемости съеденных кормов.

Однако для восстановления весов чаще всего пользуются уже готовыми «стандартными» весами организмов бентоса и планктона морских и пресноводных водоемов, которые имеются в ряде работ. Данные по средним весам кормовых организмов бентоса имеются в работах Е. В. Боруцкого (1934, 1935, 1958, 1959а); А. С. Константинова (1950, 1954, 1956, 1958); Н. А. Перцова (1952); В. И. Жадина (1956); Г. М. Беляева (1952); Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954) и ряда других авторов; средние веса молоди некоторых рыб, являющихся кормовыми объектами ихтиофагов, даются в работах М. Н. Лишева (1950, 1950а) и И. Н. Ковалева (1958); основная литература по средним весам планктонных организмов приводится в главе V (стр. 134).

Следует, однако, иметь в виду, что почти везде приводятся «стандартные» веса, полученные либо путем взвешивания формалинового материала, либо путем приравнивания организмов к сходным геометрическим фигурам с последующим вычислением их объема, а по объему — веса (в основном для водорослей и мелких форм зоопланктона). Кроме того, следует иметь в виду, что средний вес одного и того же вида — величина далеко не «стандартная», так как средний вес изменяется в зависимости от географического положения водоема, его характера, трофических условий, изменяется по сезонам, годам и проч. Следовательно, чтобы получить наиболее правильные восстановленные веса пищевых компонентов, рекомендуется пользоваться средними «живыми» весами организмов, полученными в результате взвешивания достаточного количества одноразмерных и одновозрастных особей из параллельных гидробиологических проб того же водоема и из того же района, откуда была взята проба рыб на питание.

Методика обработки содержимого желудочно-кишечного тракта в деталях существенно отличается для рыб с разным ха-

рактором питания, вследствие чего более подробно излагается в специальных главах, посвященных методике изучения питания хищных, бентосоядных, планктоноядных, растительноядных рыб и их молоди на ранних стадиях развития.

Оборудование для обработки желудочно-кишечных трактов

Для обработки материалов по питанию рыб необходимо иметь следующее оборудование.

Микроскоп, бинокулярную лупу, окуляр-микрометр, ручную лупу; весы технические на 500 г с разновесами, весы аптекарские на 100 г с штативом и разновесы от 10 мг до 100 г, весы торзионные, весы аналитические; штангенциркуль для измерения крупных пищевых объектов, линейку на 60 см с миллиметровыми делениями для измерения длины кишечного тракта; эмалированные тарелки или кюветы, простоквашницы или кристаллизаторы, чашки Петри, часовые стаканы, солонки с гладким дном или малые кристаллизаторы; ведро, таз или большие стеклянные банки для вымачивания фиксированных кишечников; предметные стекла, покровные стекла, стеклянные пластинки; мерные цилиндры и мензурки на 100 и 200 мл; штемпель-пипетки на 0,25; 0,5; 1,0 и 5,0 см³ и счетные камеры Богорова, Наумана и др. для подсчета пищевых компонентов планктоноядных и растительноядных рыб; ножницы анатомические, пинцеты, препаровальные иглы, копыто, шпатель металлический; ручное сито с ячейей в 0,5 мм, мельничный шелковый газ нескольких номеров (от 38 до 68) для промывки содержимого кишечника от слизи (различные номера в зависимости от размеров пищевых компонентов); фильтровальную бумагу; счеты; карточки для записи содержимого желудочно-кишечных трактов; ящик для карточек; материальные банки разного объема и пробирки; набор определителей по разным группам морских и пресноводных растительных и животных организмов; материалы по средним весам кормовых организмов.

3. ЦИФРОВАЯ ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛОВ ПО ПИТАНИЮ РЫБ

Результаты анализа содержимого пищеварительного тракта рыб могут быть представлены различными способами: по встречаемости, по количеству экземпляров, по объему, по весу, по калорийности и проч. Достоинства и недостатки этих способов подвергались неоднократному обсуждению [Блевад (Blegvad), 1916, 1930; Hertling, 1928, 1939; Зацепин, 1939; (Hynes 1950); Pillay, 1951; Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1955; и др.]. В инструкциях по изучению питания морских бентосоядных рыб,

составленной В. А. Броцкой (1939), и морских планктоноядных рыб, составленной В. Г. Богоровым (1934, 1934а), а также в инструкции по питанию пресноводных и полупроходных рыб, составленной П. Л. Пирожниковым (1953), предлагается определить общие и частные индексы наполнения желудочно-кишечного тракта — отношение веса отдельных пищевых компонентов и веса всей пищи к весу рыбы, увеличенное в 10 000 раз. Частные и общие индексы, согласно А. А. Шорыгину (1952), являются показателями накормленности рыбы. При некоторых условиях — при одинаковой температуре, для рыб одного вида или одного размера и т. д. — они могут служить одним из показателей интенсивности питания.

В своей монографии А. А. Шорыгин (1952) поставил вопрос о желательности унификации цифровой обработки материалов по питанию с тем, чтобы сделать сравнимыми результаты, получаемые разными исследователями в различных водоемах. Придавая большое значение вопросу о создании единой рациональной методики изучения питания рыб и цифровой обработки полученных результатов, мы тем не менее должны отметить, что каждая методика определяется целью и задачами исследования, а нередко и условиями работы. Необходимо установить единую методику для изучения питания рыбы, как важнейшего раздела ее биологии, и для понимания пищевых взаимоотношений в водоеме. Для решения же отдельных, частных вопросов бывает достаточно применить более упрощенную и менее трудоемкую методику. Ввиду этого мы сочли целесообразным привести краткое описание методов, применявшихся и применяющихся в настоящее время разными авторами, отметив их недостатки и возможность применения.

а. Применяющиеся методы цифровой обработки материалов по питанию рыб

Существуют четыре основных способа количественной обработки цифровых материалов по питанию рыб: 1) подсчет количеств экземпляров отдельных пищевых компонентов, 2) определение процента встречаемости пищевых компонентов, 3) определение объема пищевых компонентов, 4) определение их веса. Сюда следует добавить еще один метод — качественное определение содержимого пищеварительного тракта. Однако и среди этих основных методов имеется значительное количество модификаций и комбинаций. Обычно исследователи применяют одновременно несколько способов.

Прежде всего следует отметить метод качественной обработки материалов. Качественный метод обработки как самостоятельный метод применялся лишь на первом этапе изу-

чения питания рыб, когда вся цель исследования заключалась лишь в установлении характера питания рыб разных видов. В настоящее время качественная обработка пищевого кома, естественно, представляет неотъемлемую часть любого количественного метода, основу его, подобно тому как систематика является основой всех биологических дисциплин, и от точности систематической обработки материалов зависит диапазон круга вопросов питания.

Особенно точное качественное определение кормовых объектов важно для выяснения вопросов доступности и элективности их или для выяснения пищевых взаимоотношений как межвидовых, так и внутривидовых (Никольский, 1949, 1953).

Из количественных методов цифровой обработки материалов по питанию наиболее прост и наиболее распространен метод определения частоты встречаемости отдельных компонентов в пище. Количество кишечников, содержащих какой-либо кормовой компонент, выражается в процентах к общему количеству исследованных кишечников данного вида. При вычислении частоты встречаемости берутся только кишечники с пищей; пустые кишечники при этом не учитываются. Некоторые авторы принимали в расчет и пустые кишечники, но такой способ определения частоты встречаемости не может считаться правильным. Частоту встречаемости пищевых компонентов можно определять для всей популяции, для отдельных возрастных или размерных групп, отдельных полов и т. д.

Метод частоты встречаемости очень прост и быстр, но он дает возможность выяснить только относительную картину питания, преобладания в пище того или другого компонента. При этом, по Блеваду (Н. Blegvad, 1916, 1930), Гертлингу (Н. Hertling, 1928, 1939), В. Г. Богорову (1934), В. И. Зацепину (1939), А. А. Шорыгину (1952) и др., преувеличивается роль мелких, но массовых или часто встречающихся организмов. Данные по частоте встречаемости совершенно необходимы для выяснения вопроса избираемости кормов и вопроса пищевых отношений рыб (см. главу IV, стр. 85 и главу VI, стр. 156).

Часто определяют проценты частоты встречаемости, для чего все полученные предыдущим методом проценты встречаемости суммируют и затем встречаемость выражают в процентах от этой суммы.

Наиболее простой и быстрый, но и наиболее грубый из всех количественных методов — это способ условных обозначений количества пищевых компонентов по трехбалльной системе: «мало», «средне», «много». В некоторых случаях количество особей обозначается более подробно — по пятибалльной системе: «единично», «мало», «средне», «много», «масса». Этот метод, довольно широко применявшийся гидробиологами, особенно при

количественной обработке планктона, был перенесен ими и на изучение питания рыб. Нередко этой методикой содержимое желудочно-кишечных трактов обрабатывается и в настоящее время, например, Рейман (Reimann, 1955). Нетрудно видеть, что такой метод дает грубое и весьма приближенное представление о преобладании того или другого пищевого компонента. Следует избегать применения этого метода. Он применяется лишь при изучении питания для целей разведки (см. страницу 30). Впоследствии метод условных обозначений разными авторами подвергался разнообразным модификациям. Наиболее распространенная модификация его — это точечный метод, разработанный Суиннертоном и Уортингтоном (Swynnerton and Worthington, 1940). Сущность метода заключается в следующем. Пищевые компоненты в пищеварительном тракте каждой рыбы отмечают как «редко», «обычно» и проч. на основании грубого подсчета на глаз, в основу чего кладутся размеры организмов и их обилие, т. е. один большой организм засчитывается как некоторое количество мелких. Каждый компонент отмечают некоторым количеством точек; все точки, оценивающие каждый компонент, суммируют и затем выражают в процентах от общего количества точек. Точечная система Суиннертона и Уортингтона была несколько видоизменена Фрост (Frost, 1943) введением в просчет также и степени наполнения кишечника. Дальнейшая модификация этого метода была сделана Соммереном (V. D. van Sommeren, 1946).

Хайнс (Hynes, 1950) несколько видоизменил метод Фроста, увеличив число категорий точек, что позволяет более свободно им оперировать. Для каждого компонента применялось всегда 1, 2, 4, 8, 16 баллов, без промежуточных цифр. Основное неудобство такого метода заключается в том, что цифрой 16 отмечается кишечник в случае наполнения только одним кормовым объектом, и этой же цифрой обозначается доминирующий пищевой компонент в случае наполнения кишечника несколькими кормовыми объектами; значение последних в пищевом коме обозначается на глаз цифрами по принятой системе по отношению к доминирующему объекту.

Точечный метод широко применяется преимущественно в Англии и в странах Британского содружества и, видимо, считается стандартным (Hynes, 1950; Дас и Моитра, 1958; и др.).

По мнению Хайнса, точечный метод наиболее удовлетворителен из всех существующих методов. Его преимущества заключаются в легкости и быстроте работы. Он не требует специальных приборов для измерения, результаты не зависят от размеров пищевых компонентов и их количеств, и, наконец, при таком методе оказывается излишним делать подсчеты большого количества мелких и разрушенных организмов. Применяя

этот метод при изучении питания колюшек, Хайнс отмечает два его недостатка. Первый недостаток — это некоторый субъективизм в оценке точками значения каждого объекта. Но, как показал автор, при анализе большого количества проб в течение нескольких месяцев это затруднение устраняется. Надо сказать, что субъективизм до некоторой степени всегда имеет место при изучении питания рыб; взять хотя бы определение кормовых организмов по остаткам, когда систематическое положение, размер и вес их определяются с разной точностью разными авторами; то же самое приходится отметить и в отношении счета организмов и их остатков, например, веслоногих раков. Смит (Smit, 1947), например, производил просчет «насколько возможно». Различные результаты у разных авторов получаются и при просчете и взвешивании остатков растения и т. д.

Второй недостаток этого метода, по Хайнсу, то, что результаты, полученные им, якобы не могут быть использованы для сравнения с кормовой базой. Однако Хайнс показал, что в большинстве случаев данные, полученные его методом, пригодны и для выяснения предпочитания и избирания кормовых объектов, поскольку при условии наличия большого материала они довольно точно отражают действительное соотношение компонентов в пищевом коме.

Хайнс, основываясь на сравнении результатов обработки кишечников рыб методами частоты встречаемости, доминирования и точечным методом, пришел к выводу, что все три метода при условии большого количества кишечников (не менее 200) дают сходные данные по среднему процентному содержанию пищевых компонентов в кишечниках всей популяции рыб, подвергшейся обработке. К сожалению, автор не сравнивает свой метод с весовым методом.

Метод доминирования, который нередко применяли английские авторы при изучении питания рыб, заключается в следующем. Количество кишечников рыб, в которых был констатирован тот или иной пищевой компонент как доминирующий, выражают в процентах от общего количества исследованных кишечников. Таким образом, получают данные по значению каждого компонента в процентах доминирования его в пище рыб. В дальнейшем полученные проценты суммируют и проценты доминирования выражают в процентах от этой суммы. Нетрудно видеть, что при таком методе обработки совершенно выпадают второстепенные пищевые компоненты, но зато этот метод хорошо оттеняет роль основных пищевых объектов, что часто затушевывается при обработке методом частоты встречаемости. Метод доминирования применялся Саусерном (Southern, 1935), Фрост (Frost, 1939), Фрост и Уэнтом (Frost a. Went, 1940) в комбинации с другими методами (% частоты

встречаемости, % по количеству особей, % по весу и проч.). Метод просчета количества особей заключается в том, что на основании данных по численности кормовых объектов, содержащихся в пищевом комке (как целых, так и фрагментов), определяют процентные соотношения между отдельными компонентами от общего количества их в каждом кишечнике. Для получения средних процентов отдельных компонентов по количеству экземпляров для всей популяции рыб или для отдельных возрастных или размерных групп или отдельных полов и т. д. суммируются все количества экземпляров данного компонента из всех кишечника данной группы рыб и определяется процент от общего количества всех организмов, найденных во всех кишечниках данной популяции рыб или какой-либо группы. Совершенно недопустимо выводить средние проценты содержания пищевых организмов в кишечниках всей популяции или отдельных групп ее путем суммирования процентов, полученных для каждого кишечника, и деления суммы на количество исследованных кишечника рыб всей популяции или группы. Как показали исследования ряда авторов (Лишев, 1950; Пикулева, 1952; и др.), могут получиться весьма искаженные результаты, особенно при небольших количествах материала. Например, нахождение какого-либо компонента в массовом количестве в одном кишечнике при полном отсутствии его в других при последнем способе расчета сильно повысит его значение для всей популяции. При обработке больших количеств желудочно-кишечных трактов эта ошибка нивелируется.

Основной недостаток метода определения значения компонентов по количеству особей тот, что он дает неправильное представление о роли отдельных компонентов; оказывается, при одинаковых количествах очень мелкого (например, водоросли) и очень крупного (например, моллюски) компонента значение их в питании одинаково, хотя и по объему и по весу это будут несоизмеримые величины. Второй недостаток заключается в том, что этим методом совершенно игнорируются такие пищевые компоненты, как детрит, обрывки растений, которые нельзя просчитать.

Счетный метод как самостоятельный применяется очень редко; обычно он применяется в комбинации с другими методами. Он обязателен при весовом методе, особенно когда пользуются восстановленными весами.

Объемный метод был введен впервые Форбсом (Forbes, 1880, 1883, 1888, 1888a), которому принадлежит приоритет в разработке количественного метода учета содержимого желудочно-кишечных трактов рыб. В своих работах Форбс, кроме показателей общего объема пищевого комка, приводит частоту встречаемости групп кормовых организмов и процентное соот-

ношение по числу отдельных компонентов. И в настоящее время большинство американских и отчасти английских исследователей применяют методику Форбса, т. е. определяют объем всего пищевого комка, а значение отдельных компонентов в пище выражают или в процентах частоты встречаемости, или в процентах по числу экземпляров, или и тем и другим способами [например Мак Интайр (McIntire), 1953; Мон (Moen, 1955); Куткун (Kutkuhn, 1955;) и др.]. Мак Хоч (McHugh), 1940 измерял общий объем пищевого кома, а содержание каждого пищевого компонента выражал в процентах по объему на глаз.

Как будет указано в специальных главах по изучению питания рыб с различным характером питания, к объемному методу частично приходится прибегать и при определении веса пищевых компонентов в коме.

Метод определения степени наполнения кишечного тракта, когда на глаз определяется степень наполнения желудка или трех разделов кишечника, в СССР применяется при изучении питания рыб для нужд разведки; степень наполнения желудочно-кишечного тракта определяется по пятибалльной системе Лебедева (см. стр. 30).

Английский исследователь Ру (Roux, 1956) при изучении питания четырех видов *Tilapia* в центральноафриканских озерах применил комбинированный метод — наполнения кишечника и частоты встречаемости. Наполнение кишечника выражалось в 0, 25, 50, 75, 100 процентах, а содержание отдельных компонентов или групп компонентов — в процентах частоты встречаемости от процентов наполнения кишечника. Цель исследования заключалась в выяснении различий в питании разных видов и по возрастам.

Все перечисленные методы количественной обработки содержимого кишечных трактов (по частоте встречаемости, по количеству экземпляров, по объему, а также различные модификации и комбинации их) пригодны лишь для решения некоторых частных вопросов питания, как, например, качественная сторона питания, а также для получения относительных данных по количественному питанию. Более правдивую картину пищевого значения отдельных компонентов может дать объемный метод, но только в том случае, если известна пищевая ценность кормовых объектов в объемных единицах.

б. Весовой метод и цифровая обработка материалов по питанию

Наиболее точен и совершенен весовой метод. Количественный весовой метод обработки пищи рыб был предложен Блевадом (Blegvad, 1916). На основании весов отдельных компо-

нентов пищи Блевад дал процентный состав пищи от веса всего пищевого кома. Тогда же Блевад ввел и метод для выражения степени наполнения желудочно-кишечного тракта — отношение общего веса пищи рыбы к ее весу, представленное дробью.

Впоследствии ряд иностранных авторов, преимущественно английских [Аллен (Allen), 1938, 1941, Фрост (Frost, 1939); Редфорс (Rodforth, 1940); и др.], несколько видоизменили метод Блевада и выражали вес каждого пищевого компонента или всего пищевого кома в процентах от веса рыбы, т. е. применяли частные и общие индексы наполнения кишечника пищей. Некоторые авторы [Рикер (Ricker, 1937); Нейл (Naill, 1938); Дэйбер (Daiber, 1956); и др. канадские авторы] вес съеденной пищи исчисляли по известным средним величинам веса каждого пищевого компонента, т. е. применяли метод восстановления весов. Однако, как мы видели из изложения в предыдущем разделе, весовой метод не нашел большого применения за границей.

Установление метода в разработанной и удобной форме и полная перестройка трофологии — заслуга советской науки. Впервые весовой метод у нас применил В. Я. Никитинский (1929) в работе о питании рыб Царицынских прудов в 1929 г. В 1931 г. при обработке материалов по питанию рыб Баренцова моря Л. А. Зенкевич и его ученики применили, по совету И. И. Месяцева, весовой метод анализа пищи рыб и вычисление общих и частных индексов наполнения кишечника. Но, в отличие от Блевада, у Л. А. Зенкевича индексы были представлены не абсолютными отношениями веса пищи и веса рыбы, а это отношение было увеличено в 10 000 раз. Иначе говоря, индексы наполнения выражают отношение веса отдельных компонентов и общего веса кома к весу рыбы в продецимилле (‰). Работа с такими индексами, которые носят название индексов наполнения кишечника (общих и частных), оказалась очень эффективной и простой. Методика индексов получила широкое применение в СССР, но, однако, почти не вышла за его пределы. В зарубежной литературе, как мы видели, весовой метод или вообще не применялся и не применяется или применялся и применяется в виде процентного состава по весу от пищевого кома или в виде индексов наполнения, но выраженных не в продецимилле, а в процентах (не в ‰ , а в $\%$), которые менее удобны для пользования. В последние годы весовой метод начал применяться в странах народной демократии.

Основные недостатки весовой методики, и в частности индексов наполнения, заключаются в затруднениях, которые встречаются при взвешивании отдельных компонентов пищи. Определение общего индекса наполнения не представляет никаких затруднений, но определение частных индексов непосредствен-

ным взвешиванием кормовых объектов и их остатков нередко представляется совершенно невозможным. Поэтому весовой метод в чистом виде, т. е. непосредственное определение веса компонентов и вычисление частных индексов, применяется очень редко. Обычно он комбинируется с объемным или плоскостным методом, когда общий вес пищевого кома определяется непосредственным взвешиванием, а вес отдельных компонентов — на основании процентного содержания их в коме по объему или по занимаемым площадям, причем процент нередко определяется на глаз. Естественно, вычисленные таким методом веса и частные индексы могут быть весьма далеки от действительности.

Для устранения этого недостатка в настоящее время все больше и больше начинает входить в практику изучения питания рыб метод восстановленных весов. При этом методе просчитываются все особи (целые и по остаткам), по размерам или возрастам каждого пищевого компонента, и восстанавливается их живой вес (см. стр. 36). Восстановленные веса всех пищевых компонентов, а также вес грунта, если он имеется в коме, складываются, и от этой суммы вычисляется процентное содержание каждого компонента по живому весу. Вес восстановленный (реконструированный), как правило, всегда больше веса фактического. Зная проценты содержания каждого компонента по восстановленному весу, можно путем соответствующих пересчетов получить содержание компонентов в коме по фактическому весу (образец расчета см. Элькина, 1952). Но следует иметь в виду, что и эти проценты могут быть недостоверны, так как в данном случае не учитывается степень переваренности; одни компоненты могут быть более сильно переварены, и, таким образом, их фактический вес будет невелик, в то время как живой вес может значительно превышать живой вес других компонентов.

Необходимо отметить, что с введением в употребление восстановленных весов пищевых компонентов некоторые авторы стали выражать индексы наполнения пищеварительного тракта отношением восстановленных весов организмов, обнаруженных в пищеварительном тракте рыбы, к ее весу. Индекс наполнения кишечника является показателем накормленности рыбы, и при использовании для его вычисления восстановленных весов этот показатель теряет свой первоначальный смысл именно как показателя накормленности рыбы в момент ее поимки. Поэтому индексы наполнения пищеварительного тракта следует вычислять так, как это было предусмотрено их авторами Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой (1931), т. е. определять отношение веса пищевого кома к весу рыбы в процедиимилле (для хищников в процентах).

На данном этапе изучения питания рыб весовой метод, метод индексов наполнения кишечных трактов, является наиболее

совершенным методом цифровой обработки материалов, и следует стремиться его применять при количественном исследовании питания рыб.

Частные и общие индексы вычисляются для отдельных рыб и заносятся на индивидуальную карточку в соответствующую графу (табл. 4). По этим карточкам вычисляются индексы для групп рыб: в среднем для пробы, для района, для сезона, для какой-либо возрастной группы и т. д. и в среднем для всего водоема. При анализе содержимого пищеварительных трактов по отдельным частям значение пищевых организмов одного вида суммируется, чтобы получить представление о значении организмов во всей пище и об общей накормленности рыб.

Для получения средних индексов по пробе индивидуальные индексы рыб из одной пробы суммируются и делятся на общее число рыб в пробе независимо от того, имелась ли или отсутствовала пища у какой-либо из составляющих пробу рыбы. Для получения средних индексов по району, сезону и т. д. или в среднем по водоему суммируются средние индексы по пробам и делятся на число группируемых проб. На основании частных и общих индексов вычисляется процентный состав пищи данного вида рыб для какого-либо района, сезона, возрастной группы и т. д. Для экономии времени можно процентный состав вычислять не по частным и общим индексам, а непосредственно по весу отдельных пищевых компонентов и общему весу пищи, как это делается при исследовании питания планктоноядных рыб (Богоров, 1934). В этом случае суммируются веса отдельных компонентов и общий вес пищи всех рыб, составляющих пробу, либо сгруппированных по какому-либо принципу. Вычислением отношения веса отдельных пищевых компонентов к общему весу пищи получают их процентное значение. Для экономии аналогичным образом можно вычислить и общий индекс, относя суммарному весу и увеличивая частное в 10 000 раз. При получении суммы веса рыбы берется вес всех рыб независимо от того, имелась ли или не имелась у них в кишечном тракте пища.

Н. Ю. Соколова (1952) на примере осетровых рыб Каспийского моря показала, что вычисление процентного значения пищевых организмов и величины общего индекса по способу Зенкевича — Броккой и по групповому способу дает сходные результаты. То же получилось и у М. В. Желтенковой (1955а) для азовского леща при сопоставлении среднего по пробам и группам значения пищевых компонентов и величины общего индекса, полученных на основании индивидуальных частных и общих индексов и на основании суммарных весов. Цифры получились одного порядка и принципиально сходные. Особенно близкими оказывались цифры в тех случаях, когда входящие в пробу или

Карточка для суммирования
(лицевая сторона)

ПИТАНИЕ РЫБ

Проба № _____ Водоем _____
 Район _____ Судно _____
 Ст. № _____ 196 г. Время от _____ до _____
 с _____ с. ш. _____ в. д. Орудие лова _____
 Вид _____ Время фиксации _____
 Глубина места лова _____ Волнение _____
 Грунт _____ Ветер _____ t° $\frac{\text{поверх.}}{\text{прид.}}$ _____
 Биомасса $\frac{\text{бентоса}}{\text{планктона}}$ _____ Прозрачность _____ S⁰/₀₀ _____

Уловы рыбы общий и по породам

	Общий улов				
кг					
шт.					

Прилов беспозвоночных

Виды					
Колич-во					

Биологическая характеристика популяции

Взято на анализ	Д л и н а			Вес	%	Кэф. зрелости	Кэф. упитанности
	средн.	от	до				
Варианты							
Колич-во							

Проанализировано кишечника _____ из них пустых _____
 шт. _____%. Средний индекс наполнения желудков: _____
 кишечника _____ общ. индекс:

питания по пробе

(обратная сторона)

Состав пищи	Сумма индексов	Средн. индекс	% состав	

Обработал _____

Дата _____

в группу рыбы слабо различались по весу. Однако если основной задачей работы является исследование поведения рыб, то необходимо вычислять индивидуальные индексы для каждой рыбы отдельно, дающие возможность выявить разнокачественность питания внутри популяции.

При определении суточного рациона пользуются как индивидуальными (Новикова, 1949), так и, при упрощенной методике, групповыми индексами (Новикова, 1951). В первом случае

Таблица 6

Характер питания леща в различных районах Азовского моря в среднем за 1953 г. (в индексах наполнения кишечника)

Пищевые компоненты	Таганрогский залив			Восточная часть моря			Западная часть моря		
	сумма частных индексов	частный индекс средний	% по индексам	сумма частных индексов	частный индекс средний	% по индексам	сумма частных индексов	частный индекс средний	% по индексам
Общий индекс									
Количество рыб с пищей									
Количество рыб									
Количество проб									
Длина рыб от до									

Н. С. Новикова для определения суточной ритмики питания воблы обрабатывала материал методом вариационной статистики и вычисляла средние сигмы и ошибки. Во втором случае она получила групповые индексы по способу Блевада, взвешивая целиком пищу, извлеченную из всех рыб одной пробы и относя вес пищи к суммарному весу рыбы.

Результаты суммирования данных по пробе заносятся на специальные карточки (табл. 5), разработанные Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). При получении средних характеристик по районам, сезонам, возрастным группам и т. д. и в

Таблица 7

Характер питания леща в различных районах Азовского моря в среднем за 1953 г. (в % по весу)

Пищевые компоненты	Таганрогский залив		Восточная часть моря		Западная часть моря	
	сумма веса	% по весу	сумма веса	% по весу	сумма веса	% по весу
Общий вес пищи						
Общий вес рыб						
Количество рыб с пищей						
Количество рыб						
Количество проб						
Длина рыб от до						

Таблица 8

Характер питания леща в различных районах Азовского моря в среднем за 1953 г. (по индексам наполнения кишечника)

Пищевые компоненты	Частные индексы			Процентный состав		
	Таганрогский залив	восточная часть моря	западная часть моря	Таганрогский залив	восточная часть моря	западная часть моря
Всех ракообразных						
Всех моллюсков	.					
Общий индекс	.			100	100	100
% рыб, имеющих пищу	.					
Количество рыб	.					
Длина рыб от до	.					

Характер питания леща в различных районах Азовского моря в среднем за 1953 г. (в % по весу)

Пищевые компоненты	Таганрогский залив	Восточная часть моря	Западная часть моря
Всех ракообразных			
Всех моллюсков			
Общий индекс			
% рыб, имеющих пищу			
Количество рыб			
Длина рыб от			
до			

среднем для всего водоема составляются подсобные таблицы, характеризующие, например, особенности питания леща в различных районах Азовского моря:

- а) при определении средних индексов наполнения кишечного тракта на основании индивидуальных индексов (табл. 6);
- б) при определении среднего значения организмов по весу (табл. 7).

Окончательная таблица приводится: при индивидуальных индексах — в табл. 8, при определении среднего значения организмов по весу — в табл. 9.

4. ЛИТЕРАТУРНАЯ ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛОВ ПО ПИТАНИЮ

Помимо частных индексов и значения компонентов по индексам или, что принципиально то же, по весу, в работе следует приводить частоту встречаемости, число экземпляров пищевых организмов в среднем на одну рыбу, максимальные индексы, максимальные веса пищевых компонентов и всей пищи, максимальное число экземпляров пищевых организмов, а также минимальный, максимальный и преобладающий размеры потребляемых рыбой организмов.

Если автор не ограничен размером работы и имеет достаточно времени, все эти данные сводятся в виде отдельных таблиц или граф общей таблицы из имеющихся индивидуальных

карточек. Исключение представляет только количество экземпляров пищевых организмов, не во всех случаях определяемое, особенно при работе с бентосоядными и растительноядными рыбами. В случае ограниченного размера работы и времени приходится давать по всем компонентам только таблицы частных индексов и процентного значения по весу или, при очень небольшой работе, давать лишь один из этих показателей, указывая вместе с тем на таблицах, подготовляемых к печати, только основные или особенно характерные пищевые организмы. Остальные показатели следует давать выборочно, сводя их либо в специальные таблицы, либо указывая в тексте, когда они привлекаются для характеристики какого-либо явления.

Результаты цифровой обработки материала, помимо таблиц, представляются в графиках разной формы — в виде кругов, прямоугольников, кривых и т. д., а также наносятся на карты.

Нанося на карту общие и частные индексы или процентные значения пищевых организмов, можно получить представление о распределении пастбищ рыб, об областях преимущественного потребления тех или иных организмов и т. д. На картах можно показать состав пищи рыб по отдельным станциям или районам в виде диаграмм, привязанных к определенным областям водоема.

На рис. 5—10 приведены различные способы графического выражения одного и того же пищевого спектра; для примера взято изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище (Макковеева, 1956).

На рис. 5 сезонный ход питания изображен в виде кривых для отдельных пищевых компонентов. По оси абсцисс откладывается длина молоди, по оси ординат — значение пищевых организмов по весу (в абсолютных величинах или в процентах от общего веса пищевого комка или от общего индекса наполнения желудочно-кишечного тракта).

Значение пищевых организмов в питании можно выразить в виде прямоугольников, причем, как это изображено на рис. 6, прямоугольники, соответствующие определенному пищевому компоненту, располагаются рядом. Так же как и в предыдущей диаграмме, по оси абсцисс отложена длина рыбы, по оси ординат — значение пищевых организмов по весу (в абсолютных величинах или в процентах).

На рис. 7 те же самые спектры питания представлены в виде одного параллелограмма, соответствующего весу пищевого комка или общему индексу наполнения кишечника; значение компонентов пищи выражено в процентах по весу; проценты отложены по оси ординат. Но данная диаграмма дает только представление об изменении процентного соотношения пищевых компонентов в связи с ростом молоди.

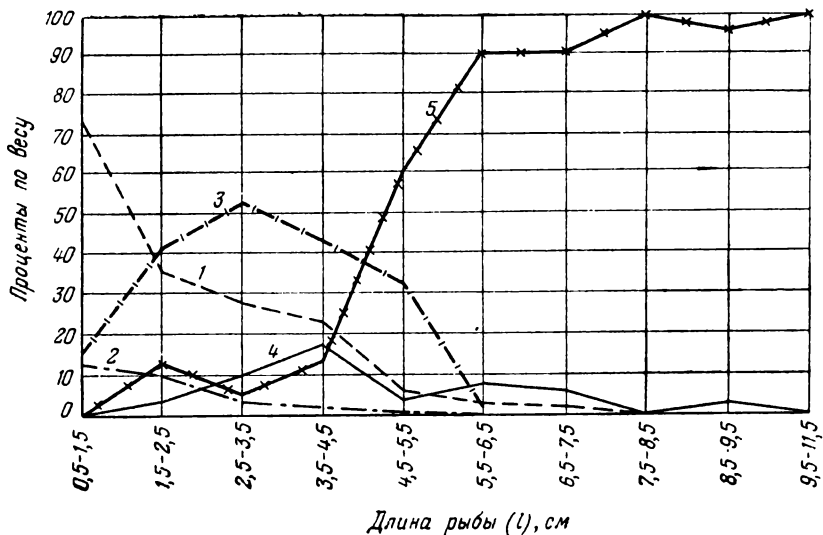


Рис. 5. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу):

1 — ветвистоусые раки; 2 — веслоногие раки; 3 — личинки хирономид; 4 — личинки прочих насекомых; 5 — рыбы

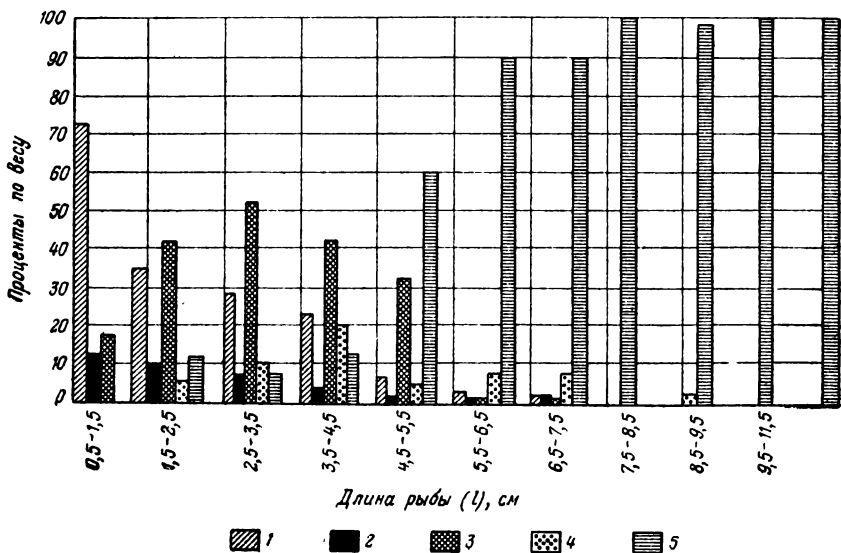


Рис. 6. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу):

1 — ветвистоусые раки; 2 — веслоногие раки; 3 — личинки хирономид; 4 — личинки прочих насекомых; 5 — рыбы

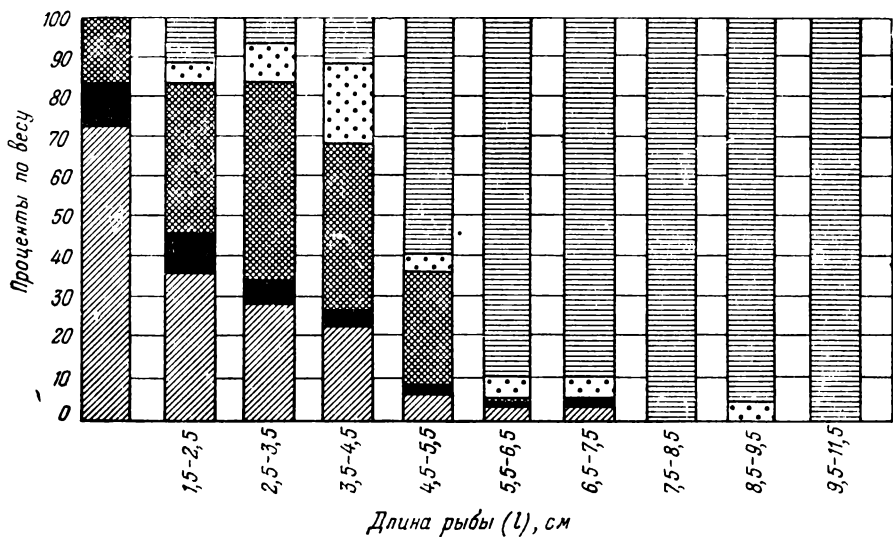


Рис. 7. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу). Обозначения те же, как на рис. 6.

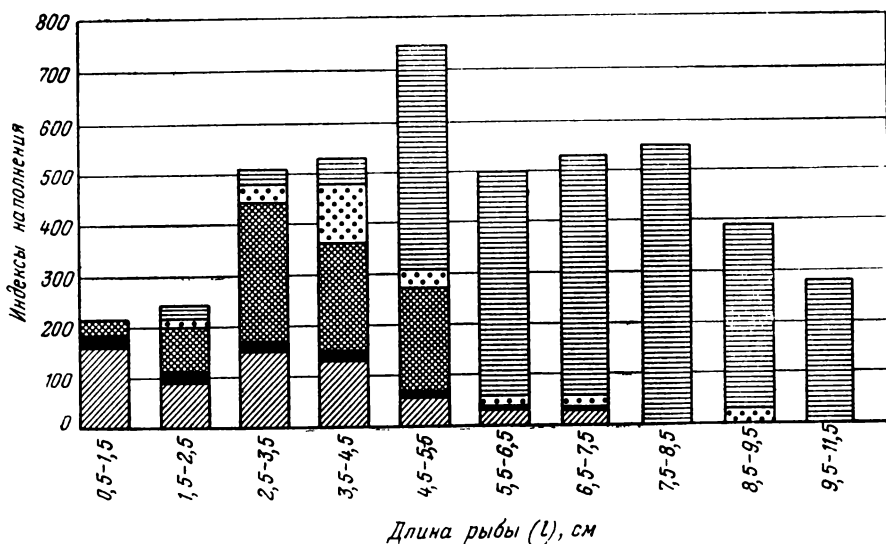


Рис. 8. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу). Обозначения те же, как на рис. 6.

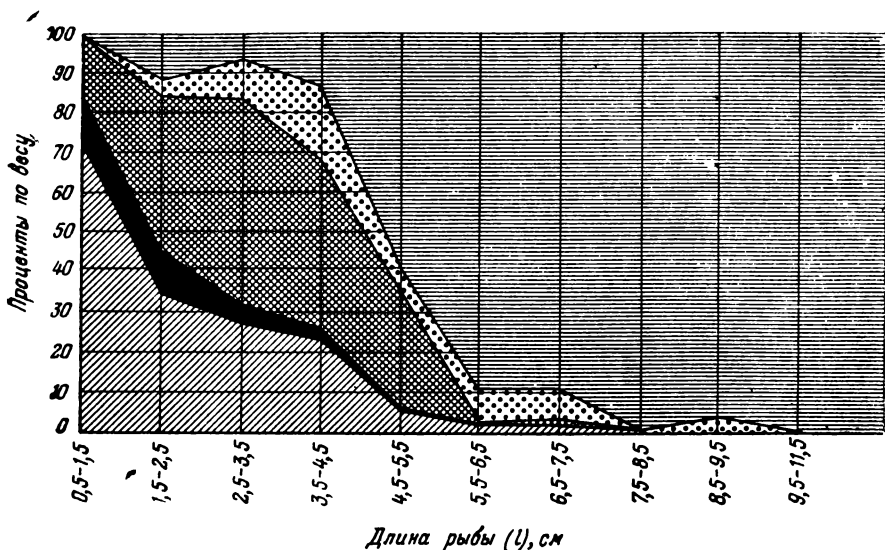
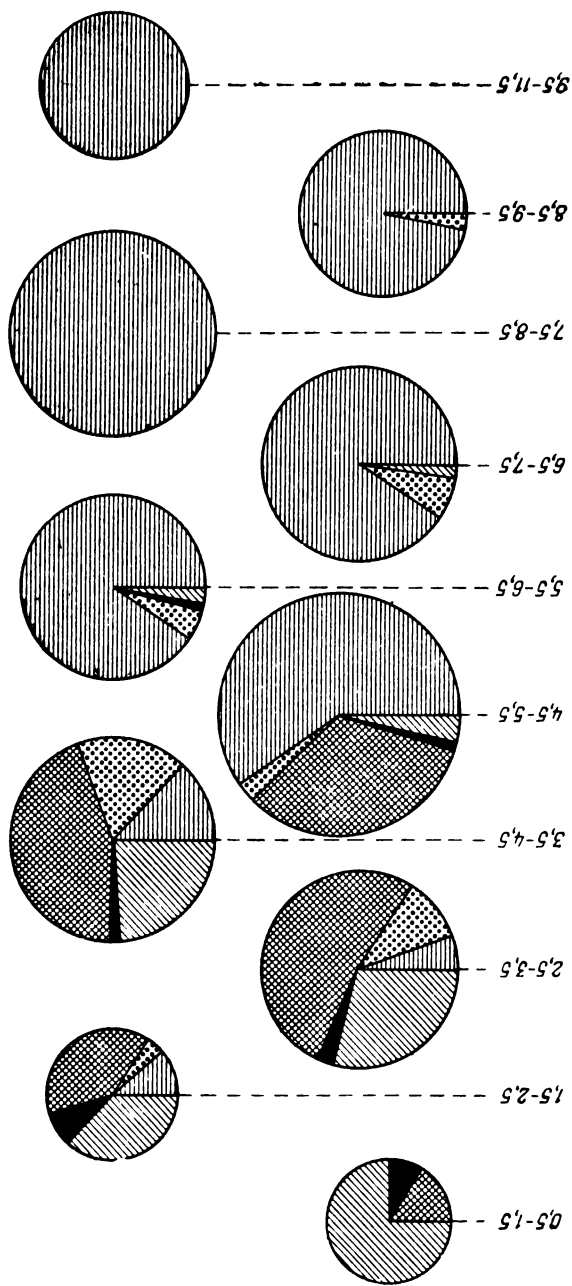


Рис. 9. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу). Обозначения те же, как на рис. 6.

В следующем способе изображения этот недостаток устраняется (рис. 8). Спектры питания представлены в виде прямоугольников, площадь которых соответствует общему индексу наполнения желудочно-кишечных трактов или весу пищевого комка; значение отдельных компонентов выражено в процентах от общего веса или от общего индекса параллелограммами внутри общего параллелограмма; в данной диаграмме по оси абсцисс откладывается длина рыбы, по оси ординат вес пищевого комка или индексы наполнения кишечника.

Изменение спектра питания можно представить в виде заштрихованных условными обозначениями площадей, соответствующих значению отдельных компонентов в процентах по весу (рис. 9). Для этого соединяют точки в двух предыдущих графиках и промежутки между линиями и заштриховывают условными обозначениями.

Наиболее показателен и наиболее распространен график в виде кругов. Тот же пищевой спектр молоди щуки в виде такой круговой диаграммы изображен на рис. 10. Площадь круга соответствует общему индексу наполнения пищеварительного тракта, квадратный корень которого равен радиусу круга. Отдельные секторы круга означают веса пищевых компонентов или частные индексы в процентах от общего индекса, практически в процентах от длины окружности или 360° полученные



Длина рыбы (l), см

Рис. 10. Изменение состава пищи молоди щуки в связи с ростом в Рыбинском водохранилище по данным 1949, 1950 и 1951 гг. (в процентах по весу). Обозначения те же, как на рис. 6.

проценты в градусах для каждого компонента откладываются соответствующими хордами на окружности. В этой же диаграмме можно показывать и количество рыб с пустыми кишечниками, для чего в центре круга помещается малый черный кружок с незачерченным сектором, размер которого соответствует количеству пустых желудочно-кишечных трактов в процентах от общего количества исследованных трактов (на рис. 10 пустые кишечники не отмечены). Сплошной черный кружок указывает на отсутствие пустых кишечников. Ниже приводятся данные из инструкции В. Г. Богорова (1934) для перевода величин индекса наполнения на площадь круга (табл. 10).

Таблица 10

Таблица для перевода величин индекса наполнения кишечника на площадь круга

Радиус круга, мм	Индекс наполнения кишечника	Радиус круга, мм	Индекс наполнения кишечника	Радиус круга, мм	Индекс наполнения кишечника	Радиус круга, мм	Индекс наполнения кишечника
1	0,1—0,6	14	58—65	26	204—220	39	466—490
2	0,7—1,9	15	66—75	27	221—237	40	491—515
3	2,0—3,7	16	76—85	28	238—254	41	516—540
4	3,8—6,3	17	86—95	29	255—273	42	541—566
5	6,4—9,4	18	96—107	30	274—291	43	567—593
6	9,5—12	19	108—119	31	292—311	44	594—621
7	13—17	20	120—131	32	312—331	45	622—649
8	18—22	21	132—144	33	332—352	46	650—678
9	23—28	22	145—158	34	353—373	47	679—708
10	29—34	23	159—173	35	374—395	48	709—738
11	35—41	24	174—188	36	396—417	49	739—769
12	42—48	25	189—203	37	418—441	50	770—800
13	49—57			38	442—465		

Перечисленные примеры, конечно, не исчерпывают все способы выражения графического материала по питанию.

Подобными диаграммами можно графически изображать все стороны питания рыб: суточный, сезонный, годовой ход питания, питание по возрастам и размерам, по отдельным полам и т. д. Круговые диаграммы очень показательны для иллюстрации питания по районам.

Глава III

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ СУТОЧНЫХ РАЦИОНОВ РЫБ

При изучении питания рыб на разных этапах их развития в естественных условиях можно получить полное представление о характере питания рыб, т. е. о том, является ли рыба типичным хищником, бентофагом, планктофагом, детритофагом или растительноядным организмом. В природе, естественно, имеется много таких видов рыб, которые занимают промежуточное положение по характеру питания, так как эти виды могут питаться и рыбами (и донными или придонными), и планктонными животными, и т. д.

При вскрытии кишечника у рыб мы узнаем состав их пищи по возрастам, по сезонам, районам. Но на основании только анализа содержимого кишечника рыб нельзя подойти к решению вопросов как о количественной стороне потребления пищи рыбами (суточные рационы), так и к вопросам об использовании кормовой базы рыб водоема, о прогнозировании обеспеченности рыб кормами при тех или иных условиях в водоеме и, наконец, о планировании норм посадки молоди в выростные водоемы и о выращивании живых кормов для содержания молоди рыб.

Г. С. Карзинкин (1952) пишет: «Сейчас, когда перед нашим государством стоят задачи строительства водоемов для выращивания молоди ценнейших промысловых рыб, когда тысячи гектаров земли, не используемые под сельское хозяйство, превращаются в рыбоводное хозяйство, когда мы встали на путь реконструкции наших водоемов и управления кормовой базой и численностью рыб в этих водоемах, вопрос количественной стороны питания приобретает особое значение» (стр. 184).

Необходимы сведения о том, сколько пищи надо рыбе в единицу времени при тех или иных внешних условиях, включая и

биологические факторы, т. е. потребление корма по возрастам, в стае или в одиночку и т. д. Таким образом, вопрос о суточном или годовом рационе является первостепенным, точно так же, как вопрос о количестве пищи, необходимом рыбе для прироста единицы ее тела. Кроме того, важно определить интенсивность питания для разных этапов развития рыб, так как на каждом этапе может быть своя специфика. Вот почему в данном руководстве и дается методика изучения суточных и годовых рационов рыб.

Потребление пищи рыбами в единицу времени — сутки — можно исследовать различными способами:

- 1) методом прямого учета пищи, съеденной рыбами за сутки;
- 2) методом определения скорости переваривания различной пищи;
- 3) методом определения суточного рациона рыб в естественных условиях;
- 4) методом балансовых опытов по азоту;
- 5) респирационным методом.

Годовые рационы взрослых рыб слагаются из суточных, полученных при разной температуре, в разные сезоны с учетом биологического состояния рыб.

МЕТОД ПРЯМОГО УЧЕТА ПИЩИ, СЪЕДЕННОЙ РЫБАМИ ЗА СУТКИ

Определение суточного рациона рыб методом прямого учета съеденной пищи заимствован у животноводов и заключается в следующем.

Рыбы перед опытом выдерживаются без пищи сутки или более. У подопытных половозрелых рыб измеряют длину и вес, определяют пол (до опыта, если возможно, без травмирования) и возраст, а у молоди — этап развития. Подготовленных к опыту рыб следует помещать в аквариум за сутки или более, чтобы она освоилась с новыми условиями.

Подопытные рыбы получают ежедневно живой корм, просчитанный и взвешенный, измеренный и определенный до вида. По остаткам корма, которые тщательно учитываются как при даче корма, так и после, определяется съеденная порция. Перед взвешиванием корм просушивается на фильтровальной бумаге и взвешивается на торзионных или химико-технических весах. Ведется строгий учет тех условий, при которых проходит опыт (температура, соленость, кислород и проч.), принимая во внимание и биологическое состояние подопытных животных, которое может оказать очень большое влияние на процессы пищеварения. Важно учитывать преднерестовый, нерестовый пе-

риоды, а также переходные моменты между этапами и т. д. Известно, что одни виды рыб перед нерестом питаются (сельдь, треска и др.), а другие перестают питаться задолго до нереста (угорь, лососевые, осетровые и др.). Молодь салаки, например, питается менее интенсивно при переходе из одного этапа развития в другой (Бокова, 1955).

Метод прямого учета пищи при изучении суточных рационов рыб прост и достаточно точен, однако имеются многие затруднения технического характера, снижающие возможности этого метода. Этот метод вполне оправдывает себя при изучении суточного рациона рыб, питающихся крупной пищей, как, например, хищников, бентофагов² [Шольц (Scholz, 1932); Бокова, 1939; Арнольди и Фортунатова, 1937; и др.], но он мало приемлем для рыб, питающихся мелкой пищей: планктоном, микробентосом и т. д. В случае гибели планктонного корма в опытном сосуде планктон набухает, теряет свой истинный живой вес, и вес съеденного корма дается только в приближенных цифрах.

Это же относится и к изучению питания молоди рыб после перехода ее на активное питание, потому что молодь рыб начинает активно питаться сначала очень мелким зоопланктоном или фитопланктоном. Кроме того, не со всеми видами рыб можно вести длительные опыты, так как не все виды рыб хорошо переносят пребывание в искусственных условиях лабораторного эксперимента, и многие виды (например, из сельдевых и др.) плохо переносят длительное пребывание в этих условиях. Для получения достоверных цифр по суточным рационам необходимы длительные опыты (не менее месяца), чтобы получить средние цифры суточных рационов.

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ СКОРОСТИ ПЕРЕВАРИВАНИЯ ПИЩИ У РЫБ

Под скоростью переваривания пищи у рыб понимается количество времени, необходимое от момента приема пищи до момента эвакуации пищи из кишечника рыб. Методика определения скорости переваривания заключается в следующем.

Рыбы перед опытом выдерживаются в аквариуме до полного освобождения кишечника, а затем им подпускаются живые, взвешенные, измеренные и определенные до вида кормовые организмы. Фиксируется время захвата пищи. По выходе последних порций экскрементов определяется время окончательного освобождения кишечного тракта (Карзинкин, 1932, 1935;

² Метод прямого учета пищи, съеденной хищными рыбами за сутки, подробно изложен в главе VI настоящего руководства «Методика изучения питания хищных рыб».

Бокова, 1939). Опыты проводятся в различных условиях в зависимости от поставленной задачи: влияния температуры, качества корма, концентрации его, влияния повторных порций пищи и т. д. В последнем случае некоторые исследователи прибегают к прокладке, т. е. к такой пище, которая резко отличается от предыдущих и последующих порций пищи.

Однако применение прокладки удобно для опыта с личинками некоторых видов безжелудочных рыб, но совершенно непригодно для таких опытов с желудочными рыбами, у которых происходит перемешивание пищи (Логвинович, 1955).

Предложенный метод определения скорости переваривания пищи очень трудоемок как по объему работы, так и по времени. Например, не всегда возможно проводить опыты по скорости переваривания из-за отсутствия больших аквариумов для некоторых рыб (хищники и др.) или непроточности воды для рыб, особо чувствительных к кислороду и т. д.

Поэтому некоторые авторы применяли для определения скорости переваривания пищи у рыб метод частых вскрытий рыб с учетом биологического состояния их. В этом случае можно отметить три приема исследований.

а. Метод вскрытия рыб через различные промежутки времени после кормления их в аквариуме и установления скорости переваривания той или иной пищи (Карпевич и Бокова, 1936; Фортунатова, 1940 и др.). Этот метод позволяет находить и шкалу разрушения (перевариваемости) пищи у рыб для того, чтобы можно было определить и степень перевариваемости пищи при полевом анализе питания с тем, чтобы эти данные можно было быстро использовать в области промысловых прогнозов. Например, по вскрытию желудков (трески и других рыб), набитых пищей, по морфологическому разрушению последней, соответствующему определенному сроку заглатывания ее, можно примерно определить район обитания пищевого объекта в данное время (подходы сельди, мойвы и др.), принимая во внимание их миграционные пути и быстроту передвижения.

б. Метод частых вскрытий рыб, выловленных из водоема и отсаженных в аквариум (садок, ванну). Из водоема отлавливается массовое количество того или иного вида рыбы; одна часть этой пробы (25—30 экз.) сейчас же вскрывается, и устанавливается качественная характеристика содержимого кишечного тракта; другая часть пробы отсаживается в аквариум, где через известные промежутки времени рыба вскрывается для анализа содержимого кишечника, пока не будет установлено, что наступило полное освобождение кишечного тракта. Попутно все время ведутся наблюдения за выходом экскрементов у отсаженных рыб. Все эти исследования проводятся на массовом материале. Бэтл (Battle, 1934, 1936), например, установила

скорость освобождения кишечника от пищи в связи с температурой у молодой сельди (*Clupea harengus* L.) — обстоятельство очень важное при приготовлении консервов из нее, так как молодь с пищей в кишечнике в производство консервов не идет. Е. Н. Бокова (Карпевич и Бокова, 1936) таким методом установила окончательный срок эвакуации в кишечнике речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.)

Несмотря на некоторую неточность определения скорости переваривания у рыб путем вскрытий, при массовом материале все же можно получить в известных пределах надежные цифры о скоростях переваривания у некоторых рыб, применение другой методики для которых затруднено.

в. Метод искусственного кормления рыб в аквариальных условиях. Иногда отсутствие подходящего по величине для подопытной рыбы аквариума не позволяет ей с разбегу схватить пищу (повадка многих хищных рыб, как, например, трески, судака и др.). Это обстоятельство заставило некоторых исследователей прибегать к искусственному кормлению, т. е. осторожно брать рыбу полотенцем и также осторожно, учитывая глотательные движения, всовывать ей пищу (рыбу головой вперед). Это возможно только в том случае, когда пищей являются крупные объекты, например рыбы. Такой метод применялся на арктических рыбах — треске, бычке (*Muohocerphalis scorpius* L.), в Каспийском море — на судаке. (Карпевич и Бокова, 1936, 1937)

Насущная потребность в знании количества пищи, необходимой рыбе в различные отрезки времени — сутки, месяц, сезон, год, еще давно [Стродман (*Strodtmann*), 1897] заставила исследователей, на основании наблюдений за содержимым кишечника в природных условиях, попытаться подойти к определению количества пищи, которая потребляется рыбой за единицу времени.

Это стремление от регистрационного метода исследований питания рыб перейти к определению суточного потребления пищи рыбами наблюдалось и в более позднее время [Арнольди, 1929; Байков (*Baicov*, 1935); Бокова, 1938, 1939; Крогиус и Крохин, 1948; Крохин, 1957; и др.]. Байков на основании наблюдений за питанием ряпушки (*Coregonus clupeaformis*) в естественных условиях предложил для определения суточного потребления пищи рыбами следующую формулу:

$$D = A \cdot \frac{24}{n},$$

где D — суточное потребление пищи рыбой; A — наполнение кишечника в естественных условиях; n — скорость переваривания пищи (число часов)

Байков имел дело с желудочной рыбой, ведя учет пищи по нахождению ее только в желудке, потому что у таких рыб в кишку попадает уже совершенно переваренная масса (хилус).

Е. С. Окул (1941) в исследованиях с планктоноядными рыбами (хамса, тюлька) использовал также формулу Байкова. Е. Н. Бокова (1938, 1939) применила эту формулу на безжелудочной рыбе — вобле (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.), вводя поправку на скорость «эффективного» переваривания³, после чего вобла обычно берет пищу и что происходит в два раза быстрее, чем эвакуация содержимого в кишечном тракте. Это первая поправка к формуле Байкова. Вторая поправка основана на биологической особенности воблы. Вобла, вооруженная глоточными зубами, пережевывает пищу, и если в передней части кишечника встречаются остатки мускулов, то ни в среднем, ни в заднем разделе они почти не встречаются. Следовательно, во время учета пищи при вскрытии кишечника тело моллюсков почти не учитывается. Раковина (створка) моллюска составляет приблизительно 50% его веса. Отсюда вытекает, что процент наполнения кишечника, полученный методом вскрытия, необходимо увеличить, примерно в два раза. Тогда формула Байкова для моллюскоядов типа воблы будет выглядеть так:

$$D = 2 \cdot 2 \cdot A \frac{24}{n}$$

или

$$D = 4A \frac{24}{n}$$

При питании ракообразными поправка на вес тела моллюсков отпадает и формула приобретает такой вид:

$$D = 2A \frac{24}{n}$$

Н. С. Новикова (1940, 1951) при определении суточного рациона воблы непосредственно в естественных условиях также получила цифры, очень близкие к данным Е. Н. Боковой (1939).

Ф. В. Крогиус и Е. М. Крохин (1948) рассчитали суточные рационы молоди красной (*Oncochynchus perca* Walb.—желудочная рыба) по формуле Байкова (Baikov, 1935) с введением в нее коэффициента 3 (по примеру Боковой) и с учетом скорости переваривания при соответствующей температуре. Авторами получены сходные результаты суточных рационов молоди крас-

³ «Эффективное» переваривание, или первая фаза наиболее интенсивно-го переваривания пищи, по Карпевич (1941), о чем речь будет ниже.

ной, вычисленных по формуле Байкова и подсчитанных методом учета кислорода, потребляемого молодью, и пересчета этой величины на эквивалентное ей (по калорийности) количество коромовых организмов (респирационный метод, описание которого приводится ниже). Например, в июле для годовиков красной пищевые рационы, вычисленные по формуле Байкова, равны 5,4% от веса тела, по потреблению кислорода — 5,6—7,7%, в октябре — соответственно 2,2—3,0% и 3,7—4,0% от веса тела (Крогиус и Крохин, 1948, табл. 3).

Таким образом, зная о питании рыб в естественных условиях (индексы наполнения кишечника) и зная скорость переваривания пищи при той или иной температуре, можно подойти к определению суточного потребления пищи рыбами. Однако необходимо подчеркнуть, что, применяя формулу Байкова, надо всегда учитывать биологические особенности изучаемого вида — тип питания, характер его пищеварения, имеющие непосредственно отношение к характеру самого процесса питания того или иного вида рыб. Специфику вида необходимо учитывать и при любых исследованиях питания.

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ СУТОЧНЫХ РАЦИОНОВ РЫБ (БЕНТОСОЯДНЫХ) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Этот метод, предложенный Н. С. Новиковой (1949), заключается в том, что все исследования проводятся в природных условиях на материале из «однородной чистой популяции воблы» (по Лебедеву, 1946). Кишечники воблы от глотки до анального отверстия, взятые во время биологического анализа, фиксируются 10%-ным формалином. В связи с раздробленностью пищевых объектов воблы (наличие глоточных зубов) и наличием в большом количестве слизи автор применял реконструированный вес. Весь кишечник воблы подразделяется на три раздела, и пища анализируется в каждом разделе отдельно (в переднем, среднем и заднем). Сущность предлагаемого метода заключается в том, что, наблюдая в течение суток за наполнением пищевых разделов кишечника, можно уловить момент спада питания, а затем момент освобождения первых и вторых разделов кишечника от пищи. Автор для улавливания критических точек рекомендует использовать для визуального определения наполнения отделов кишечника. Наблюдения ведутся не в одной точке, а исследователь идет за рыбой, если она переходит из одного места в другое. Новикова, основываясь на наблюдениях за питанием воблы в элементарных популяциях в течение суток, установила характер суточного хода питания. Для воблы было установлено, что в течение дня идет интенсивное и

равномерное питание, вечером оно ослабевает. Индексы наполнения кишечника, естественно, падают в ночные часы, давая к утру наименьшие значения. Затем начинается питание до какого-то предела, после чего наполнение становится равномерным на протяжении ряда часов. По данным суточного хода питания рыб в элементарных популяциях можно установить скорость прохождения пищи через весь пищеварительный тракт, т. е. подойти к вычислению суточного рациона. Применение метода Новиковой ограничено такими необходимыми условиями, как наличие «чистой популяции», по Лебедеву, что в природе встречается не всегда и не для всех рыб. Поиски элементарных популяций рыб требуют выделения специального судна и занимают много времени. Сам по себе метод Новиковой при исследовании суточных рационов, включающий в себе известный прием определения скорости прохождения пищи, возражений не встречает. Новикова предлагает свой метод, руководствуясь тем, что эксперимент отличается от природных условий как по внешним факторам среды, так и тем, что рыбы в опыте не вступают ни в какие биологические отношения с рыбами других видов, не нуждаются в поисках пищи, которая обычно дается в избытке. Тем не менее суточные рационы для воблы, по Н. С. Новиковой, очень близки к суточным рационам по Е. Н. Боковой (1939) в экспериментальных условиях с введением поправки М. В. Желтенковой (1939) на наполнение кишечника в природе. Суточный рацион воблы в октябре при питании моллюсками, по Боковой, был равен 5,9% веса рыбы, по Новиковой — 6,4%, при питании ракообразными соответственно 1,99% и 2,0% веса тела.

Возражения Н. С. Новиковой об ограниченности эксперимента не совсем обоснованны, так как многое зависит от той задачи, которую исследователь перед собой ставит, и от умения и способности его использовать имеющиеся данные применительно к обстановке водоема. Конечно, для выяснения различных вопросов необходим ряд ограничений, иначе это не будет эксперимент, но, подходя к разрешению физиологической или экологической проблемы, мы должны разрешать ее не только как физиологическую или экологическую, но и как биологическую, не забывая учитывать влияние общего биологического состояния организма (пол, возраст и проч.) а также биологическое окружение его (Карпевич и Бокова, 1936).

Выше уже отмечалось, что при изучении суточных рационов рыб очень важно учитывать специфические особенности того или иного вида или группы рыб.

Известно, например (Карпевич, 1936; Карпевич и Бокова, 1936), что различия в строении пищеварительного тракта разных видов рыб влекут за собой характерные особенности в ходе

пищеварительных процессов; так, например, у бычков (*Muoxocephalus scorpius* L.) трески (*Gadus morhua* L.), сайды (*Cadus* (*Pollachius*) *virens* L.), судака (*Lucioperca lucioperca* (L.)), щуки (*Esox lucius* L.) желудок резко обособлен, и разрушение пищевого комка происходит только в желудке, а в кишечник поступает совершенно гомогенная масса (хилус). Рыбам с таким строением кишечника свойственно хищное питание, т. е. питание рыбами и крупными беспозвоночными (морскими тараканами, крабами и др.). Безжелудочным рыбам (например, карповым) свойственно в основном питание мелкими беспозвоночными и растительной пищей. Рыбам со слабо выраженным желудком, например, речной камбале (*Pleuronectes flesus* L.) свойственно питание смешанное, т. е. беспозвоночными и рыбой.

Морфология пищеварительного тракта и тип питания рыб определяют и физиологические процессы пищеварения, и у рыб с резко обособленным желудком разрушение пищевого комка происходит в желудке, где в кислой среде действует активный пепсин. Пепсин разрушает пищу до пептонов, которые переходят в аминокислоты только в кишечнике под действием трипсина. У безжелудочных рыб нет пепсина [Вонк (*Vonk*, 1927)] и его место занимает трипсин, действующий в щелочной среде. Разрушение пищевого комка идет во всем кишечном тракте.

У переходных форм со слабо выраженным желудком (речная камбала) значение пепсина отходит на второй план; на его место становится трипсин кишечника, который чрезвычайно активен и которого по количеству значительно больше, чем пепсина. Разрушение пищи происходит и в желудке и в кишечнике.

А. Ф. Карпевич (1936) показала также, что реакция желудочного сока зависит от характера пищи, степени наполнения желудка и степени разрушения пищевого комка. У желудочных рыб при избытке пепсина процесс разрушения пищевого комка в разные периоды идет с разной интенсивностью, и можно различить две фазы переваривания.

На арктических рыбах — треска (*Cadus morhua* L.), сайде (*Gadus* (*P.*) *virens* L.) и бычке (*Muoxocephalus scorpius* L.) — было показано, что в первую фазу происходит наиболее интенсивное переваривание пищевого комка, и Карпевич называет его «эффективным перевариванием». Для арктических видов рыб при наличии желудка (треска, бычки, сайда), принимая во внимание низкие температуры (7—10° С), первая фаза может продлиться около трех суток при рыбном питании, причем потеря первоначального веса пищевого комка доходит до 75%, и одного дня при питании гаммарусами, когда потеря первоначального веса пищевого комка достигает 90%. То же явление наблюдалось и у судака (*Lucioperca lucioperca*), но в температурных условиях Каспия сроки, конечно, менялись.

Во вторую фазу происходит «остаточное переваривание», когда разрушаются трудно переваримые остатки пищевого материала — кости, хрусталики глаза, отолиты, хитин и проч.

Для безжелудочных рыб или рыб с морфологически оформленным желудком, но отделенным слабым мускулистым сфинктером от кишки и имеющим незначительный объем, таких четких данных о характере разрушения пищевого комка и о фазах нет, а процесс разрушения у них имеет свои специфические особенности, и разрушение пищевого материала идет во всем кишечном тракте.

А. Ф. Карпевич (1936) показала, что качество пищи оказывает влияние на реакцию желудочного сока. Пищевые организмы, выщелачивающие желудочный сок, приводят пепсин в малоактивное состояние и сводят его действие на белок к ничтожному значению. Эти данные были получены в результате опытов с речной камбалой при питании гаммарусами и моллюсками.

Е. Н. Бокова (1939) у воблы установила зависимость количества потребленной пищи от ее качества, причем учитывался химический состав пищи и ее усвоение. В результате исследований о потребности воблы в пище в сутки, в год (принимая во внимание внесение поправки к формуле Байкова) получены данные о том, что если вобла питается только моллюсками, то она потребляет их в год по весу в 24 раза больше, чем собственный (сырой) вес воблы, а при питании ракообразными — в 9 раз (табл. 11).

Таблица 11

Потребление пищи воблой в зависимости от качества пищи (Бокова, 1939)

Пища	Химический состав пищи, % к сухому весу				Усвоение пищи, % к сухому весу	Скорость переваривания, в часах		Потребление пищи за год в сырых весах рыбы
	протеин	жир	зола	вода		20°	26°	
Дрейссены	9,78	0,683	87,26	53,78	28,3	9	8	24
Мизиды	58,91	8,19	21,47	80,93	83,8	14	9	9
Гаммариды	43,81	9,37	35,29	81,8	72,7	—	7,5	—

Разница в количестве пищи, потребляемой в год при питании дрейссенами (24 сырых веса рыбы) и мизидами (9 сырых весов рыбы), лежит в качестве пищи, в ее химическом составе. В табл. 11 показаны результаты химических анализов пищи воблы: у дрейссен протеин составляет 9,78% к сухому весу, а у мизид — 58,91%; содержание же золы у дрейссен состав-

ляет 87,26%, у мизид — 21,47%. Поскольку использование пищи рыбами зависит от химического состава этой пищи, то и усвоение воблой дрейссен равно 28,3% по сухому весу, а мизид — 83,8%.

МЕТОД БАЛАНСОВЫХ ОПЫТОВ ПО АЗОТУ

Метод балансовых опытов по азоту основан на том, что часть азота, поглощенного рыбой с пищей за определенный отрезок времени, откладывается в теле рыбы, а другая часть выделяется рыбой с продуктами белкового обмена (моча) и экскрементами. Количество азота, потребляемого рыбой вместе с пищей в течение суток, называют суточным азотистым рационом, который обычно у рыб выражается в процентах азота тела (по сырым и сухим весам) и складывается из:

- 1) азота, отложенного в теле рыбы;
- 2) азота, выделенного с продуктами белкового обмена;
- 3) азота экскрементов.

Животноводы называют азот, отложенный в теле животных и выраженный в процентах азотистого рациона, «продуктивным действием пищи».

Опыт проводится следующим образом. Обычно при вылове рыбы из водоема часть ее отсаживается в аквариум с профильтрованной через вату водой, а другая такая же (по размеру и весу) часть фиксируется для анализа на азот, золу и проч., или же для этой цели фиксируется по прошествии трех часов часть рыб, отсаженных в аквариум. Количество воды для аквариума берется с учетом нормы потребления рыбой кислорода, но не меньше 0,25 литра. Рыба выдерживается в опытном аквариуме не больше трех часов. Предполагается, что в этот срок количество выделяемых азотистых веществ останется неизменным, несмотря на перенесение рыбы в новые условия (Карзинкин, 1952). Параллельно для контроля берется такой же аквариум с водой, но без рыбы.

В сутки проводятся три-четыре серии наблюдений за рыбами, чтобы избежать влияния суточных колебаний. Потом эти данные можно экстраполировать на полные 24 часа (сутки). По прошествии трех часов рыба вынимается из опытного аквариума, а вода в нем подкисляется крепкой серной кислотой из расчета 2 см³ на 1 литр, и по микрокельдалю⁴ в воде определяется содержание азота. Таким же образом определяется содержание азота в воде контрольного аквариума. По разнице между содержанием азота в воде опытного и контрольного аквариума и находят количество азота, выделенного рыбой с про-

⁴ Определение азота проводится по Кельдалю в микромодификации Балаховского.

дуктами белкового обмена в течение трех часов. Экскременты, выделяемые рыбой в эти же три часа, собираются пипеткой (причем они не должны лежать в воде больше 10 мин.), и в них также определяется содержание азота⁴. Азот, отложенный в теле рыбы, определяется по разнице веса рыбы до и после опыта.

Таким образом, на основании данных о количестве азота, идущего на построение тела рыбы, выделяемого рыбой в виде конечных продуктов обмена и выделяемого с экскрементами, можно установить величину среднесуточного потребления азота с пищей. Знание же весового соотношения пищевых организмов в пище рыб и содержания в этих организмах азота дает возможность рассчитать потребление пищи рыбой в сутки (в процентах от веса тела или в весовых единицах). В табл. 12 приведены необходимые элементы для определения суточного азотистого рациона рыб.

Таблица 12

Суточный азотистый рацион рыб (Кривобок и Дьякова, 1957)

Средний вес рыбы, мг	Содержание азота в теле рыб, мг	Отложение в теле рыбы азота		Выделение азота с экскрементами		Выделение азота с продуктами обмена		Азотистый рацион	
		в мг	% азотистого рациона	мг	% азотистого рациона		% азотистого рациона	мг	% азота тела
		До опыта							
		После опыта							

В руководстве «Методика постановки балансовых опытов по азотистому обмену у рыб» Г. С. Карзинкин и М. Н. Кривобок (1961) для того, чтобы перейти от величины азотистого рациона к весу съеденной пищи, дают формулу:

$$X = \frac{A \cdot 100}{B},$$

где X — суточный рацион в мг; A — суточный азотистый рацион в мг; B — содержание азота в сыром веществе корма в процентах.

Поясним это примером. Предположим, рыба, питающаяся личинками хирономид, в сыром веществе которых содержится

1,55 % азота, за сутки потребила 4,5 мг азота. Согласно формуле суточного рациона:

$$X = \frac{4,5 \cdot 100}{1,55} = 290,3 \text{ мг съеденных хирономид.}$$

На основании содержимого кишечника было установлено, например, что сазан питается личинками хирономид и моллюсками. В среднем по реконструированным весам в кишечнике находилось по 400 мг тех и других. Принимая, что в сыром веществе хирономид содержится 1,59%, а в моллюсках — 0,67% азота, мы получаем, что в указанных 400 мг личинок хирономид содержится 6,20 мг азота, а в моллюсках — 2,68 мг азота. По отношению к общему содержанию азота в обнаруженной в кишечниках пище первая группа составляет 69,8%, а вторая — 30,2%. На основании этих данных мы вычисляем, что из общей величины рациона азота в 17,3 мг на долю личинок хирономид приходится 12,49 мг, а на долю моллюсков — 5,41 мг.

Поскольку в хирономидах содержится 1,55% азота, указанные 12,49 мг азота соответствуют 806 мг сырого вещества. Для моллюсков при содержании азота в 0,67% мы соответственно получаем 807 мг сырого вещества. Таким образом, общая величина рациона составит 1613 мг, или 26,9% от веса тела.

В табл. 13 приведен расчет пищевого рациона молоди сазана.

Таблица 13

Расчет пищевого рациона молоди сазана (Карзинкин и Кривобок, 1961)

Кормовая группа	Вес содержимого кишечника, мг	Процентное содержание азота в сыром веществе	Содержание азота в пище, мг	Процентное соотношение кормовых групп по содержанию азота	Потребление за сутки азота, мг	Потребление за сутки в пересчете на сырой вес, мг
Личинки хирономид	400	1,55	6,20	69,8	12,49	806
Моллюски	400	0,67	2,68	30,2	5,41	807
Всего	800		8,88	100,0	17,90	1613

Интервалы между суточными опытами зависят от задачи исследований. Так, в опытах с молодью рыб на разных этапах развития эти промежутки должны быть небольшие.

Преимущество метода балансовых опытов по азоту заключается в том, что мы имеем возможность учесть пищу, съеденную рыбой в естественных условиях за определенный срок и,

зная вес рыбы в начале и в конце наблюдений, можем подойти к вопросу использования корма рыбой на рост, т. е. подойти к вопросу кормового коэффициента для рыб.

Отрицательной стороной этого метода является его громоздкость, трудоемкость, необходимость химической лаборатории. В силу этого обстоятельства для морских рыб, таких данных очень мало. В прудовом хозяйстве этим методом пользуются при определении пищевых потребностей у рыб для решения вопроса об обеспеченности кормом рыб в выростных хозяйствах.

РЕСПИРАЦИОННЫЙ МЕТОД

Интенсивность газообмена у рыб отражает их энергетические затраты на обмен веществ, работу мышц, реакции организма при взаимоотношении его с внешней средой и т. д. Все эти затраты покрываются поглощенным рыбой кормом.

Об интенсивности газообмена рыб можно судить по потреблению ими кислорода и, следовательно, по показателю потребленного кислорода можно рассчитать и потребность организма в корме.

Кормовые организмы рыб, как и все живые организмы, содержат в своем теле белки, жиры, углеводы, воду и зольные элементы. При расщеплении в организме первых трех групп веществ требуется определенное количество кислорода, а так как процесс дыхания — это замедленное горение, то при сжигании каждого рода пищевых веществ поглощается определенное количество кислорода и выделяются углекислота и вода при выделении эквивалентного количества калорий тепла.

Количество тепла, выделенного организмом, является точной мерой всего энергетического расхода организма, а количество тепла, освобождающегося при полном окислении данного вещества до углекислого газа и воды на единицу поглощенного кислорода, называется оксикалорийным коэффициентом. Этот коэффициент равен для углеводов — 5,0, белков — около 4,85 и жиров — 4,7 (Быков и др., 1955).

Учитывая, что в организме рыб при питании естественными кормами происходит неполное сгорание белков, В. С. Ивлев (1939) установил, что на 1 г поглощенного кислорода выделяется 3,38 кал. тепла.

Умножая величину поглощенного организмом за сутки кислорода на оксикалорийный коэффициент, можно установить общую потребность его в корме.

Однако, несмотря на кажущуюся легкость этой методики, в работах по учету рациона рыб она применяется еще редко вследствие ряда затруднений, связанных с уровнем наших зна-

ний. Дело в том, что полученные при помощи респирационной методики рационы рыб первоначально выражаются в калориях, и для их перевода в реальные кормовые объекты нужны данные о калорийности кормов или об их химическом составе и усвояемости рыбой. Калорийность определена далеко не для всех кормовых организмов, и если даже эти данные имеются, они получены не прямым путем сжигания организмов в калориметрической бомбе, а путем расчетов по сухому весу и азоту кормовых объектов. Однако эти расчеты строятся на ряде допущений, что вносит дополнительные неточности. Вследствие этого полученные респирационным методом данные о суточных рационах водных организмов еще далеко не точны и часто расходятся с данными прямого учета.

Степень усвоения кормов, как показали работы Г. С. Карзинкина (1952), М. Н. Кривобока (1953) и др., несколько отличается у разных рыб. Однако Г. Г. Винберг (1956) считает возможным принять, что суммарные потери энергии пищи с экскрементами и мочой при питании рыб естественными кормами составляют около 20% от валовой энергии или что физиологически полезная энергия корма составляет 80% от валовой энергии рациона.

Респирационный метод позволяет учесть энергетические затраты нерастущего организма. Отложения в виде белка или жира при росте организма или расход организмом резервов — жира или белка — при недостатке питания невозможно учесть при разовом измерении потребления кислорода. В таких случаях показатели рационов рыб будут неточны. Кроме того, в некоторых случаях рыбами и другими водными животными потребляется избыточное количество пищи (Кудринская, 1955, и др.), что несколько повышает газообмен у животных, но неточно отражает их рацион.

Имеются еще и другие трудности при определении суточных рационов и особенно годовых рационов рыб респирационным методом, на которых мы остановимся ниже, но все же во многих случаях этот метод дает хорошие результаты, и постепенно он найдет более широкое применение.

Респирационная методика получения суточных рационов рыб требует следующих этапов исследования:

1. Определение потребления кислорода рыбами в единицу времени. При этом нужно учитывать размеры, вес, этапы развития подопытных объектов и среду обитания (температуру, соленость и проч.), физиологическое состояние рыб (степень накормленности, подвижности и т. д.).

Если суточные рационы в дальнейшем служат для вычисления годовых, то потребление кислорода устанавливается у рыб разных возрастных категорий и в разные сезоны при

температурах, характерных для водоема, в котором обитает избранный для исследования вид рыб.

2. Определение качественного состава пищи рыб и соотношения отдельных компонентов пищевого комка (частные индексы наполнения кишечника) на разных этапах развития рыбы.

3. Определение калорийности или биохимического состава кормовых организмов, если этих данных нет в литературе.

4. Определение калорийности или биохимического состава рыбы на разных этапах развития.

5. Расчеты суточных и годовых рационов у растущих особей рыб.

Методика определения потребления кислорода рыбами

В настоящее время существует много оригинальных методов для определения потребления кислорода водными организмами (Крога, Винклера, Гросса, Баркрофта и др.)⁵, но мы остановимся только на наиболее простом и надежном в полевых условиях и вполне пригодном при экологических исследованиях методе замкнутых сосудов, не вполне точно называемом методом Винклера.

Посуда. Для опытов используются откалиброванные широкогорлые банки с плоским и широким дном и притертой, без выемки, пробкой — респираторы. Объем банок может быть различным от 100 мл до 5—6 литров, и используются они в зависимости от размеров и количества подопытного материала. Для изучения дыхания у личинок рыб лучше всего пользоваться респираторами на 100—200 мл, для ранней молодежи более пригодны банки на 500—600 мл, для крупной молодежи рыб — на 1,5—2 литра и т. д.

Для относительно крупных и легко возбудимых рыб лучше использовать стеклянные аквариумы (круглые, прямоугольные или кубической формы) с подогнанными к ним стеклами вместо крышек или пробок. Особенно удобны для бычков, морских ершей, барабули, камбалы, тюльки, хамсы и др. прямоугольные стеклянные аквариумы объемом 5—6 литров. Эти аквариумы устанавливаются совершенно горизонтально на аквариальном столе или в большом кювете. Подопытные объекты за 2—3 суток до опыта пересаживаются в экспериментальные сосуды и кормятся там, и только после того как подопытная рыба освоится со своим обиталищем, очень легко определить норму

⁵ См. сводки Г. Г. Винберга (1956) и Е. А. Веселова (1959).

потребления кислорода (см. ниже) и вести разного рода респирационные опыты.

Для фиксации кислорода используются пикнометры объемом от 25 до 50 мл. Содержание кислорода в воде определяется методом Винклера. Этот метод детально описан для морских вод С. В. Бруевичем и С. К. Деменченком (1944), для пресных вод — О. А. Алекиным (1959). Там же даны способы приготовления необходимых реактивов и указана химическая посуда для содержания растворов и необходимые принадлежности (пипетки, бюретки и проч.).

Приготовление воды для респирационных опытов. Пресная или морская вода разной солености, предназначенная для опытов по дыханию, готовится за 10—12 часов до начала опыта. Все процедуры заключаются в следующем: 1) составляют воду нужной солевой концентрации, 2) фильтруют ее через ватный или бумажный фильтр, чтобы отделить органические или механические взвеси, и 3) аэрируют: или фильтрованием, или пропусканием воды тонкой струей через высокий столб воздуха, или взбалтыванием воды и встряхиванием бутылей, или аэратором, когда воздуходувный насос или резиновый балон нагнетает струю воздуха в аквариум, и т. д. Пропуская тонкие струи воздуха через капиллярную трубку или лучше через распылитель (распылитель не должен иметь медных или железных частей), можно легко повысить содержание кислорода в воде. Затем она заливается в бутылки или бунзеновские высокие стаканы — «водохранилища» — и отстаивается не менее 10—12 часов в том помещении, где будут проводить опыты. За указанное время вода примет температуру окружающей среды, в ней выравнивается парциальное давление газов, и в частности кислорода, осядут случайно попавшие частицы и т. д.

Объемы подготовленной воды в водохранилищах должны в 2,5—3 раза превышать объем респирационных сосудов. Перед опытом воду нельзя взбалтывать, перемешивать или переносить в помещение с иной температурой. При переносе охлажденной воды в более теплое помещение или при взбалтывании на стенках респиратора возможно оседание излишков газа (кислорода, азота и др.), что искажает результаты опыта.

Необходимо помнить, что вода разной солености и разной температуры содержит неодинаковое количество кислорода: чем ниже температура и соленость воды, тем выше в ней содержание кислорода, и наоборот. Данные о содержании кислорода в воде разного состояния имеются в океанографических таблицах С. В. Бруевича, Н. Н. Зубова и В. В. Шулейкина (1931) и в работе О. А. Алекина (1959). В табл. 14 и 15 мы приводим содержание кислорода в воде при различной температуре и солености.

Содержание растворенного в воде кислорода при различной температуре и солености, по Фоксу (в см³/л, в мл/л)

T°	S%		0	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30
	0	10,29	10,16	10,04	9,91	9,78	9,65	9,52	9,39	9,27	9,13	9,00	8,88	8,75	8,62	8,49	8,36
2	9,75	9,63	9,51	9,39	9,27	9,15	9,03	8,91	8,80	8,67	8,55	8,43	8,31	8,19	8,07	7,95	
4	9,26	9,15	9,04	8,92	8,81	8,70	8,59	8,48	8,37	8,25	8,13	8,02	7,91	7,80	7,69	7,57	
6	8,81	8,70	8,60	8,49	8,39	8,28	8,18	8,07	7,97	7,86	7,75	7,65	7,54	7,44	7,34	7,24	
8	8,40	8,30	8,20	8,10	8,00	7,90	7,80	7,70	7,60	7,51	7,41	7,31	7,21	7,11	7,01	6,92	
10	8,02	7,93	7,83	7,75	7,65	7,56	7,47	7,38	7,28	7,19	7,09	7,01	6,91	6,82	6,73	6,63	
12	7,68	7,59	7,50	7,42	7,33	7,25	7,16	7,07	6,98	6,89	6,81	6,73	6,64	6,55	6,46	6,38	
14	7,37	7,28	7,20	7,12	7,04	6,96	6,87	6,79	6,71	6,63	6,55	6,47	6,39	6,31	6,22	6,14	
16	7,08	7,00	6,93	6,85	6,77	6,69	6,62	6,54	6,46	6,38	6,31	6,23	6,15	6,07	5,99	5,92	
18	6,81	6,74	6,67	6,60	6,52	6,45	6,37	6,30	6,23	6,15	6,09	6,01	5,94	5,87	5,79	5,72	
20	6,57	6,50	6,43	6,37	6,30	6,22	6,15	6,09	6,01	5,95	5,88	5,81	5,74	5,67	5,59	5,52	
22	6,35	6,28	6,22	6,15	6,08	6,01	5,94	5,88	5,81	5,75	5,68	5,61	5,54	5,48	5,41	5,34	
24	6,14	6,07	6,01	5,95	5,88	5,81	5,75	5,69	5,62	5,55	5,49	5,43	5,36	5,30	5,23	5,16	
26	5,94	5,88	5,81	5,75	5,69	5,63	5,57	5,51	5,44	5,37	5,31	5,25	5,18	5,12	5,06	4,99	
28	5,75	5,69	5,63	5,57	5,51	5,45	5,39	5,33	5,26	5,19	5,13	5,07	5,01	4,95	4,89	4,82	
30	5,57	5,51	5,45	5,39	5,33	5,27	5,21	5,15	5,08	5,01	4,95	4,89	4,83	4,77	4,71	4,65	

Зависимость нормального количества растворенного в воде кислорода (в мг/л) от температуры (для дистиллированной воды при 760 мм атмосферного давления и парциальном давлении кислорода $P=0,209$ атм.)

Т°	Общая минерализация, мг/л									
	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
0	14,70	14,66	14,62	14,58	14,54	14,50	14,46	14,42	14,38	14,34
1	14,30	14,26	14,23	14,19	14,15	14,11	14,07	14,03	14,03	13,96
2	13,92	13,88	13,85	13,81	13,78	13,74	13,70	13,67	13,63	13,60
3	13,56	13,53	13,49	13,48	13,42	13,39	13,38	13,32	13,29	13,25
4	13,22	13,19	13,15	13,12	13,09	13,05	13,02	12,99	12,96	12,92
5	12,89	12,86	12,83	12,80	12,77	12,73	12,70	12,67	12,64	12,61
6	12,58	12,55	12,52	12,49	12,46	12,43	12,41	12,38	12,35	12,32
7	12,29	12,26	12,23	12,20	12,17	12,14	12,12	12,09	12,06	12,03
8	12,00	11,97	11,95	11,92	11,89	11,86	11,84	11,81	11,78	11,76
9	11,73	11,70	11,68	11,65	11,63	11,60	11,57	11,55	11,52	11,50
10	11,47	11,45	11,42	11,40	11,37	11,35	11,33	11,30	11,28	11,25
11	11,23	11,21	11,18	11,16	11,13	11,11	11,09	11,06	11,04	11,01
12	10,99	10,97	10,94	10,92	10,90	10,87	10,85	10,83	10,81	10,78
13	10,76	10,74	10,72	10,69	10,67	10,65	10,63	10,61	10,58	10,56
14	10,54	10,52	10,50	10,48	10,46	10,43	10,41	10,39	10,37	10,35
15	10,33	10,31	10,29	10,27	10,25	10,23	10,21	10,19	10,17	10,15
16	10,13	10,11	10,09	10,07	10,05	10,03	10,01	9,99	9,97	9,95
17	9,93	9,91	9,89	9,87	9,85	9,83	9,82	9,80	9,78	9,76
18	9,74	9,72	9,70	9,69	9,67	9,65	9,63	9,61	9,60	9,58
19	9,56	9,54	9,53	9,51	9,49	9,47	9,46	9,44	9,42	9,41
20	9,39	9,37	9,36	9,34	9,33	9,31	9,29	9,28	9,26	9,25
21	9,23	9,21	9,19	9,17	9,16	9,14	9,13	9,11	9,09	9,08
22	9,06	9,04	9,03	9,02	9,00	8,98	8,97	8,95	8,94	8,92
23	8,91	8,89	8,88	8,87	8,85	8,83	8,82	8,80	8,79	8,77
24	8,76	8,75	8,73	8,72	8,70	8,69	8,68	8,66	8,65	8,63
25	8,62	8,61	8,59	8,58	8,56	8,55	8,54	8,52	8,51	8,49
26	8,48	8,47	8,45	8,44	8,43	8,41	8,40	8,39	8,38	8,36
27	8,35	8,34	8,32	8,31	8,30	8,28	8,27	8,26	8,25	8,23
28	8,22	8,21	8,20	8,18	8,17	8,16	8,15	8,14	8,12	8,11
29	8,10	8,09	8,08	8,06	8,05	8,04	8,03	8,02	8,00	7,99
30	7,98									

Подготовка рыб к опытам. В зависимости от задачи особи различных видов по-разному готовятся к респираторным опытам.

Стойкие виды и виды, хорошо переносящие лабораторные условия, а также особи, находящиеся на устойчивых стадиях развития — молодь рыб (кроме личинок), взрослые особи рыб, — отбираются по группам за несколько часов до опыта и содержатся в отдельных аквариумах при сохранении тех же условий физико-химической среды, в которых они обитали до опыта или в которых будет протекать опыт. Обычно животных подбирают или по стадиям развития, или по размерам, или по половому признаку и т. д.

Рыбы, особенно чувствительные к прикосновениям и всякого рода переменам в среде обитания, подбираются и просчитываются непосредственно перед опытом и сразу же распределяются по респираторам, а взвешиваются после опыта. Это относится к развивающейся икре и личинкам различных рыб. Что касается взрослых рыб, то непосредственно перед опытом их тревожить нежелательно, так как в первые часы после перемещения или взвешивания их обмен резко изменяется. Вследствие этого рыб следует готовить к опыту не менее чем за 2—4 часа до его начала. А еще лучше установить газообмен без каких-либо перемещений, в привычных для рыб условиях, используя для этих целей аквариумы в качестве респираторов.

Если необходимо получить данные по интенсивности обмена у голодных животных, то перед опытом их следует прекратить кормить, причем срок выдерживания без пищи зависит от степени предварительной накормленности, от характера пищи, морфологии кишечника, температуры окружающей среды и т. д. У безжелудочных рыб (карповые, некоторые бычки и др.) скорость прохождения пищи через кишечник не превышает 1—2 суток, при $T^{\circ} = 18-20^{\circ} C$, а эффективное переваривание пищи происходит и значительно скорее (Карпевич и Бокова, 1936). У желудочных рыб (судак, ерш, сом, осетровые, сельдевые и многие другие) и особенно хищных эффективное переваривание может длиться несколько суток (более двух). Таких рыб следует выдерживать без подкормки от 2 до 4 суток и более в зависимости от условий температуры и предварительной накормленности. Показатель газообмена у голодных и неподвижных рыб может характеризовать их основной обмен. Однако при определении суточной потребности в пище следует определять потребление кислорода у нормально двигающегося, питающегося и растущего организма, поэтому не следует подопытных животных заставлять длительно голодать перед респираторными опытами, как не следует и кормить их перед самым опытом, так как у только что накормленного животного резко повышается потребление кислорода (Карпевич, 1958).

Постановка респираторных опытов. Подготовленные рыбы помещаются в респираторные сосуды, которые через сифон

заливаются предназначенной для опыта водой. Очень важно, чтобы один конец сифона находился в среднем или в нижнем участке «водохранилища» (на дно сосуда этот конец опускать нельзя, так как он будет захватывать осевшие органические и неорганические частицы), а другой конец обязательно опустится на дно респирационного сосуда, чтобы вода в сосуде, поднимаясь вверх, соприкасалась с воздухом только своим верхним слоем. Нужно следить, чтобы при наполнении респиратора не было перемешивания воды и ее обогащения кислородом воздуха. Для этого сифон должен быть относительно тонким (менее 5 мм сечением), и струя воды должна изливаться не слишком бурно.

При наполнении респирационного сосуда нужно следить, чтобы верхний слой воды вылился в кювет и чтобы в сосуде не было пузырьков воздуха или какого-либо загрязнения, после чего сосуд закрывается притертой пробкой, смоченной в воде, или притирается стеклом (если это аквариум). Сейчас же после закрытия сосуда засекается время, и он помещается в ванну-термостат с такой же температурой воды, как и в резервуарах-водохранилищах. В таком случае почти никогда не наблюдается выделения пузырьков воздуха в респираторе, особенно если опыт протекает при относительно равномерной температуре. Последнее обстоятельство чрезвычайно важно, так как интенсивность газообмена у холоднокровных животных находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды, и нужно строго следить за изменением температуры в течение опыта и не допускать больших (свыше 1—2°) колебаний.

Параллельно с заполнением респирационного сосуда или сейчас же после его закрытия тем же сифоном наливаются две кислородные склянки (пикнометры), и в них фиксируется кислород по методу Винклера. По содержанию кислорода в этой склянке определяется и количество кислорода, заключенного в респирационном сосуде в начале опыта.

При вскрытии респиратора наблюдения проводятся в следующем порядке: 1) отмечают время вскрытия, 2) открывая респиратор, опускают в него сифон и сейчас же заполняют заранее приготовленный и записанный в журнале пикнометр, 3) после заполнения пикнометра опускают в респиратор термометр, 4) берут пробы для определения рН, окисляемости, просчитывают и взвешивают животных и т. д. По содержанию кислорода в пробе определяется его содержание в респираторе в конце опыта.

При использовании аквариума вместо закрытого сосуда поступают следующим образом. В аквариуме известной емкости, где уже живут рыбы, перед респирационным опытом создают или усиливают проток воды для того, чтобы произошла ее пол-

ная смена. Затем обычным методом определяют содержание кислорода в воде и только после этого уменьшают ток воды, а сифон подводят к какому-либо углу аквариума. При слабом поступлении воды на ее поверхности образуется выпуклость (благодаря поверхностному натяжению); тогда мокрым стеклом закрывают аквариум, срезая выпуклость воды в сторону действующего сифона. Остающуюся у его основания щель осторожно задвигают стеклом-крышкой при одновременном извлечении сифона. При некотором навыке аквариум герметически закрывается стеклом без малейшего пузырька воздуха.

Описанный метод закрытых сосудов позволяет определить норму потребления кислорода у многих беспозвоночных и рыб при различной температуре, солености, при различной плотности посадки животных, на различных стадиях их развития и при различном физиологическом состоянии большого числа особей и т. д. Этот способ хорош тем, что позволяет получить среднюю норму дыхания многих особей, находящихся в спокойном состоянии; таким образом, нивелируются индивидуальные отклонения в дыхании, влияние испуга и т. д. Этот способ прост в обращении и легко осваивается биологами. Однако он груб для тонких физиологических исследований, и при его употреблении могут быть допущены ошибки. Чтобы избежать многих из них, нужно учитывать следующее.

Содержание кислорода в «водохранилище» не должно быть ниже 80% от нормального его содержания, показанного в океанографических таблицах для данных температуры, парциального давления, солености и проч. Во избежание неблагоприятного действия недостатка кислорода (и продуктов обмена) на газообмен рыб содержание его в респираторе не должно опуститься ниже 60% насыщения.

Длительность опыта желательна не менее 2—5 часов, чтобы максимально уменьшить значение периода измененного дыхания рыб после их пересадки в респиратор.

У голодных и неподвижных рыб определяют основной обмен для определения поддерживающего рациона неподвижных особей. Потребность в кислороде у активных, питающихся рыб характеризует их общий обмен. По разности потребленного кислорода разными возрастными категориями рыб можно определить и изменение их обмена при росте.

Чтобы повысить точность результатов опытов, необходимо, по инструкции С. В. Бруевича и С. К. Деменченка (1944), брать, фиксировать и титровать пробы кислорода. Из-за малого объема пикнометров малейшая небрежность при их заполнении, при фиксации и переливании жидкости в эрлеймейеровскую колбу, плохое споласкивание пикнометра, небрежное перемешивание пробы или грубая бюретка увеличивают ошибки опыта.

Вычисление результатов потребления кислорода водными организмами. Количество растворенного в воде кислорода принято выражать в см^3 , в настоящее время в миллилитрах (мл) заключенных в литре воды при данной температуре и 760 мм давления. Потребленный же водными организмами кислород часто выражают в миллилитрах ($\text{мл}\cdot\text{см}^3$) и в миллиграммах (мг) Мы рекомендуем пользоваться $\text{мл}/\text{см}^3$, ввиду того, что эта мера позволяет определить процент насыщения воды кислородом по океанографическим таблицам (Бруевич, Зубов, Шулейкин, 1931).

Чтобы перевести миллилитры (см^3) в миллиграммы, нужно умножить число см^3 (мл) на 1,429 (вес 1 миллилитра кислорода, выраженный в мг).

Как указано в инструкции С. В. Бруевича и С. К. Деменченка (1944), раствор гипосульфита ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$), пригодный для титрования кислородных проб, готовят двусантинормальным — 0,02 N, так как 1 мл такого раствора отвечает 1 мл 0,02 N раствора йода или $\frac{8}{50}$ мг кислорода.

Расчет определения содержания кислорода в 1 литре воды дан в инструкции С. В. Бруевича и С. К. Деменченка (1944).

Количество кислорода A , растворенного в 1 литре морской воды, выраженное в миллилитрах, определяется по формуле (1):

$$A = \frac{112 \cdot nK}{V - 2}, \quad (1)$$

где: n — число миллилитров 0,02 N раствора гипосульфита, пошедшего на титрование пробы (содержимое кислородной склянки или пикнометра);

K — поправочный коэффициент раствора гипосульфита: поправка (титр), представляющая отношение объема точно приготовленного раствора иодата (0,02 N раствор KIO_3) или бихромата (0,02 N раствор $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$) к расходу гипосульфита ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$);

V — объем кислородной склянки или пикнометра в мл;

2 — объем прибавленных для фиксации кислорода реактивов — 1 мл MnCl_2 и 1 мл KI в щелочном растворе;

$$112 = \frac{8}{50} \cdot \frac{1}{1,429} \cdot 1000,$$

где 1,429 — вес 1 мл кислорода в мг при 0° и 760 мм давления. При определении содержания кислорода в 1 миллилитре воды нужно

$$\frac{8}{50} \cdot \frac{1}{1,429} = 0,112$$

Для объема респирационного сосуда и формула (1) примет следующий вид:

$$A = \frac{0,112 \cdot n \cdot K \cdot (V_1 - V_3)}{V_2 - 1 \text{ (или 2)}} \quad (2)$$

где V_1 — объем респиратора в мл;
 V_2 — объем пикнометра в мл;
 V_3 — объем животных в респираторе.

Остальные обозначения, как и в формуле (1).

Для того чтобы иметь возможность сравнивать результаты разных опытов, следует привести полученные данные потребления кислорода к единице веса организмов и единице времени. Принято потребление кислорода мелкими животными (беспозвоночными, личинками рыб и др.) относить к одному грамму их веса и одному часу — 1 г/час, а крупных — к 1 кг/час.

Ниже приводим формулу расчета потребления кислорода одним граммом подопытных животных за один час в миллилитрах:

$$\frac{(A - B) \pm C}{p \cdot t}, \quad (3)$$

где A — содержание кислорода в респирационном сосуде в начале опыта (в мл);

B — содержание кислорода в респирационном сосуде в конце опыта (в мл);

P — вес животных (в г);

t — длительность опыта (в часах);

C — разница в содержании кислорода в начале и в конце опыта в контрольном сосуде (в мл).

Если в воде контроля содержание кислорода падает, то общее уменьшение кислорода в контроле за все время опыта вычитают из общего потребления кислорода подопытными животными, а если оно увеличивается, то его прибавляют.

На методике определения качественного состава пищи рыб и соотношения компонентов пищевого комка мы здесь не останавливаемся, так как этот вопрос подробно освещается в разделе «Методика изучения питания рыб» как в общей, так и в специальной части данного руководства.

Методика определения калорийности организмов

Исследование теплотворной способности пищевых веществ производится в калориметре малых размеров, так называемой калориметрической бомбе Бертло.

Бомба Бертло представляет собой погруженный в водяную ванну герметически закрывающийся сосуд, наполненный кислородом. В сосуд помещают точно взвешенное количество су-

хого пищевого вещества, затем, пропуская через бомбу искру, сжигают это вещество и улавливают по изменению температуры воды в ванне количество тепла в больших калориях, выделившегося при сжигании данного вещества до углекислого газа и воды.

При сжигании 1 г крахмала температура 4000 г воды поднимается на $1,055^{\circ}\text{C}$, что составляет 4,1 ккал.

При сжигании белка выделяется 5,4 ккал, но в организме при окислении белка выделяется мочевина, которая при сжигании выделяет еще 1,3 ккал. Следовательно, белок при расщеплении в организме выделяет всего 4,1 ккал, жир — 9,5 ккал, а у рыб, как мы видели, белок выделяет 3,38 ккал.

Калорийность различных кормовых организмов, полученная прямым методом сжигания или расчетным путем, приведена в работе Генга (Geng, 1925); у него еще чаще калорийность отдельных организмов вычисляется по их химическому составу. Зная соотношение белков, жиров и углеводов, легко путем перемножения соответствующих показателей на калорический коэффициент — жиров — на 9,5 белков и углеводов — на 4,1⁶ получить общую калорийность корма.

Более детально описание методики химического анализа организмов дано в специальных руководствах.

Расчет суточного и годового рациона растущих особей при использовании респирационного метода

Для расчета суточных и годовых рационов рыб воспользуемся хорошо разработанным примером из работы Е. М. Крохина (1957).

Сеголетки красной, весом 4,05 г, потребляют на грамм живого веса за час 0,447 мг кислорода при температуре $14,4^{\circ}\text{C}$; за сутки они потребляют $0,447 \cdot 24 = 10,73$ мг, или 0,01073 г.

Учитывая неполное окисление белков в организме рыб, когда на 1 г поглощенного кислорода выделяется 3,38 ккал, находим, что для поддержания своей жизни молодь должна получить из пищи эквивалентное количество энергии. Тогда она за сутки должна потребить:

$$0,01073 \cdot 3,38 = 0,0363 \text{ ккал на 1 г своего веса.}$$

Основным кормом молоди красной служат копеподы и кладоцеры. Калорийность 1 г сухого вещества копепод, по В. С. Ивлеву (1934), равна 4,908 ккал. Принимая эту величину, получаем, что для покрытия суточного расхода энергии молодь должна

⁶ Ввиду сложности определения углеводов их количество получается путем вычитания белков и жиров из валового количества органического вещества организма.

съесть на каждый грамм своего веса в сутки $0,0363 \cdot 4,908 = 0,00739$ г, или 7,39 мг сухого вещества копепод.

Средний вес молоди красной из озера Дальнего за период с 4 по 18 августа Е. М. Крохин принимает равным 4,05 г, тогда она в сутки потребует $4,05 \cdot 7,39 = 30,0$ мг сухого вещества копепод.

Это количество корма необходимо молоди для покрытия энергетических расходов и является «поддерживающим» кормом и может быть достаточным при отсутствии роста молоди. Однако молодь растет; среднесуточные ее прироста для августа были получены по разности весов молоди: 4/VIII молодь весила 3,6 г, а 18/VIII — 4,5 г; прирост в сутки составляет $(4,5 - 3,6) : 14 = 0,064$ г. Содержание азота в теле красной равно 2,39% от сырого веса (по Кизеветтеру); отсюда среднесуточные приросты азота будут равны 1,54 мг.

Содержание белкового азота копепод, по В. С. Ивлеву, равно 9,44%; следовательно, для своего прироста мальки должны были съесть в сутки по 16,3 мг сухого вещества копепод.

По суточным приростам молоди было определено примерное количество и «продуцирующего» корма, который использовался на прирост молоди. Прирост сеголетков красной равнялся 64 мг в сутки, для чего потребовалось 16,3 мг сухого вещества копепод. Суммируя «поддерживающий» и «продуцирующий» корм, автор получил полные рационы для сеголетков за период с 4 по 18 августа: $30,0 + 16,3 = 46,3$ мг в сутки.

Содержание воды в организме копепод принято равным 88% от сырого веса, и тогда суточный рацион сеголетков красной, весом 4,05 г, будет равен $\frac{46,3 \cdot 88}{12} = 339,5$ мг сырого веса копепод. Но так как неусвояемые части копепод составляют около 20%, то рацион нужно соответственно увеличить, и тогда он будет равен $340 + 85 = 425$ мг или $\frac{425 \cdot 100}{4,05} = 10,4\%$ от веса тела сеголетков.

Для получения годового рациона следует суммировать все суточные рационы, полученные для всего вегетационного периода для различных возрастных групп при различных температурах.

После ознакомления с кратким описанием различных методов при определении суточных рационов рыб необходимо отметить, что трудно рекомендовать какой-либо один способ исследования суточных рационов рыб. Многое зависит от того, какими возможностями располагает исследователь, пределы какой точности опыта могут удовлетворять его, а кроме того, многое зависит также от биологических особенностей подопытных рыб, как-то: пугливости, чуткости к кислородному режиму, проточности и т. д.

Глава IV

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ РЫБ

Пищевые отношения животных слагаются из отношений двоякого рода — отношений хищника и жертвы (т. е. отношений потребителей и их кормовых организмов) и отношений, известных под терминами «конкуренции» или «косвенных пищевых отношений» (т. е. отношений, возникающих между потребителями в результате использования ими общих кормовых ресурсов).

Настоящий раздел посвящен последней группе отношений, т. е. межвидовым и внутривидовым отношениям рыб, возникающим в результате использования ими общей кормовой базы. В этот раздел включаются также некоторые элементы отношений потребителей и корма, а именно вопросы обеспеченности рыб кормом и избирательной способности рыб, поскольку косвенные пищевые отношения между рыбами, имеющие место в результате использования ими общей кормовой базы, могут возникнуть только в случае низкой обеспеченности пищей и сходных пищевых потребностей рыб. Соответственно этому и вопрос о пищевых отношениях рыб и необходимость изучения его могут возникнуть только при недостатке пищи для рыб, ведущем к обострению пищевых отношений. При избытке пищи вся проблема откорма рыб сведется к вопросу усвоения корма.

Изучение пищевых отношений рыб возникло при исследовании состояния рыбных ресурсов пресноводных и морских водоемов. В пресноводных водоемах, главным образом в озерах, явлениями этого порядка занимались в Америке Форбс, в Германии — Шименц и его ученики, в морских водоемах — Блевад, Петерсен и другие исследователи датской школы. Эти исследования в пресноводных и морских водах имели качественный характер. Значение этих исследований подробно рассмотрено

в сводках А. А. Шорыгина (1952), Г. С. Карзинкина (1952), Л. А. Зенкевича (1951), В. С. Ивлева (1955), поэтому в деталях на истории вопроса останавливаться нецелесообразно.

Особого развития исследования пищевых отношений рыб достигли за последние 20 лет в СССР, после введения А. А. Шорыгиным (1939, 1939а, 1946, 1946а, 1948, 1952) количественных показателей. В СССР пищевые отношения рыб привлекаются как при разработке мероприятий по рациональной постановке хозяйства пресноводных и замкнутых морских водоемов, так и при изучении состояния популяций промысловых рыб открытых морей и океанов.

В настоящий момент в СССР исследования пищевых отношений ведутся в широком плане в морских, и пресноводных бассейнах. При этом делаются небезуспешные попытки как количественной интерпретации пищевых взаимосвязей (А. А. Шорыгин и его ученики), так и вскрытия специфики пищевых отношений, их количественной характеристики (Г. В. Никольский и др.). Знание пищевых взаимосвязей крайне важно также при развитии океанического рыболовства (Мантейфель, 1941, 1952; Мантейфель и Никольский, 1953; и др.). Большое значение изучение пищевых отношений имеет при построении рационального рыбного хозяйства в наших южных морях (Шорыгин, 1952; Карпевич, 1955, 1957; и др.), в водохранилищах и в естественных внутренних водоемах — озерах (Тюрин, 1954, 1957; Сальдау, 1953; и др.), реках (Пирожников, 1955; Романова, 1948, 1949; и др.). Важнейшее значение имеет знание пищевых взаимоотношений для повышения продуктивности прудовых хозяйств, особенно при поликультуре или при совместном выращивании рыб разного возраста (Черфас и Орлова, 1938; Таманская, 1957; Суховерхов, 1953; и др.). Изучение пищевых отношений ведется как путем анализа полевых наблюдений и сборов, так и путем эксперимента.

В зарубежных странах пищевые отношения рыб продолжают привлекать внимание, однако исследования их по-прежнему носят главным образом качественный характер. Особый интерес в смысле использования результатов исследований для хозяйственных нужд представляют датские и китайские исследования. В Дании пересаживают морскую камбалу в участки, богатые кормом, что дает повышенный улов камбалы. В Китае выращивают совместно, в разных комбинациях, белого и черного амура, обыкновенного и пестрого толстолобика, белого леща и сазана, использующих разную пищу. Комбинированное выращивание дает улов до 500 кг/му (Ни Да-шу, 1957; Исаев и Кожин, 1957).

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПОТРЕБНОСТИ РЫБ В ПИЩЕ

Прежде чем переходить к изложению этого раздела, необходимо остановиться на терминологии. Отношения организмов, складывающиеся при потреблении общей пищи, в литературе наиболее часто обозначаются как отношения конкуренции.

Термин «конкуренция» пришел в биологию из социологии⁷ и по смыслу должен обозначать явление, в результате которого один организм подавляет или вытесняет другой. Между тем в естественной обстановке различные виды организмов обычно длительный срок существуют вместе, не вытесняя один другого. Еще менее уместно безоговорочное приложение термина «конкуренция» к трактовке внутривидовых отношений. Потребление общей пищи разными возрастными группами либо разными особями одной популяции гарантирует сохранение вида при случайном отсутствии пищи какой-либо из возрастных групп и помогает популяции более быстро отыскивать новое пастбище.

Поэтому при трактовке отношений рыб, возникающих на почве потребления ими общей пищи, необходимо прежде всего в каждом конкретном случае вскрывать сущность явления. В одних случаях это будет «совпадение спектров питания» или главных компонентов в пище. При обилии пищи это еще не будет означать усиления взаимного влияния особей, питающихся сходным кормом, и должно обозначаться как «совпадение состава пищи» или «совпадение основных объектов питания». В случае, когда потребление сходной пищи отражается на условиях питания, на росте, упитанности и т. д. особей одного вида или особей разных видов, это явление должно обозначаться как «увеличение напряженности пищевых отношений» или «обострение межвидовых (или, соответственно, внутривидовых) пищевых отношений». Вместе с тем факт потребления общей пищи разными особями и «увеличение напряженности пищевых отношений» должны по-разному трактоваться в аспекте межвидовых и внутривидовых отношений.

Разумеется, такая трактовка понятий предлагается только в рабочем порядке, поскольку необходимо найти способ для различного обозначения отношений, ведущих либо к сохранению вида, либо безразличных для вида, либо ведущих в пределе к уничтожению вида.

Обеспеченность пищевых потребностей рыб считается одним из существенных факторов, определяющих существование популяции промысловых рыб.

⁷ Термины очень быстро переходят из одной области в другую, в частности из социологии в биологию. В этом отношении показательно, что Кларк (Clark, 1954) для одного из аспектов конкурентных отношений употребляет термин «холодная война» («cold war»).

Большинство исследователей считают, что обеспеченность рыб пищей во многих случаях оказывается недостаточной и что численность и биомасса рыб определяется количеством корма в водоеме. Противоположной точки зрения придерживается В. В. Кузнецов (1951), утверждающий, что в море обеспеченность пищей не может являться основным фактором, определяющим численность рыб, так как «никто и никогда еще не доказал, что в природных водоемах всегда имеется недостаток пищи и что поэтому количество пищи всюду является фактором, ограничивающим численность рыб».

Однако данные о колебании численности кормовых организмов рыб и о влиянии условий откорма на численность и темп роста дают основание считать, что обеспеченность потребности рыб в пище не только в закрытых, но и в открытых водоемах во многих случаях может оказаться недостаточной. Многочисленные факты показывают, что недостаточная обеспеченность пищей наблюдается как для младших возрастных групп, так и для рыб промыслового возраста (Желтенкова, 1958). Недостаточная обеспеченность пищей ведет к понижению темпа роста и численности рыб, т. е. в конечном счете к понижению их улова. Голодание по-разному сказывается на рыбах разных размерных групп: у рыб старших возрастных групп голодание обычно вызывает понижение темпа роста, у молоди — понижение темпа роста и гибель. В. С. Ивлев (1955) в аквариальных условиях провел детальное исследование экологии голодания рыб. Оказалось, что истощение рыб вследствие голодания делает их более чувствительными к недостатку кислорода, токсическим веществам, болезням; истощенные рыбы легче уничтожаются хищниками и с большим трудом добывают корм. Недостаточная обеспеченность пищей, ведущая к понижению темпа роста и гибели, неоднократно отмечалась в естественных условиях для молоди рыб — для судака, леща, воibly, хамсы (Фесенко, 1953, 1955; Логвинович, 1955; Хорошко, 1952; Корнилова, 1955). Чрезвычайно существенное значение вопрос обеспеченности пищей имеет в рыбхозах, где срок выпуска молоди определяется в большой мере состоянием кормовой базы прудов, где разводится молодь, и естественных водоемов, куда она выпускается.

В области рыбохозяйственных исследований термин «обеспеченность пищей» ввел Г. В. Никольский (1949), отметив, что обеспеченность пищей определяется не только количеством и качеством доступного корма, но и возможностью его усвоения. Согласно Г. С. Карзинкину (1952), это положение требует дополнения, поскольку понятие «обеспеченность пищей» связано с понятием «удовлетворение потребностей питающегося организма». Таким образом, когда говорится «обеспеченность рыб пищей», то по сути подразумевается «обеспеченность потребностей

рыб в пище» либо «обеспеченность пищевых потребностей рыб».

Для полного представления об этой величине необходимы прежде всего данные о потребности рыб в пище. Таких данных очень мало, и об обеспеченности потребности рыб конкретного водоема в пище обычно судят по отдельным показателям: величине улова рыб, численности и темпу роста их, по жирности и упитанности рыб и по величине биомассы кормовых организмов и характеру питания рыб. Величина улова, численность, темп роста, жирность и упитанность рыб дают общее представление об обеспеченности рыб пищей, но не позволяют проанализировать механизм, определяющий колебание этих показателей; биомасса кормовых организмов в ряде случаев является показателем лишь возможных, но не реально существующих условий откорма и степени обеспеченности потребностей рыб. Для последнего необходимо проводить анализ питания рыб.

Суждения об обеспеченности рыб пищей можно получить на основании анализа различных сторон питания рыб: по интенсивности питания, по составу пищи, по количеству пищевых компонентов. Для суждения об обеспеченности пищей по интенсивности питания сопоставляются индексы наполнения желудков (кишечников) в ‰, баллы наполнения по глазочерной оценке, количество пустых желудков (кишечников), а также величины суточных рационов. Сопоставления эти надо проводить для рыб одинаковых размерных групп, находящихся в одинаковом биологическом состоянии, т. е. стадии зрелости, упитанности, жирности и проч., в одинаковый сезон и одинаковое время суток, так как интенсивность питания рыб подвергается, как показали и полевые и экспериментальные исследования, сильным колебаниям. Вместе с тем необходимо учитывать качественный состав пищи, так как может оказаться, что высокий индекс наполнения кишечного тракта, высокий рацион или другой показатель создается за счет малокалорийной, плохо усвояемой пищи. Может случиться, что более низкий количественный показатель будет соответствовать лучшей обеспеченности пищей, так как, например, калорийность ракообразных и червей в 5 раз выше, чем моллюсков.

Для суждения об обеспеченности рыб пищей на основании особенностей их питания следует получить прежде всего представление о типичном для данного вида и данной возрастной группы составе пищи и интенсивности питания, т. е. определить потребность рыб в пище. Затем следует установить, в какой мере характер питания в данных конкретных условиях отклоняется от типичного характера питания в худшую или лучшую сторону, т. е. в сторону уменьшения или увеличения интенсивности питания и увеличения в пище значения высококалорийных, хорошо усвояемых организмов.

При отсутствии данных о типичной пище, а эти данные сейчас только накапливаются, можно проводить сравнение с характером питания рыб в предыдущие годы, либо на других участках водоема, либо в других водоемах, привлекая при этом различные показатели состояния популяции исследуемых рыб, чтобы иметь какой-то эталон хорошей или плохой обеспеченности потребностей в пище.

Подобное определение обеспеченности пищей было проведено для леща Азовского моря (Желтенкова, 1955, 1958). Было принято, что в 1935 г. условия откорма леща были хорошими (по характеру питания, состоянию кормовой базы леща и состоянию его популяции, темпу роста и численности). В 1951 г. обеспеченность леща пищей оказалась плохой, что выразилось в дефиците корма, равном 895 тыс. ц, и привело в свою очередь к дефициту биомассы леща, выразившемуся в 60 тыс. ц.

Г. В. Никольский (1949, 1953) для суждения об обеспеченности рыб кормом или напряженности пищевых отношений пользуется количеством компонентов, составляющих пищу рыб, сопоставляя широту спектра питания с составом кормовой базы. Увеличение количества компонентов пищи по мере роста рыб указывает, согласно Никольскому, на ухудшение обеспеченности пищей, уменьшение — на улучшение условий откорма. Количество компонентов — разнообразие пищи — в известных пределах действительно отражает обеспеченность пищей. Однако в ряде случаев малое количество компонентов в пище вызывается не богатством, а бедностью кормовой базы, т. е. плохой обеспеченностью пищей. Поэтому для суждения об обеспеченности пищей по количеству компонентов необходимо привлекать также и другие показатели условий откорма рыб: степень наполнения их кишечных трактов, характер кормовой базы и т. д.

Пожалуй, более надежным показателем, чем число компонентов в пище, является отношение процента содержания основного (или основных) компонента в пище к проценту содержания всех прочих компонентов (Шатуновский, 1960), ибо в спектре питания могут быть такие компоненты, часто случайно захваченные, которые его расширяют, но не отражают действительной обеспеченности пищей.

В некоторых случаях для суждения об обеспеченности пищей бывает полезен анализ состава пищи рыб в популяции, отличающихся по своим морфологическим особенностям: большеглазых и малоглазых (для ориентирующихся на пищу при помощи зрения) длинноусых и короткоусых (для ориентирующихся на пищу при помощи усов) и т. д. Если в популяции у различных по морфологии рыб пища окажется сходной, это будет говорить о высокой обеспеченности пищей, если различной — о низкой обеспеченности пищей (Никольский и Пикулева, 1958).

Наиболее полное представление об обеспеченности рыб кормом дает сочетание данных об условиях их откорма (питании и кормовой базы) с данными об их численности, темпе роста и с другими подобными показателями состояния популяции рыб. При суждении об обеспеченности рыб пищей по состоянию кормовой базы очень важным моментом является учет плотности корма, так как обеспеченность рыб кормом в естественных условиях, как показывают работы В. С. Ивлева (1955), Д. Н. Логвинович (1955) и данные сводки Е. В. Боруцкого (1959б), в большой мере определяется его плотностью, и степень использования корма разными рыбами при одинаковой его плотности оказывается различной.

Вывод об обеспеченности рыб пищей следует делать на основании сопоставления конкретных показателей с показателями, характеризующими оптимальное, в смысле выхода рыбной продукции, состояние популяций рыб. Подобные эталоны, характеризующие оптимальные показатели состояния популяций промысловых рыб, можно получить лишь при учете особенностей обмена рыб и потребности их в пище, зависящих в свою очередь от видовых особенностей рыб и особенностей условий их существования (Карзинкин, 1952; Винберг, 1956). Знание оптимальных условий обеспеченности рыб пищей и причин отклонений от них позволяет не только уточнить роль фактора обеспеченности пищей в определении численности популяций рыб, но и наметить пути наиболее рационального использования природных ресурсов водоемов.

ОТНОШЕНИЕ РЫБ К ПИЩЕВЫМ ОРГАНИЗМАМ И ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ РЫБ

Избирательная способность, т. е. отношение к отдельным пищевым организмам, представляет один из результатов пищевых потребностей рыб.

Вопрос об отношении рыб к пищевым организмам и о наличии у рыб избирательной способности подвергался, как и вопрос об обеспеченности рыб кормом, многочисленным обсуждениям.

Большинство исследователей считает, что рыба относится к кормовым организмам избирательно; некоторые из исследователей считают, что рыба поглощает все организмы без разбора; так, например, В. В. Кузнецов (1951) указывает, что «широко известно, что при отсутствии «излюбленного» корма рыба совершенно безболезненно переходит на другую пищу, не обнаруживая никаких признаков угнетения» и что состав пищи рыб определяется не «излюбленностью, а массовостью и доступностью тех или иных пищевых объектов». Сводка данных об

избирательном отношении рыб к пищевым организмам и показателях этих отношений имеется у А. А. Шорыгина (1939, 1952), М. В. Желтенковой (1938, 1958), В. С. Ивлева (1955), поэтому детально останавливаться на этой стороне вопроса нецелесообразно; необходимо только указать основные положения и этапы изучения избирания рыбами пищи.

Согласно А. А. Шорыгину (1939, 1952), под избирательной способностью обычно понимается способность рыб потреблять определенные кормовые организмы в иной пропорции, чем они представлены в окружающей рыбу среде. Избирательная способность рыб определяется стремлением рыбы захватить тот или иной организм и степенью доступности этого организма в естественной обстановке.

Имеющиеся в настоящий момент обширные данные по питанию рыб, а также по их морфологии, физиологии, поведению позволяют считать, что рыбы не относятся безразлично к пищевым организмам, а производят среди них определенный выбор. Выбор пищевых организмов рыбами обусловлен морфобиологическими особенностями рыб и потребляемых ими пищевых организмов как результат адаптации рыб к потреблению организмов и адаптации организмов к избеганию потребления их рыбами (Шорыгин, 1952; Васнецов, 1948; Андрияшев, 1955; Мантейфель, 1959, 1959а; Канаева, 1956; Протасов, 1957; Радаков, 1958; Паракецов, 1958; Боруцкий, 1959 б; Фортунатова, 1959).

В отношении рыб к пищевым организмам следует различать два элемента: излюбленность и доступность. Излюбленность — это как бы свойство, присущее рыбе по отношению к пищевым организмам; доступность — свойство пищевого организма по отношению к рыбе. В основе излюбленности лежат биохимические, в основе доступности — экологические особенности рыб и поедаемых ими пищевых организмов. В естественных условиях излюбленные организмы часто бывают недоступны рыбам.

Согласно Г. С. Карзинкину (1952), Г. В. Никольскому (1955) и Н. С. Гаевской (1955), доступность кормовых организмов рыбам является чрезвычайно существенным элементом, определяющим рыбопродуктивность водоемов, так как обеспеченность рыб кормом зависит не только от наличия корма в водоеме, но и от его доступности. Е. В. Боруцкий (1959 б) в чрезвычайно обстоятельной сводке показал, что доступность корма для разных видов рыб различна и определяется особенностями, присущими как самой рыбе, так и ее пищевым организмам: распределением в толще воды и грунта, наличием колючек, крепостью покровов, скоростью движения, наличием убежищ и т. д., а также гидрометеорологическими условиями, определяющими благоприятный режим и доступность для рыб участков водоема, богатых кормом.

Отдельные виды рыб резко различаются по характеру питания, и характер питания откладывает отпечаток на все морфо-биологические особенности рыб. Среди основных групп рыб — хищных, мирных, растительноядных и детритоядных — в свою очередь имеется ряд подгрупп, отличающихся по составу пищи и по морфобиологическим особенностям, как, например, планктоноядные и бентосоядные рыбы, входящие в группу мирных рыб. В различных водоемах, в зависимости от специфики и истории формирования их фауны, обитают рыбы различных групп. В Северном Каспии А. А. Шорыгин (1952) различал четыре основные группы рыб: «червеедов», потребляющих червей и личинок хирономид, моллюскоедов, ракоедов и хищников. В Амуре, согласно Е. В. Боруцкому (1959б), большое значение имеют детритоядные рыбы.

Впервые наиболее полное деление рыб по характеру питания дал Форбс (Forbes, 1888) и на основании качественного состава пищи отдельных видов рыб указал, в какой мере они оказывают влияние один на другой. Вместе с тем Форбс дал развернутое, близкое к современному, трактование избирательной способности рыб. Он рассматривал предпочтение того или иного пищевого организма рыбой как сложное явление, считая, что «психологическое предпочтение, так же как физические способности, определяют в известной мере выбор (рыбами) пищи»⁸. Наиболее полное деление пищевых организмов по отношению к ним рыб впервые дал Шименц (Schiemenz, 1905, 1924). На основании состава пищи и биологических особенностей рыб Шименц произвел деление пищи рыб на различные категории. Вначале Шименц (1905) различал три категории пищи: главную пищу (Hauptnahrung), случайную (Gelegenheitsnahrung), вынужденную (Verlegenheitsnahrung), затем (в 1924 г.) дополнил эти категории еще двумя — пищей заменяющей, или побочной (Nedennahrung), и совершенно вынужденной (Notnahrung). Согласно Шименцу, организмы, составляющие главную или, как он иногда пишет, излюбленную пищу, рыбы потребляют наиболее охотно, и главная, или излюбленная, пища обеспечивает процветание вида и высокий темп их роста. На основании качественного состава пищи рыб германских озер Шименц провел анализ их (рыб) пищевых взаимоотношений. Особенности питания Шименц в ряде случаев связывает с морфологическими особенностями рыб.

История попыток найти количественное выражение избирательной способности рыб изложена у А. А. Шорыгина (1952) и В. С. Ивлева (1955). Начинается она со Скотта (Scott, 1920), однако способы, предложенные Скоттом, а в дальнейшем

⁸ Цит. по А. А. Шорыгину (1952).

Севеджем (Savage, 1931) и Ларсеном (Larsen, 1936) не нашли широкого применения, так как оказались громоздкими и малопоказательными.

А. А. Шорыгин (1939а, 1946, 1952) при изучении пищевых отношений рыб Северного Каспия для выявления отношения рыб к пищевым организмам применил количественный показатель — индекс избирательной способности, или индекс избирания, широко используемый в современных исследованиях⁹. Индекс избирания, по Шорыгину, представляет собой отношение процентного значения организма в пище рыб к процентному значению этого организма в донной фауне (по данным дночерпателя):

$$И. И. = \frac{r\%}{b\%},$$

где $r\%$ — значение (в процентах) организмов в пище; $b\%$ — значение (в процентах) организмов в донной фауне, планктоне или нектоне. Для получения этой величины для бентосоядных рыб можно использовать соотношение особей разных видов в дночерпательных пробах или в драге, для планктоноядных рыб — в уловах планктонных сетей или планкточерпателей, для хищников — соотношение особей разных видов в уловах трала, лампы и т. д. При этом, естественно, приходится учитывать селективность применяемых орудий¹⁰

В том случае, когда рыба поедает без выбора все, что ей попадается, индекс избирания будет равен единице, так как соотношение организмов в пище и в донной фауне окажется равным. При избирании организма рыбой удельный вес организма в пище рыбы будет больше, чем в кормовой базе, при избежании — меньше, соответственно этому индекс избирания больше единицы указывает на предпочтение организма рыбой, меньше

⁹ Представляется более целесообразным называть этот индекс «индексом избирания», а не «индексом избирательной способности», так как это более точно отражает явление, которое этот индекс должен характеризовать. Соответственно этому сокращенно «индекс избирания» будет обозначаться *И. И.* а не *И. С.*, как это принято у А. А. Шорыгина (1952).

¹⁰ Индекс избирания, предложенный Шорыгиным, вычислялся, помимо Шорыгина, рядом исследователей: М. М. Брискиной (1939) — для рыб Баренцова моря, М. В. Желтенковой (1939) — для воблы, И. В. Комаровой (1951) — для леща, Н. Ю. Соколовой (1952) — для осетровых, Я. А. Бирштейном (1952) — для ряда рыб Северного Каспия, Н. В. Пчелкиной (1939) — для сельди Баренцова моря, М. С. Кун (1949) — для сельди Тихого океана, О. Л. Багун (1948) — для леща Днепровского водохранилища, Л. В. Микулич (1954) — для камбал Тихого океана, М. А. Чванкиной (1955) — для молоди карповых рыб Рыбинского водохранилища, Г. Н. Рачинским (1954) — для молоди леща и судака волжских и донских рыбхозов, И. К. Воноковым (1952) — для молоди воблы и леща Северного Каспия.

единицы — на избегание. Величина *И. И.*, по Шорыгину, колеблется от 0 до \sim . С помощью индекса избирания для ряда рыб Северного Каспия были легко выделены организмы, составляющие главную или, как вначале считали, излюбленную пищу.

Объективных показателей, по которым можно было бы выделить организмы, составляющие ту или иную категорию пищи, Шименц не дал, в результате чего возникло значительное осложнение при попытке разделить организмы, составляющие пищу рыб Северного Каспия по категориям, предложенным Шименцом. Так, например, на основании *И. И. Шорыгина* и роли организмов в пище была сделана попытка выделить среди пищевых организмов воблы всех пяти категорий, предложенных Шименцом. Результат имел настолько искусственный вид, что пришлось оставить только три первоначально выделенные Шименцом категории. При этом чрезвычайно затруднительным оказалось выделение даже организмов, составляющих главную или излюбленную пищу рыб. На основании полевого материала, исследованного в 1935 г., был сделан вывод, что основной, т. е. главной или излюбленной, пищей воблы являются моллюски, в первую очередь дрейссена и монодакна (Желтенкова, 1938). Экспериментальные работы, проведенные в 1936 г. Е. М. Бокковой (1940), показали, что в аквариальных условиях при наличии выбора между дрейссеной и ракообразными — мизидами и гаммаридами — вобла во всех случаях предпочитала мизид и потребляла дрейссену только при отсутствии ракообразных. Эти опыты дали основание считать, что мизиды являются излюбленной пищей воблы, и поставили под сомнение вывод, полученный на основании полевого материала. Причиной расхождения полевых и аквариальных наблюдений являлись биологические особенности воблы и ее пищевых организмов: быстродвигающиеся организмы, подобно мизидам, в естественных условиях вобле недоступны, в аквариальных условиях, где мизиды лишаются способности быстро двигаться, вобла может питаться ими. Выход из этого противоречия был найден А. А. Шорыгиным (1952), предложившим проводить две системы деления пищевых организмов рыб: на основании предпочтения рыбами пищевых организмов и на основании фактического значения организмов в пище рыб. По предпочтению, согласно Шорыгину, различаются организмы, составляющие излюбленную, заменяющую и вынужденную пищу, по фактическому значению — организмы, составляющие главную, второстепенную и случайную, или третьестепенную, пищу.

Излюбленной пищей, по Шорыгину, является пища, предпочитаемая рыбой всякой другой пище; заменяющей является пища, к которой рыба при наличии излюбленной относится безразлично или даже избегает, но в отсутствии излюбленной

начинает избирать заменяющую, которая становится основой ее питания; вынужденной пищей является такая, которая потребляется рыбой при отсутствии излюбленной и заменяющей пищи. Темп роста рыб будет тем выше, чем больше в ее пище излюбленных организмов; при потреблении вынужденной пищи темп роста рыб понижается.

Главной пищей, по Шорыгину, является пища, составляющая в данных условиях большую часть рациона рыбы; второстепенная пища постоянно используется рыбой, но большого значения в рационе не имеет; случайную, или третьестепенную, пищу составляют организмы, значение которых в рационе невелико и подвергается значительным локальным и временным изменениям.

Определение степени предпочтения кормовых организмов рыбой, т. е. выделение излюбленной, заменяющей и вынужденной пищи, проводится с помощью вычисления индексов избирания и постановки экспериментальных исследований. Для выявления фактического значения организмов, т. е. отнесения их к главной, второстепенной и случайной пище, А. А. Шорыгин предлагает пользоваться графиком, построенным аналогично графикам Л. А. Зенкевича для выделения руководящих форм бентоса. На рис. 11 показан такой график, составленный для судака. «Руководящие пищевые организмы» составляют главную пищу судака, «характерные организмы» — второстепенную пищу. По вертикали отложено значение организмов в пище рыб в процентах.

Оказалось, что у различных рыб соотношение различных категорий пищи неодинаково: у некоторых рыб, согласно Шорыгину, главная пища состоит из излюбленных организмов, у других, наоборот, излюбленная и главная пища не совпадают и главную пищу составляют организмы, входящие в категорию заменяющей и вынужденной пищи.

На табл. 16 приведено в качестве примера деление по предпочтению и по фактическому значению пищевых организмов осетра и воблы в Северном Каспии. Осетр является примером рыб, у которых совпадают организмы, составляющие излюбленную и главную пищу, а вобла является примером рыб, главную пищу которых составляют заменяющие организмы. Явление несовпадения главной и излюбленной пищи имеет большое теоретическое и практическое значение и будет подробно рассмотрено в разделе о пищевой пластичности и активности рыб.

Введенное Шорыгиным деление пищевых организмов по предпочтению их рыбой и по фактическому значению в пище рыб легко позволило выделить шесть категорий пищи, примирить результаты полевых и экспериментальных наблюдений и проанализировать явление избирания корма рыбами.

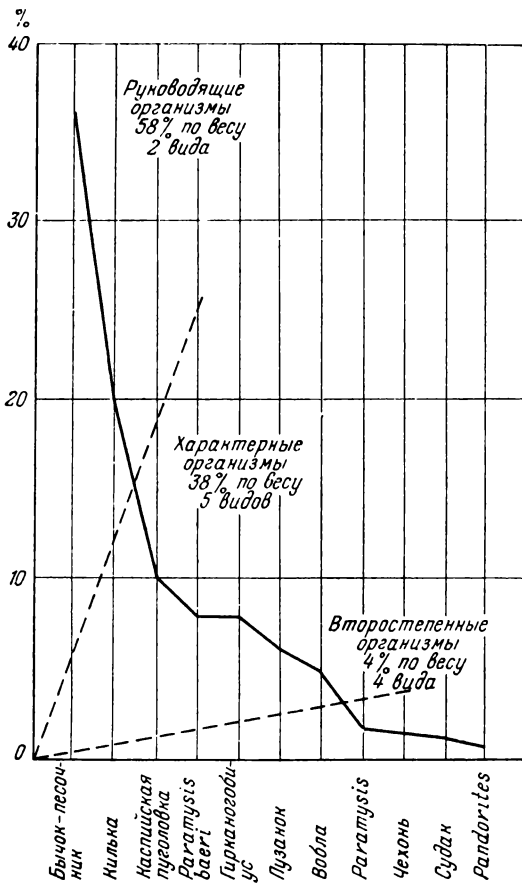


Рис. 11. Состав пищевого комка судака в процентах по весу (рис. 50 из монографии А. А. Шорыгина, 1952)

Индекс избирания отдельных организмов рыбами подвергается сезонным и локальным изменениям. Согласно Шорыгину (1952, стр. 165), в изменении индексов избирания имеется следующая закономерность: при уменьшении в кормовой базе количества излюбленных рыбой организмов индексы избирания их рыбой повышаются, вместе с тем повышаются и индексы избирания менее излюбленных организмов. После того как биомасса излюбленных организмов упадет ниже определенного предела, индексы избирания менее излюбленных организмов резко возрастают, и рыба начинает избирать организмы, к которым при наличии излюбленных организмов относилась безразлично или даже избегала.

Деление пищи рыб по предпочтению и по фактическому значению *

Рыба	Категория пищи					
	по предпочтению			по фактическому значению		
	излюбленная	заменяющая	вынужденная	главная	второстепенная	третьестепенная
Осетр	Килька, пуголовка	Ракообразные	Моллюски (?)	Бычки, килька	Гаммариды, корофииды	Кумацен, мизиды, десятиногие раки, адакна и др.
Вобла	Адакна, корофииды, мизиды	Дрейссена, монодакна, гастроподы, гаммариды	Дидакна, кардиум, хирономиды	Дрейссена, монодакна, адакна	Дидакна, корофииды, кордиллофора	Кумацен, гаммариды, мизиды, гастроподы

* Составлено по данным табл. 54 и 55 монографии Шорыгина (1952).

В литературе по вопросу о делении пищевых организмов на различные категории отсутствует единая точка зрения. А. Н. Елеонский (1936) указывает три группы пищи: пищу главную, или основную, пищу случайную и пищу вынужденную. С. А. Северцев (1941) в монографии по динамике населения и приспособительной эволюции животных указывает, что ихтиологи (Шименц) различают у рыб: 1) пищу излюбленную, 2) пищу обычную, составляющую основу питания, и 3) пищу по нужде. Г. В. Никольский (1944) в учебнике по биологии рыб дает три категории пищи: пищу основную, второстепенную и случайную. Е. К. Суворов (1948) в учебнике ихтиологии дает пять категорий питания: главное питание, дополнительное, случайное, вынужденное и совершенно вынужденное. При этом Суворов указывает, что последователь Шименца Виллер счел нецелесообразным деление пищи на вынужденную и совершенно вынужденную и объединил их в одну группу, давая не три и не пять, а четыре категории.

Таким образом, Елеонский указывает категории пищи, введенные Шименцом в 1905 г., Суворов — категории Шименца, введенные в 1924 г.; Никольский дает деление пищи, по существу, тождественное делению Шорыгина пищевых организмов по фактическому значению; Северцев смешал категории пищи по предпочтению и по фактическому значению и приписал Шименцу то, что было сделано Шорыгиным.

Помимо индекса избирания, предложенного Шорыгиным, имеется еще несколько способов вычисления этого индекса. Так, В. И. Зацепин (1939) вычислял индекс избирания, беря отношение индекса значимости организма в пище пикши к индексу плотности его в бентосе.

В. С. Ивлев (1955) для вычисления индекса избирания, или элективности, берет отношение разности процентных значений компонентов в пище и в кормовой базе к их сумме:

$$E = \frac{r_1 - P_1}{r_1 + P_1},$$

где r_1 — относительное значение компонента в съеденной пище,
 P_1 — относительное значение компонента в заданном рационе в кормовой базе.

Согласно Ивлеву, избираемость пищевых объектов рыбами является функцией предпочитаемости и доступности. Ивлев в аквариальных условиях провел экспериментальные работы по определению доступности рыбам пищевых объектов в зависимости от скорости движения, защищенности, плотности распределения, наличия убежищ. Оказалось, что степень избираемости пищевого объекта рыбами изменяется в зависимости от доступности пищевых объектов и тренировки рыб (привыкания рыб) к той или иной пище.

E . (или $I. I.$), по Ивлеву, колеблется от +1 до —1. Отсутствие элективности соответствует нулю. Ивлев считает такой способ выражения индекса избирания более показательным, чем способ Шорыгина, так как получается прямолинейная связь избирания и значения организмов в пище рыб и в кормовой базе. Ивлев даст номограмму для определения показателя элективности по относительному значению компонента в рационе и в кормовой базе рыб.

Несколько ранее А. С. Константинов (1953) при выяснении избирания мальками карпа различных компонентов кормовой базы в прудах Тепловского рыбопитомника применял несколько сходную формулу для вычисления индекса избирания. Он берет также отношение разности процентных значений компонентов в пище и в кормовой базе, но не к их сумме, как у Ивлева, а только к значению в кормовой базе, т. е.

$$E = \frac{r_1 - P_1}{P_1}.$$

При таком способе вычисления отсутствие избирания также соответствует нулю, степень избирания выражается положительными, а степень избегания — отрицательными величинами.

Способ вычисления показателя элективности или индекса избирания, предложенный Ивлевым, представляется не совсем удачным. E колеблется от $+1$ до -1 . В настоящее время благодаря работам школы Н. С. Гаевской известно много фактов, когда организмы, входящие в систему «хищник — жертва», меняются местами. Так, например, циклопы и личинки ряда насекомых служат пищей рыбам; между тем сами циклопы и личинки насекомых питаются личинками и мальками этих же видов рыб. Таким образом, данный вид рыб выступает то в качестве жертвы, то в качестве хищника по отношению к циклопам и личинкам насекомых. В формуле, выражающей отношение хищника и жертвы, изменение знака должно было бы соответствовать явлению, когда организмы меняются в системе «хищник — жертва» местами и рыба не просто игнорирует данный объект как пищу, но избегает его как хищника.

Вопрос о доступности кормовых ресурсов водоема рыбам имеет очень большое значение для проблемы обеспеченности рыб пищей. Вместе с тем большой интерес представляет вопрос об излюбленной пище рыб, так как излюбленные кормовые организмы дают наибольший кормовой коэффициент, т. е. оказываются наиболее эффективными для выхода рыбной продукции. В этом аспекте чрезвычайно существенно как в теоретическом, так и в практическом отношении установление того, почему в естественных условиях излюбленная пища во многих случаях недоступна рыбам-потребителям. Анализ этого явления необходимо вести постановкой соответствующих биохимических и экологических наблюдений. Причина излюбленности организма, т. е. то, почему он в наилучшей мере удовлетворяет потребности питающейся им рыбы, может быть понята, по-видимому, только исходя из особенностей обмена рыб-потребителей и биохимического состава кормовых организмов. Вместе с тем существенным моментом, вероятно, являются особенности поведения как пищевых организмов, так и самих рыб, потребляющих их, определяющие эффективность энергетических затрат на добычу корма. Результаты таких исследований представляют существенное значение при разработке вопросов эволюции и видообразования, а также при разработке мероприятий по рациональному рыбному хозяйству.

МЕЖВИДОВЫЕ ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ РЫБ

Межвидовые отношения рыб являются существенным элементом, определяющим обеспеченность рыб пищей и, как уже отмечалось, издавна привлекают внимание исследователей. Как указывалось выше, особенно крупные исследования в этой области в последней четверти прошлого и в первой четверти на-

стоящего столетия проведены Форбсом и Шименцом с учениками, а также Петерсенom, Блевадом и другими исследователями датской школы. В настоящее время наиболее широкие работы в этой области ведутся в СССР.

Для этих исследователей, в первую очередь для Форбса (Forbes, 1888) и для Шименца (Schimenz, 1905 и др.), характерен широкий экологический и эволюционный подход к вопросу о пищевых отношениях рыб. Однако, как отмечает А. А. Шорыгин (1952), детально проанализировавший историю исследования пищевых отношений рыб в естественных условиях, все эти работы, основываясь на качественных показателях, имели в достаточной мере интуитивный характер. Способ количественного изучения напряженности пищевых отношений рыб в естественных условиях впервые разработал Шорыгин. На примере рыб Северного Каспия Шорыгиным было показано, как изменяются показатели пищевых отношений рыб и как это затем влияет на состояние популяций рыб. Г. В. Никольский (1947, 1949, 1953) исследовал особенности пищевых отношений рыб в различных фаунистических комплексах и показал влияние пищевых взаимоотношений на формирование комплексов. П. В. Тюрин (1954, 1957), анализируя характер ихтиофауны озер, указывает, что в ряде водоемов сорная рыба вытеснила промысловых рыб, и считает, что в основе этого вытеснения лежат пищевые взаимоотношения рыб. В. С. Ивлев (1955) в аквариальных условиях исследовал механику пищевых отношений.

Шорыгиным были исследованы пищевые отношения практически всех бентосоядных и хищных рыб Северного Каспия — основных представителей семейств Gobiidae, Cyprinidae, Acipenseridae, Percidae и хищных представителей Clupeidae. Всего было исследовано 19 видов рыб различных возрастных групп. В основу количественной характеристики пищевых взаимоотношений рыб были положены весовые данные о составе их пищи, выраженные в общих и частных индексах по методике Зенкевича — Броцкой, и годовые рационы рыб.

При рассмотрении пищевых отношений, согласно Шорыгину, следует различать степень сходства состава пищи рыб (или объем их конкуренции, по терминологии Шорыгина) и соотношение между количеством потребной рыбе пищи и ее наличным запасом (или напряжением конкуренции, по Шорыгину). Соотношение между количеством потребной пищи и ее запасом представляет по существу один из показателей величины обеспеченности рыб пищей. Результирующей объема и напряжения конкуренции, по Шорыгину, является сила конкуренции. «Сила конкуренции»¹¹ представляет то, что обычно подразуме-

¹¹ В качестве единицы измерения силы пищевой конкуренции Шорыгин предложил принять силу пищевой конкуренции «при условии, если потре-

вается под словом «конкуренция» и идентична понятию «напряженность пищевых отношений», введенному Никольским.

При дальнейшем изложении этого раздела будут употребляться понятия «степень сходства состава пищи рыб», «соотношение между количеством потребной пищи и ее запасом» или «обеспеченность рыб пищей» и «напряженность пищевых отношений», как понятия более четко и строго отражающие сущность анализируемых процессов.

Для характеристики напряженности пищевых отношений А. А. Шорыгин (1946) предложил пользоваться величиной « E », представляющей сумму $e_1 + e_2 + e_3 \dots$ и т. д. Величина « E » представляет «мгновенную силу конкуренции» (по Шорыгину) или мгновенную напряженность пищевых отношений и вычисляется для отрезка времени в сутки; e_1 , e_2 и т. д. представляют собой напряженность пищевых отношений двух каких-либо рыб в отношении конкретных пищевых организмов за «мгновение», равное суткам.

$$e = \frac{100 \cdot (a_1 + a_2)}{b} \cdot d \cdot g,$$

где e — напряженность пищевых отношений («сила конкуренции») в отношении какой-либо группы организмов, потребляемых обоими видами рыб;

a_1 и a_2 — суточные размеры потребления обеими рыбами данной группы организмов в определенных весовых единицах на единицу площади дна или объема воды;

b — биомасса данных пищевых организмов в тех же единицах на ту же единицу площади дна или объема воды;

d — степень сходства состава пищи по данной группе пищевых организмов;

g — поправка на географическое положение пастбищ (в долях единицы)

$\frac{+ a_2}{b}$ представляет собой соотношение потребной рыбами и имеющейся пищи (или «напряжение пищевой конкуренции»). Отношение это увеличивается в 100 раз, чтобы избежать дробных цифр.

С помощью этих величин Шорыгин дал анализ механизма динамики пищевых отношений промысловых рыб Северного Каспия и вскрыл закономерности, обеспечивающие совместное существование различных видов рыб при потреблении ими сходной пищи.

бители конкурируют из-за одной сотой части всей пищи в пределах совпадения спектров их питания и если суточная потребность обоих конкурентов в этой пище составляет одну сотую ее наличия, и если их пастбища совпадают». Шорыгин назвал эту единицу канкалейей.

Соотношение потребной и имеющейся пищи

Основной величиной, определяющей обеспеченность рыб пищей, а вместе с тем и «напряжение конкуренции», по Шорыгину, является соотношение между пищей, потребной рыбам и имеющейся на их пастбищах, т. е. отношение $\frac{a_1 + a_2}{b}$. Чтобы получить величину $a_1 + a_2$, т. е. количество пищи, потребляемое рыбами за сутки на единицу площади или объема воды, надо знать количество рыб, обитающих на данной площади и величину суточного рациона рыб. В Северном Каспии в 1935 г. на 1 м² площади приходилось воблы 5 г, леща — 3 г, осетра — 0,7 г и т. д. Суточный рацион рыб был получен расчетным путем. На основании физиологических работ А. Ф. Карпевич, Е. Н. Бокковой, М. Н. Кривобока Шорыгин принял, что годовой рацион рыб при потреблении ракообразных и червей равен 9 весам рыбы, при потреблении моллюсков — 23 (Шорыгин, 1946, 1952). На основании состава пищи был подсчитан годовой рацион, оказавшийся равным для воблы 21, для леща — 11,5, для осетра — 10 и т. д. Чтобы получить средний суточный рацион, Шорыгин разделил годовые рационы на 360, получив суточное потребление воблы равным 5,7% ее веса, леща — 3,2%, осетра — 2,7% и т. д. Значение пищевых организмов в рационе рыб известно, что дает возможность подсчитать количество организмов, потребное для данного вида рыб, т. е. a_1 .

В эту величину нужно было бы ввести поправку на время, учитывающую сезонную и суточную ритмику питания. Фактически «годовой рацион» съедается рыбами обычно за 2—3 месяца, и в течение суток откорм длится ограниченное время. Для разных видов рыб сезон и часы откорма могут оказаться различными, что необходимо учитывать при подсчетах.

Количество имеющейся пищи представляет собой биомассу организма b в г/м², определяемую в результате гидробиологических работ. Как указывает Шорыгин, условно принимается, что за сутки никакие процессы роста, смерти и размножения не изменяют этой биомассы.

Имеется еще одна особенность величины соотношения пищи рыб и ее запаса, которую надо четко себе представлять. В формуле Шорыгина даются суточные рационы рыб, т. е. количество пищи, «потребной» рыбам и полученное на основании экспериментальных данных, в тексте же в ряде случаев говорится о пище, «потребленной» рыбами. Само собой разумеется, в ряде случаев количество «потребной» и «потребленной» пищи не совпадает. Причем количество потребленной пищи может оказаться значительно ниже, чем количество потребной, как это было показано для леща Азовского моря (см. стр. 90). Однако

именно разрыв между потребностью в пище и возможностью ее удовлетворить, т. е. диспропорция между «потребной» пищей и ее запасом, является причиной увеличения напряженности пищевых отношений и всех сопутствующих явлений.

Степень сходства состава пищи рыб

Чтобы дать количественное выражение степени сходства состава пищи («объема конкуренции», по Шорыгину), А. А. Шорыгин (1939, 1952) предложил способ вычисления индексов пищевого сходства (индекс *С. П.*). Для этого берется выраженный в процентах состав пищи двух каких-либо видов рыб и отмечаются организмы, общие каждому виду. Сумма меньших процентов, независимо от того, в составе пищи какого из двух видов данный организм встречается, дает степень сходства пищи. В случае полного совпадения состава пищи степень сходства пищи каких-либо двух видов будет равняться 100, при полном различии — 0.

В табл. 17 в качестве примера показан состав пищи двух видов бычков; «наименьшие значения организмов» подчеркнуты.

Таблица 17
Состав пищи бычка-песочника и бычка кругляка (в % по весу)

Пищевые организмы	Бычок-песочник	Бычок-кругляк	Пищевые организмы	Бычок-песочник	Бычок-кругляк
Монодакна	0,6	3,4	Гаммариды	25,0	19,0
Адакна	1,0	0,0	Мизиды	6,0	1,5
Дидакна	1,0	3,7	Рак речной	1,0	0,0
Кардиум	2,0	20,5	Остракоды	0,5	2,0
Дрейссена	9,0	13,6	Черви	2,1	0,0
Митилястер	0,0	5,0	Хирономиды	3,0	8,0
Гастроподы	0,7	8,0	Рыбы	8,0	0,4
Корофииды	19,0	5,1	Водоросли	0,1	3,1
Кумацеи	19,0	6,4			

Суммирование этих значений дает степень сходства пищи бычка-песочника и бычка-кругляка, равную 49,3. В работе следует давать состав пищи рыб, на основании которых вычисляется степень сходства пищи, и итоговые таблицы степени сходства пищи. Итоговые таблицы можно представлять в разном виде.

В табл. 18 показана форма записи величин степени сходства состава пищи рыб. Записывать можно либо так, как показано в табличках а) и б), либо так, как на табличке в).

Можно представить результаты и так, как это показано в табл. 19.

Степень сходства пищи различных видов рыб можно вычислять суммарно или для группы организмов; например, степень сходства по моллюскам, по ракообразным. Для двух видов

Таблица 18

Степень сходства состава пищи некоторых рыб
Северного Каспия в среднем за год
(по Желтенковой, 1939)

а) По моллюскам

	Вобла	Лещ
Вобла	—	11,8
Лещ	11,8	—
Осетр	1,5	1,5

б) По ракообразным

	Вобла	Лещ	Осетр	Севрюга
Вобла	—	6,8	6,2	6,2
Лещ	6,8	—	13,8	18,4
Осетр	6,2	13,8	—	14,0
Севрюга	6,2	18,4	14,0	—

в) По всем организмам

	Вобла	Лещ	Осетр
Лещ	19,7	—	—
Осетр	8,6	19,3	—
Севрюга	7,1	19,5	37,0

рыб можно вычислять степень сходства в различных районах, в различные сезоны или для разных возрастных групп. Среднее из суммы степеней сходства пищи одного вида рыб с пищей ряда других видов рыб при известных обстоятельствах может служить показателем степени воздействия представителей ихтиофауны данного водоема на определенный вид рыбы: так,

Степень сходства состава пищи у бычков одинаковых размерных групп
(в С. П. = коэффициентах) (по Шорыгину, 1952, стр. 57)

Вид		Длина, см				
		5-7	7-9	9-11	11-13	13-15
Бычок-песочник	Бычок-горлан	—	23	31	13	—
	Бычок-кругляк	52	49	18	27	1
	Каспийский бычок .	59	40	26	37	73
	Каспийская пуголовка .	14	13	0,4	—	—
	Звездчатая пуголовка	—	3	7	—	—

например, для воблы этот показатель равнялся 19,0 (Желтенкова, 1939).

Как указывал А. А. Шорыгин (1952), величина степени сходства пищи зависит от таксономической точности определения состава пищи. При определении до вида степень сходства пищи будет меньше, чем при определении состава пищи по более крупным таксономическим группам. Это значит, что степень сходства пищи отражает действительное сходство в пище только тогда, когда сравниваются одни и те же виды пищевых организмов. При сравнении группы организмов степень сходства пищи вскрывается совершенно недостаточно, и зачастую при наличии большого сходства при сравнении по группам фактическое сходство в пище отсутствует.

Степень сходства состава пищи рыб может быть показана и графически. На рис. 12 показана степень сходства состава пищи бычка-песочника и каспийской пуголовки. Площадь графика, заштрихованная сеткой, показывает часть пищевого спектра, общую для обоих видов рыб; очевидно, что эта часть площади графика пропорциональна сумме наименьших ординат.

Поправка на положение пастбищ

Отдельные виды рыб распространяются не равномерно, а придерживаются определенных районов; каждый вид рыбы кормится на определенных участках водоема. Пастбища отдельных видов рыб либо находятся в одном и том же районе, либо в разных, либо частично совмещаются, поэтому в формулу для вычисления напряженности пищевых отношений рыб вводится «g» — поправка на взаимное положение пастбищ. Чтобы получить величину поправки на положение пастбищ, надо

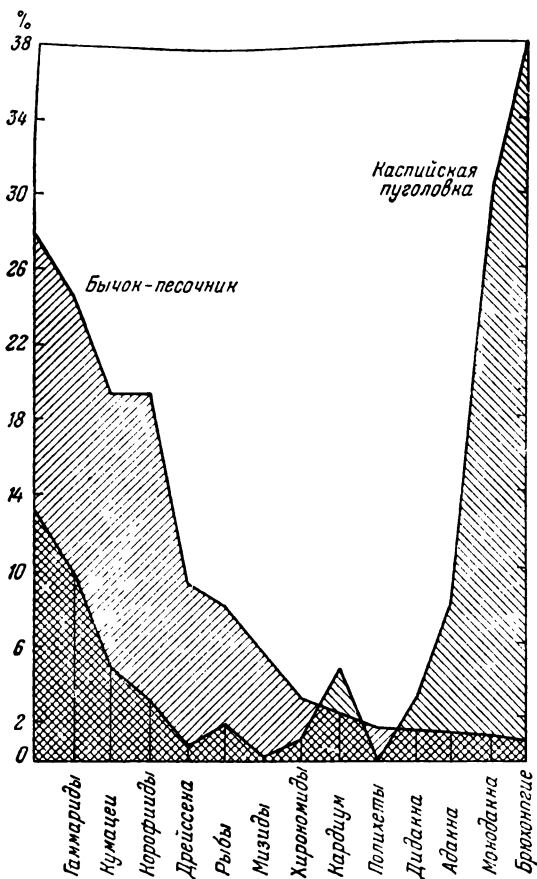


Рис. 12. Графическое определение степени сходства состава пищи двух рыб (рис. 54 из монографии А. А. Шорыгина, 1952)

определить, какую часть пастбищ, занимаемых двумя какими-либо видами рыб, занимают оба вида вместе. Так, например, поправка на взаимное положение пастбищ леща и воблы равняется 0,7, леща и осетра 0,4 и т. д.

Напряженность пищевых отношений рыб

В табл. 20, представляющей часть табл. 3 из работы А. А. Шорыгина (1948), показана величина напряженности пищевых отношений воблы и леща из-за кумацев и гаммарид и элементы, на основании которых эта величина подсчитана.

Расчет напряженности пищевых отношений между воблой и лещом

Пищевые организмы	Соотношение потребной и имеющейся пищи			Степень сходства пищи	Напряженность пищевых отношений	
	вобла	лещ	сумма		без поправки на пастбища	с поправкой на пастбища
Кумацен .	1,650	17,280	18,930	1,3	24,609	17,226
Гаммариды	0,560	0,713	1,273	1,4	1,782	1,247

На примере напряженности пищевых отношений воблы и леща из-за гаммарид Шорыгин показал, как были получены исходные данные для этой таблицы. Среднее количество воблы на 1 м² равнялось 5 г, средний суточный рацион воблы составляет 5,7% ее веса, следовательно, за сутки вобла съедала 0,286 г пищи с 1 м². Гаммариды составляли 1,4% пищи воблы, следовательно, вобла съедала 0,0039 г с 1 м². Биомасса гаммарид — 0,7 г/м²; следовательно, $\frac{100 \cdot a_1}{b}$ по гаммаридам для воб-

лы равняется 0,560. Так же получается $\frac{100 \cdot a_2}{b}$ для леща и сумма $\frac{a_1 + a_2}{b} \times 100$ для воблы и леща, равная 1,273. Степень сходства пищи воблы и леща по гаммаридам равняется 1,4; поправка на географическое положение пастбищ равняется 0,7. Произведение этих величин составит напряженность пищевых отношений между воблой и лещом в отношении гаммарид, равную 1,247. Таким же образом вычисляется напряженность пищевых отношений воблы и леща в отношении остальных организмов. Суммирование дает общую напряженность пищевых отношений воблы и леща в 1935 г. в среднем для всего Каспия, равную 58,69.

Подобным же образом Шорыгин вычислял напряженность пищевых отношений для остальных рыб Северного Каспия (Шорыгин, 1946). Этот же способ Шорыгин употребил и для вычисления напряженности пищевых отношений внутри вида. В этом случае формула имеет вид:

$$e = \frac{100a}{b} \cdot d \cdot g \text{ или } e = \frac{a}{b} \cdot 10^4,$$

так как g , т. е. поправка на пастбища равна 1, а d , т. е. степень сходства пищи, равна 100.

На примере воблы и леща А. А. Шорыгин (1946 а) показал сезонную динамику пищевых отношений, зависящую от сезонных изменений состава пищи и интенсивности питания рыб и

от сезонных миграций. Оказалось, что между элементами напряженности пищевых отношений имеются определенные закономерные связи, приводящие к тому, что в результате роста диспропорции между потребной и имеющейся пищей вобла и лещ переходят на потребление различных кормовых организмов, и степень сходства их пищи понижается, что приводит к ослаблению напряженности пищевых отношений.

А. А. Шорыгин (1948) проследил также годовую динамику пищевых отношений рыб различных видов. В 1941 г. по сравнению с 1935 г. понизилась величина кормовой базы и биомасса бентосоядных рыб, однако биомасса кормовой базы снизилась сильнее, чем биомасса рыб-потребителей. Вычисление суммарной напряженности пищевых отношений для двух лет дали почти сходные цифры: в 1935 г. напряженность пищевых отношений равнялась 2215, а в 1941 г.— 2161. Как показал Шорыгин, это объясняется тем, что в 1941 г. рыбы более равномерно использовали кормовую базу Северного Каспия, чем в 1935 г.; в результате этого слабые пищевые связи усилились, а сильные ослабли.

Согласно Шорыгину, между отдельными элементами пищевых отношений рыб существует строгая зависимость, ведущая к смягчению пищевых отношений. На рис. 13 показана схема динамики пищевых взаимоотношений двух видов рыб. В результате повышения интенсивности питания рыб, либо уменьшения количества пищевых организмов или повышения количества рыб-потребителей возрастает интенсивность потребления корма, и вместе с тем понижается обеспеченность пищей. Диспропорция между требующейся и имеющейся пищей ведет к понижению сходства пищи рыб-потребителей, так как они переходят на питание разными организмами. Вначале при переходе с излюбленной на заменяющую пищу расхождение в составе пищи компенсирует возрастающую диспропорцию между требующейся и имеющейся пищей, в результате чего величина напряженности пищевых отношений остается примерно на одном уровне. В дальнейшем, при возрастании диспропорции между требующимся и имеющимся кормом и увеличении напряженности пищевых отношений, происходит расхождение мест откорма. Согласно Шорыгину (1948), имеется три способа, обеспечивающих стабилизацию напряженности пищевых отношений при неблагоприятном соотношении между количеством потребителей и размерами их кормовой базы: 1) уменьшение степени сходства состава пищи рыб, т. е. переход различных рыб на различную пищу, 2) расхождение мест питания, 3) более равномерное использование кормовой базы. Этими же способами осуществляется и ослабление напряженности пищевых отношений и выход вида из обостренных пищевых отношений.

Данных о соотношении потребной рыбам и имеющейся на пастбище пищи очень мало, поэтому во многих работах по пищевым отношениям рыб пользуются только одним из показателей напряженности пищевых отношений, а именно степенью сходства состава пищи. Однако увеличение степени сходства состава пищи не во всех случаях может служить показателем усиления напряженности пищевых отношений, так как оно может явиться результатом повышенной урожайности какого-либо

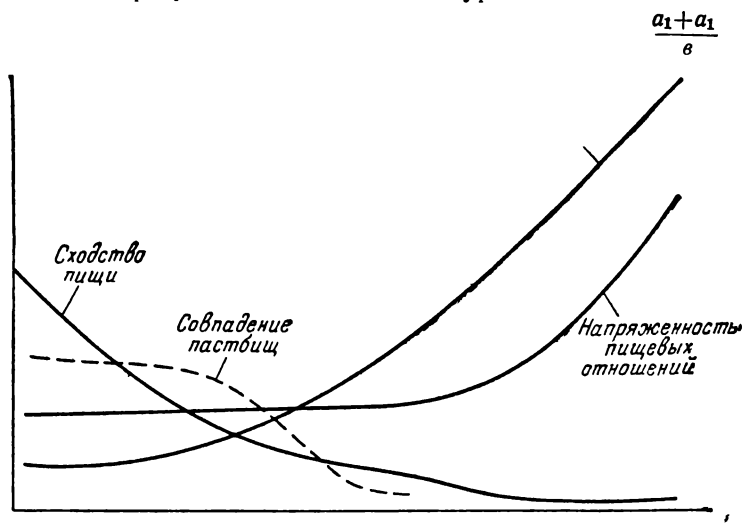


Рис.13. Обобщенная схема динамики пищевых отношений двух видов рыб (рис. 56 из монографии А. А. Шорыгина)

из кормовых организмов. В этом случае, наоборот, увеличение степени сходства состава пищи рыб будет отражать ослабление напряженности пищевых отношений. Чтобы по величине $C. П.$ -коэффициента судить о напряженности пищевых отношений, необходимо привлекать данные о состоянии популяции рыб, либо об условиях их откорма, т. е. данные о темпе роста и численности рыб, об интенсивности их питания, о количестве их кормовых организмов и т. д.

В Северном Каспии наблюдаются значительные сезонные колебания биомассы кормовых организмов под влиянием выедания рыбами. Это дало основание считать, что в 1935 г. в Северном Каспии имелся недостаток кормовых ресурсов для рыб. На основании сходства состава пищи воблы, леща и других рыб и предпосылки о недостатке кормовых ресурсов был сделан ряд выводов о сезонной динамике пищевых отношений воблы и леща и о сущности пищевых отношений воблы и других

представителей ихтиофауны Северного Каспия (Желтенкова, 1939). А. А. Шорыгин (1946а, 1952) сопоставил эти выводы с результатом исследования напряженности пищевых отношений, проведенного с помощью *С. Л.*-коэффициентов, и данных о соотношении потребности и имеющейся пищи и показал, что учет последней величины позволяет более глубоко проанализировать пищевые отношения рыб. Вместе с тем оказалось, что в ряде случаев степень сходства состава пищи рыб в сочетании с другими данными о биологии и откорме рыб может служить достаточно хорошим показателем напряженности пищевых отношений и достаточно точно отражает динамику пищевых отношений рыб¹².

Г. В. Никольский (1947, 1953) на примере рр. Или, Аму-Дарьи и Печоры провел детальный анализ закономерностей пищевых взаимоотношений пресноводных рыб. Оказалось, что среди рыб, относящихся к одному фаунистическому комплексу, напряженность пищевых отношений ниже, чем между рыбами, относящимися к различным фаунистическим комплексам. Рыбы, относящиеся к одному фаунистическому комплексу, вступают в противоречивые отношения из-за второстепенных кормовых объектов. Понижение напряженности их пищевых отношений осуществляется путем расхождения в главных объектах питания, а также в районах и сроках откорма. При соприкосновении представителей разных фаунистических комплексов

¹² О напряженности пищевых отношений большинство авторов судят по степени сходства состава пищи рыб, вычисляемой обычно по способу Шорыгина, либо по количеству пищевых компонентов, либо по сопоставлению данных о составе пищи рыб и составе их кормовой базы. Такие работы проводились в Баренцовом море Н. С. Петровой-Гринкевич (1944), в Тихом океане — Л. В. Микулич (1949, 1954), П. А. Моисеевым (1953), Л. Д. Андриевской (1957), в Балтийском море — М. В. Желтенковой (1954), в Курском заливе — А. К. Кублицасом (1957), А. Р. Вашкевичуте (1958), М. В. Желтенковой (1960); в Каспийском море, кроме А. А. Шорыгина, работы проводились М. В. Желтенковой (1939, 1939а, 1951), А. К. Саенковой (1947), А. К. Гейрих (1950), Б. Н. Элькиной (1952), И. К. Воноковым (1952), В. К. Красновой (1952), Я. А. Бирштейном (1952), в Аральском море — Г. В. Никольским (1940). Для рыб Оби и Енисея пищевые отношения исследовались Г. П. Романовой (1948, 1949), для Амура — М. Н. Лишевым (1950), для рыб эстуарных районов моря Лаптевых и дельты р. Лены — П. Л. Пирожниковым (1955), для Волги — В. Я. Панкратовой (1948), А. В. Лукиным (1949), Г. В. Аристовской (1954), на Рыбинском водохранилище — М. А. Чванкиной (1955), О. А. Ключаревой (1960). Г. Н. Рачинский (1954) и Г. Г. Таманская (1957) подобные работы проводили для рыбхозов. М. П. Сальдау (1953) при обсуждении вопроса об акклиматизационных мероприятиях основывает свои выводы на особенностях кормовой базы, питания и пищевых отношений рыб пресноводных водоемов различного типа. Исследований, где давался бы подсчет величин напряженности пищевых отношений, помимо работ А. А. Шорыгина (1952), мало. Насколько нам известно, подобные расчеты имеются только в работах А. К. Гейрих (1950) и Я. А. Бирштейна (1952).

может возникнуть обострение пищевых отношений из-за основных объектов питания. Так, в р. Или наблюдаются обостренные пищевые отношения между сазаном и балхашским окунем и маринкой. В результате столкновения представителей разных фаунистических комплексов, близких по своей экологии, может произойти, вследствие высокой напряженности пищевых отношений, вытеснение представителями одного комплекса членов другого.

Напряженность пищевых отношений в водоемах разных зон различна. В морях тропических зон напряженность пищевых отношений более высокая, чем в умеренных, что ведет к вытеснению многих генеративно-морских рыб в пресные воды.

П. В. Тюрин (1954, 1957), обсуждая вопрос о рациональном составе ихтиофауны озер и водохранилищ, указывает, что очень важным моментом для замещения одного вида рыб другими является численность вида и что причиной вытеснения во многих озерах промысловых рыб сорными является интенсивный вылов промысловых рыб.

В. С. Ивлев (1955) в аквариальных условиях провел детальное исследование влияния косвенных пищевых отношений на характер питания рыб и вскрыл механизм некоторых явлений, отмеченных Шорыгиным и Никольским при изучении пищевых отношений рыб в естественных условиях. Согласно Ивлеву, воздействие косвенных пищевых отношений на откорм рыб заключается в выедании кормовой базы одного вида другим (простые отношения) и в отпугивании и помехах, создаваемых рыбами друг для друга (осложненные отношения). Опыты ставились таким образом, что в аквариумы, где имелась пища различной плотности и состава, помещались рыбы в разных по соотношению видов и количеству особей сочетаниях, и через определенный срок учитывалось количество съеденной ими пищи.

Влияние косвенных пищевых отношений определялось по изменению величины рациона (показатель α), и по изменению состава пищи рыб (показатель β):

$$\alpha = \frac{r_0 - r_c}{r_0},$$

где r_0 — начальная величина рациона, r_c — величина рациона, наблюдаемая при косвенных пищевых отношениях.

$$\beta = \frac{\Sigma(\Delta E)}{n},$$

где ΔE — сдвиг в элективности рыбы по отношению к отдельным пищевым объектам: получается как разность между величиной элективности при наличии косвенных пищевых отношений и при отсутствии их; n — количество компонентов пищи, в отношении которых подсчитывается сдвиг элективности.

Ивлевым исследованы косвенные пищевые отношения рыб при однородном и разнородном составе рыб-потребителей (гомоконкуренция и гетероконкуренция, по Ивлеву), при разном составе их пищи (при моно- и полифагии) и при различном характере взаимного воздействия рыб (отношения простые и осложненные). Оказалось, что качественная сторона питания более лабильна, чем количественная, что напряженность пищевых отношений оказывается более высокой в системах, состоящих из рыб, относящихся к разным видам или различным размерным категориям, и что сдвиги величины рационов и элективности у хищных рыб оказываются ниже, чем у мирных. Последнее свидетельствует о более стабильных привычках питания хищных рыб.

Ивлев, на основании литературных данных, приводит ряд примеров вытеснения под влиянием осложненных пищевых отношений одного вида другим.

Исходя из количественных показателей пищевых отношений, разработанных Шорыгиным, К. В. Мартино и М. С. Карапеткова (1957) предложили показатель влияния одного стада рыб на другое¹³:

$$V_{n \rightarrow m} \cdot B = \frac{a_n}{a_m} \cdot D \cdot I_n I_m,$$

где $V_{n \rightarrow m} \cdot B$ — влияние пищевой конкуренции вида «*n*» на вид «*m*» при неизвестной кормовой базе B ; a_n, a_m — вес исследуемых рыб в промысловых или опытных уловах; D — сходство состава пищи исследуемых рыб (индекс С. П. Шорыгина); I_n, I_m — общие индексы наполнения кишечника.

Было определено влияние пищевых отношений для некоторых рыб Черного моря. Оказалось, что в ноябре 1954 г. в районе мыса Эмине влияние морской лисицы на калкана выражалось величиной 139,9 проконкалий, у калкана на морскую лисицу — 30,4.

Пищевая пластичность и пищевая активность рыб

При просмотре состава пищи каких-либо рыб и учете изменения этого состава в зависимости от времени или места обитания рыб оказывается, что состав пищи одних рыб является

¹³ Показатель, предложенный Мартино и Карапетковой, несомненно, представляет интерес, однако выдвинутое ими положение о постоянстве кормовой базы и постоянном наличии в водоеме достаточного количества корма ошибочно. Колебания кормовой базы известны для большого количества рыб, и самые колебания численности рыб в большой мере определяются колебаниями их кормовой базы.

более стабильным, состав пищи других рыб — более изменчивым. В литературе подчас встречаются указания, что тот или иной вид обладает высокой пищевой пластичностью.

А. А. Шорыгин (1939, 1952) дал биологическую интерпретацию этого явления и способ его количественного выражения.

При исследовании динамики пищевых отношений рыб также выяснилось, что состав пищи разных рыб в разной степени подвергается изменению. Различная степень изменения характера питания рыб была обнаружена и при изменениях их кормовой базы, неоднократно наблюдаемых в Северном Каспии.

Вместе с тем при сопоставлении организмов, составляющих излюбленную и главную пищу рыб Северного Каспия (стр. 96), выяснилось, что имеются рыбы, главную пищу которых составляют излюбленные организмы, как, например, осетр, и рыбы, у которых организмы, составляющие излюбленную и главную пищу, не совпадают, как например, вобла.

Сопоставление разной степени изменчивости особенностей питания рыб при изменении внешних условий — кормовой базы и количества потребителей корма — и сопоставление значения разных категорий организмов в пище разных рыб Северного Каспия (излюбленной, заменяющей, вынужденной пищи) привело Шорыгина к выводу, что следует различать два свойства, обеспечивающие виду выход из напряженных пищевых отношений, — пищевую пластичность и пищевую активность.

Под пищевой пластичностью А. А. Шорыгин (1939а, 1952, стр. 211) понимает способность рыб под воздействием разных факторов менять характер своего питания; под пищевой активностью — способность рыб сохранять наиболее свойственный им, при данном физиологическом состоянии, характер питания, несмотря на изменение состава кормовой базы и воздействие со стороны других потребителей того же корма.

Числовым показателем пищевой пластичности рыб является соотношение изменчивости состава пищи рыб и состава кормовой базы. Числовым показателем пищевой активности рыб является соотношение в пище рыб предпочитаемых и избегаемых организмов. Чтобы получить представление о степени пищевой пластичности какого-либо вида рыб берутся составы его пищи в разных районах и в разные сезоны и попарно сравниваются путем вычисления степени сходства (так же, как это делается при вычислении степени сходства состава пищи двух каких-либо видов). На основании такого сравнения получается ряд цифр, из которых вычисляется среднее; для воблы, например, имелось 66 таких цифр (Шорыгин, 1952, стр. 213). Средняя цифра совпадения состава пищи характеризует стабильность питания; чтобы получить пластичность питания, берется цифра, дополняющая полученную до 100. Однако, по-

сколькx одновременно с изменением состава пищи изменяется и состав кормовой базы, таким же способом вычисляется и степень пластичности кормовой базы (при этом, конечно, по кормовой базе используются данные для тех же сезонов и районов, по которым имелись данные по питанию рыб). Делением показателя пластичности питания на показатель пластичности кормовой базы определяется величина пищевой пластичности данного вида рыб (индекс *П. П.*, по Шорыгину).

Для вычисления пищевой активности учитывается значение в пище рыбы предпочитаемых и избегаемых организмов. Для этой цели вычисляются индексы избирания (см. выше стр. 94). На основании величин этих индексов устанавливаются: предпочитаемая пища (*И. И.* больше 1), безразличная пища (*И. И.* равен 1), избегаемая пища (*И. И.* меньше 1). Индексы избирания умножаются на процентное значение пищевых организмов в пище рыб. При этом индексы меньше 1 выражаются в целых отрицательных числах: $0,5 = -2$; $0,1 = -10$ и т. д. Полученные величины, характеризующие степень предпочтения или избегания отдельных организмов, суммируются по трем группам: отдельно предпочитаемые со знаком + (плюс), отдельно избегаемые со знаком — (минус), отдельно безразличные. Доля безразличных организмов в пище рыб Северного Каспия оказалась незначительной. Число, полученное для безразличных организмов, делится поровну между предпочитаемой и избегаемой пищей. Деление величины степени предпочтения организмов на величину степени избегания дает величину пищевой активности рыбы (индекс *П. А.*, по Шорыгину).

Таблица 21

**Пищевая пластичность и активность рыб и их пищевой потенциал
(по Шорыгину, 1939, табл. 106)**

Индекс	Судак	Осетр	Севрюга	Касп. пуголовка	Лещ	Бычок-песочник	Бычок-кругляк	Вобла
Индекс пищевой пластичности (<i>П. П.</i>)	1,4	1,9	1,9	?	1,1	1,2	?	1,4
Индекс пищевой активности (<i>П. А.</i>)	1062	527	92	50	42	18	9	4
Пищевой потенциал	1487	1001	156	?	46	22	?	6

Как видно из табл. 21, в Северном Каспии обитают три группы рыб: 1) рыбы, обладающие высокой пищевой пластично-

стью и высокой пищевой активностью,— судак, осетр, севрюга; 2) рыбы, обладающие высокой пищевой активностью, но малой пищевой пластичностью,— например, лещ; 3) рыбы, обладающие высокой пищевой пластичностью, но малой пищевой активностью,— например, вобла. Помимо этих трех групп рыб, теоретически мыслима четвертая группа, обладающая малой пищевой пластичностью и малой пищевой активностью. Рыб этой группы в Северном Каспии нет.

В табл. 21, кроме индексов пищевой пластичности и активности, показан «пищевой потенциал» рыб, представляющий произведение индексов пищевой пластичности и активности. Наиболее высоким пищевым потенциалом обладают осетровые рыбы и судак, наиболее низким — вобла.

Аналогично этому и в экспериментальных условиях выявилось различие «пищевого потенциала» у разных видов рыб. Согласно В. С. Ивлеву (1955), изученные им рыбы обладают различной «трофической потенцией». Термин Ивлева «трофическая потенция», судя по смыслу, идентичен термину Шорыгина «трофический потенциал». Наиболее активным видом оказался амиур, затем следуют в порядке понижения трофической потенции голубой окунь, карп, золотая рыбка. Показателем величины трофической потенции являлась величина сдвига рациона и элективности одного вида в присутствии другого. О величине сдвига элективности Ивлев судит по изменению состава пищи рыб и переходу рыб на потребление менее излюбленных кормов.

Величина пищевого потенциала в сочетании с величинами пищевой пластичности и активности в известной мере может служить указанием на то, как будут развиваться пищевые отношения рыб при ухудшении кормовых условий и при потреблении ими одних и тех же пищевых организмов.

Межвидовые пищевые отношения рыб в большой мере определяют их численность, поведение и улов. Г. В. Никольский (1949, 1953) и П. В. Тюрин (1954, 1957) показали значение межвидовых пищевых отношений в формировании ихтиофауны пресноводных водоемов. А. А. Шорыгин (1952) показал, что пищевые отношения рыб Северного Каспия сказываются на условиях их откорма и на темпе роста. Согласно А. Н. Световидову (1957), современное распределение сельдей, трески, наваги сложилось в известной мере под влиянием межвидовых отношений с другими видами рыб; в частности, высокая численность и видовое разнообразие сельдей Каспийского моря связаны с отсутствием в Каспии других пелагических рыб, питающихся теми же кормами, что и сельди. П. А. Моисеев (1953) объясняет относительно более высокий темп роста трески старших возрастов в Тихом океане, по сравнению с треской

Баренцова моря, особенностью их пищевых отношений и лучшей обеспеченностью пищей.

Формообразующая роль пищевых отношений чрезвычайно ярко проявляется на примере плотвы. Вид *Rutilus rutilus* L. отличается широким распространением и образует ряд как туводных, так и полупроходных подвигов. Плотве свойственна низкая пищевая активность и высокая пищевая пластичность, вследствие чего подвиды плотвы в каждом водоеме потребляют корм, наименее используемый другими видами рыб. В пресноводных водоемах таким кормом являются растения и планктон, в солоноватоводных участках внутренних морей — моллюски. При кажущемся различии характера питания всем видам плотвы свойствен очень широкий пищевой спектр, включающий, в зависимости от конкретных условий, всю, за исключением рыб, кормовую базу водоемов — от высшей растительности до моллюсков. Вместе с тем для каждого из подвигов плотвы, в зависимости от характера водоема, свойственно преимущественное потребление тех или иных организмов. Представилось целесообразным выделить для плотвы и воблы, как одного из подвигов плотвы, помимо излюбленной и главной пищи (см. стр. 95), типичную пищу (Желтенкова, 1949). Под типичной пищей понимается пища, обеспечивающая существование вида или подвида в целом в водоемах определенного типа при типичном составе кормовой базы и ихтиофауны. Типичной пищей туводных подвигов плотвы являются растения и ракообразные, полупроходных — моллюски. Типичной пищей северокаспийской воблы является дрейссена и монодакна, излюбленной — мизиды (Желтенкова, 1938, 1939, 1949); главная пища воблы претерпевает локальные и временные изменения и в ряде случаев состоит из растений и гидроидов или из кумацей и полихет. В 1935 г. главная и типичная пища воблы совпали, и пища воблы состояла в основном из моллюсков, в 1937 г., в связи с изменением условий откорма, в пище воблы резко возросло значение ракообразных (Желтенкова, 1951). В присутствии леща и осетра, обладающих большей пищевой активностью, чем вобла (Шорыгин, 1952), последняя потребляет крупных моллюсков (Желтенкова, 1951а, 1951б), в отсутствии леща вобла переходит на потребление мелких моллюсков и ракообразных (Желтенкова, 1951, 1951а).

Типичная пища откладывает отпечаток на морфологические и физиологические особенности рыб, и туводные подвиды плотвы, потребляющие планктон и растения, имеют конечный рот, а полупроходные, питающиеся моллюсками, — нижний рот.

В. С. Ивлев (1955), анализируя механизм косвенных пищевых отношений рыб, основное значение придает осложненным пищевым отношениям между видами, в основе которых лежат

взаимное отпугивание, помехи и т. д. Явление это очень существенно, и очень интересны сводка и интерпретация Ивлевым литературных данных. Однако простые отношения, в основе которых лежит оскудение кормовой базы одного вида вследствие использования ее другим видом, имеет, несомненно, большее значение, чем считает Ивлев. Представляется, что осложненные отношения взаимного отпугивания (и взаимного контакта) возникли как адаптация, помогающая избежать вредное влияние последствий простых отношений.

ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ РЫБ

Внутривидовые отношения организмов, как уже отмечалось, по существу противоречивы. Нахождение большого количества особей на пастбище ведет к более быстрому оскудению пастбищ, однако отыскание пастбища мощной стаей происходит быстрее, чем одиночной рыбой. Потребление одной и той же пищи и одинаковая реакция на нее особей одного вида гарантирует более быстрое обнаружение пищи стаей. С другой стороны, внутри вида имеется резкая дифференциация питания по этапам развития, полам, и т. д. Таким образом, внутри вида имеются случаи практически полного совпадения пищевых потребностей и случаи резкого расхождения состава пищи рыб.

Для выражения напряженности пищевых отношений внутри вида А. А. Шорыгин (1946а) предложил формулу, аналогичную применявшейся при вычислении напряженности пищевых отношений между видами:

$$e = \frac{100a}{b} \cdot 100; e = \frac{a}{b} \cdot 10^4,$$

где e — напряженность пищевых отношений; a — суточное потребление пищи; b — биомасса пищевых организмов.

Эта формула получена из формулы межвидовых пищевых отношений:

$$e = \frac{100(a_1 + a_2)}{b} \cdot d \cdot g \quad (\text{см. стр. 102}),$$

где g — представляет поправку на положение пастбищ и для рыб одного вида равняется 1; d — т. е. степень сходства для рыб одного вида принята равной 100.

Эта формула представляет внутривидовые отношения в чрезвычайно схематизированном виде и вместе с тем она дает неоправданно завышенную величину напряженности внутривидовых отношений, так как принимается максимальная степень совпадения состава пищи, т. е. 100, и максимальная степень

совпадения пастбищ, т. е. 1. Между тем и состав пищи и расположение пастбищ рыб различных этапов развития или разных возрастных групп различны. Соответственно этому и степень совпадения состава их пищи или совпадение их пастбищ равняется 0. Следовательно, в ряде случаев напряженность пищевых взаимоотношений внутри вида равняется 0, так как один из сомножителей в формуле напряженности пищевых отношений обращается в 0. Это показывает, что нет никакого основания считать, что во всех случаях в формулу внутривидовых отношений должно включаться 10^4 . Формула Шорыгина имеет граничное применение только в случае одновозрастной популяции, обитающей в ограниченном пространстве. Однако и в этом случае положение значительно сложнее, чем это выражено формулой и не может быть ограничено только числовой характеристикой напряженности пищевых отношений. В частности, из работы Г. Д. Полякова (1958) известно, что и внутри одноразмерной, одновозрастной популяции имеется чрезвычайно большая разнокачественность особей, ведущая к различию особенностей их питания.

Если из формулы Шорыгина для напряженности внутривидовых пищевых отношений исключить 10^4 , останется отношение: $e = \frac{a}{b}$. О отношение потребности рыбы к имеющейся представляет просто обеспеченность рыбы пищей и недостаточно для характеристики внутривидовых отношений.

При анализе внутривидовых пищевых отношений, например, отношений между отдельными возрастными группами, или полами вполне возможно пользоваться формулой Шорыгина, даваемой для межвидовых отношений. При интерпретации получаемых результатов, необходимо постоянно помнить о различии сущности внутривидовых и межвидовых отношений.

Г. В. Никольский (1949), детально проанализировал внутривидовые пищевые отношения рыб и показал, что внутри вида существует ряд приспособлений, обеспечивающих максимально полное использование видами кормовых ресурсов водоемов. Такими приспособлениями являются возрастные изменения питания, обеспечивающие расхождение состава пищи молоди и взрослых рыб, связанные с изменением в онтогенезе их морфологических особенностей. Лучшее обеспечение популяции кормом достигается также расхождением в составе пищи самки и самцов. У молоди наблюдается расхождение в сроках выклева из икры в сроках откорма, что также понижает напряженность пищевых отношений и увеличивает обеспеченность вида пищей. По мере роста рыб степень обеспеченности их пищей меняется, и для пресноводных рыб Никольский указывает следующую закономерность: рыбы, питающиеся в молодом

возрасте планктоном, а во взрослом — донной фауной, имеют лучшую обеспеченность в младших возрастах, так как в пресных водах относительное количество планктона выше, чем бентоса; рыбы, питающиеся в молодом возрасте планктоном, а во взрослом состоянии растениями и детритом, имеют лучшую обеспеченность пищей во взрослом состоянии; при переходе к полупроходному образу жизни, как это наблюдается у леща и воблы, обеспеченность пищей старших возрастных групп выше, чем младших, что объясняется относительно более богатой кормовой базой морских участков.

Т а б л и ц а 22

Изменение числа компонентов в пище рыб по мере их роста (по Никольскому, 1953)

Вид	Размеры,	Число компонентов в пище
Амурский чебак	5—10	2
	10—20	7
	20—30	8
	30—40	8
	Взрослые	12
Амурский подуст	1—2,5	6
	2,5—3,5	4
	3,5—4,5	4
	4,5—5,5	4
	5,5—8	4
	8—9	3
	9—10	2
Лещ Каспийского моря	Взрослые	2
	Молодь	12
	Взрослые	6

В табл. 22 показано изменение количества пищевых компонентов по мере роста рыб. Амурский чебак представляет пример рыб, питающихся в молодом возрасте планктоном, затем — донной фауной; амурский подуст питается в молодом возрасте планктоном, затем — детритом; молодь леща Каспийского моря питается в полоях планктоном, взрослый лещ кормится на богатых пастбищах Каспийского моря. Как видно из табл. 22, периоды высокой обеспеченности пищей совпадают с периодами понижения количества пищевых компонентов.

Плохая обеспеченность пищей молодежи ведет к повышению ее смертности; для взрослых рыб характерна способность переносить длительное голодание. В результате длительного недостатка пищи наблюдается снижение темпа роста, более позднее наступление половой зрелости и снижение плодовитости. Еще большее ухудшение условий питания ведет к истощению особей. Это понижает их способность избегать хищников, делает более восприимчивыми к болезням и эпизоотиям и менее устойчивыми к переживанию неблагоприятных абиотических условий — неблагоприятной температуры, солености, кислородного режима и т. д. У некоторых видов развивается каннибализм. О. А. Ключарева (1957) сделала сводку, показывающую широкое распространение у рыб каннибализма.

Положение Г. В. Никольского хорошо согласуется с данными экспериментальных исследований Ивлева, показавшего влияние голодания рыб на характер их питания (см. стр. 88) и на восприимчивость рыб к неблагоприятным факторам.

Согласно Никольскому, при хорошей обеспеченности пищей, все рыбы популяции одинаково хорошо питаются и растут. При понижении обеспеченности пищей питание становится разнообразным, а темп роста неодинаковым. Как видно на примере аквариальных наблюдений над американскими сомиками, при понижении обеспеченности пищей наблюдается расхождение в темпе роста, которое в пределе должно привести к гибели истощенных особей. В естественных условиях при понижении обеспеченности пищей наблюдается не только снижение темпа роста, но и значительная амплитуда изменчивости признаков. У сазана из озер, расположенных по Узбою, наблюдается, наряду с типичной формой, образование низкоспинной, длиннорослой с особым характером питания формы; образование новой формы, согласно Г. В. Никольскому (1953), возможно только в том случае, если изменившиеся особи смогут занять новую нишу.

Таким образом, использование общей кормовой базы представителями разных видов может привести к вытеснению одного вида другим, как это указывает Г. В. Никольский (1953), разбирая пищевые отношения между представителями разных фаунистических комплексов. Потребление общей кормовой базы представителями одного вида ведет к снижению темпа их роста, понижению плодовитости, переходу на каннибализм и гибели части особей. Однако вид при этом не гибнет. При повышении обеспеченности пищей темп роста и численность вида вновь увеличивается.

Высокая численность и биомасса вида благоприятны для его существования, так как позволяют осваивать широкий ареал и успешно противостоять влиянию со стороны других

видов, поскольку воздействие межвидовых пищевых отношений на многочисленный вид относительно ниже, чем на малочисленный. Это положение вытекает из сопоставления величин напряженности внутривидовых и межвидовых пищевых отношений, произведенного Шорыгиным (1946).

Вместе с тем существование и откорм рыб в стаях благоприятны для рыб, составляющих стаю, так как позволяют им более успешно добывать подвижный корм, отыскивать новые пастбища и уходить от врагов. У ряда рыб, ведущих стайный образ жизни, имеется, согласно Г. В. Никольскому (1955), специально «стайная» окраска, обеспечивающая им взаимную ориентацию при движении в косяке.

Н. В. Лебедев (1946, 1950) на примере хамсы Азовского моря, воблы Северного Каспия и некоторых других рыб показал, что рыбы образуют прочные группировки, названные им «элементарными популяциями». Рыбы одной группировки имеют сходную стадию зрелости половых продуктов, сходные размеры, темп роста, упитанность и, благодаря физиологическому сходству, общий характер поведения. Эти рыбы имеют одинаковый ритм питания, держатся на одном кормовом пятне вместе и переходят на новое кормовое пятно всей популяцией, не смешиваясь с рыбами других элементарных популяций. Наличие элементарных популяций смягчает напряженность внутривидовых отношений, а общность питания рыб, составляющих популяцию, обеспечивает им более быстрое отыскание кормового пятна.

Согласно В. С. Ивлеву (1955), напряженность пищевых отношений в гомогенных популяциях рыб меньше, чем в гетерогенных, чем и объясняется образование элементарных популяций Лебедева. Между возрастными группами одного вида имеется значительная напряженность пищевых отношений, отражающаяся на характере откорма мелких рыб и почти не влияющая на питание крупных. Однако и в этом случае показатели напряженности внутривидовых отношений оказываются ниже, чем межвидовых.

Ивлев приходит к выводу, что «характер отношений внутри вида, даже в случае кажущегося сходства с межвидовыми отношениями (например, при пожирании взрослыми ос брян молоди своего вида), всегда направлены к укреплению вида».

Таким образом, внутривидовые пищевые отношения по своему характеру противоречивы; эта противоречивость внутривидовых отношений должна учитываться при создании рационального рыбного хозяйства, в частности, при определении норм выпуска молоди из рыбхозов на морские участки, где она должна кормиться. Количество молоди должна находиться в соответствии с кормовой базой, чтобы обеспечить желаемый

темпа роста той или иной возрастной группы разводимых рыб. Однако при снижении кормовой базы снижение численности выпускаемой молодежи надо проводить осторожно, так как снижение численности промысловых видов может повлечь за собой повышение численности сорных видов. Чтобы этого не произошло, при расчете нормы выпуска молодежи в соответствии с мощностью кормовой базы необходимо учитывать соотношение напряженности внутри- и межвидовых отношений рыб.

* * *

Знание пищевых отношений рыб и изменения напряженности пищевых отношений позволяет более глубоко вскрыть закономерности, обуславливающие то или иное состояние популяций промысловых рыб и разработать ряд предложений, имеющих хозяйственное значение. Исследование пищевых отношений рыб Северного Каспия указало на желательность акклиматизации там червей (Шорыгин, 1952; Шорыгин и Карпевич, 1948) и показали зависимость темпа роста рыб от их пищевых отношений (Желтенкова, 1951; Чугунова, 1951; Шорыгин, 1952). Для рыб Арала (Никольский, 1940), р. Амур (Лишев, 1950а; Никольский, 1956), Азовского моря (Канаева, 1956) и других водоемов на основании исследования пищевых отношений указана желательность борьбы с сорными рыбами; для Балтийского моря указана желательность пересмотра минимального промыслового размера речной камбалы (Желтенкова, 1953).

Важность вопросов питания рыб, а следовательно и их пищевых отношений, указывается в работах по динамике численности рыб (Монастырский, 1952; Дементьева, 1953; Никольский, 1953).

Значение разработки вопроса о пищевых отношениях рыб еще более усиливается в настоящее время в связи с необходимостью рационального освоения измененного гидростроительством режима наших внутренних морей, а также в связи с необходимостью рационального освоения вновь создаваемых водохранилищ.

Пищевые взаимоотношения рыб должны учитываться при прогнозировании уловов промысловых рыб, при разработке схем реконструкции ихтиофауны, при определении масштабов воспроизводства.

Необходимой предпосылкой рационального использования кормовой базы водоемов является правильный, с точки зрения соотношений отдельных видов рыб и их возрастных групп, состав стада промысловых рыб. Для этого необходим детальный анализ величин напряженности внутри- и межвидовых отношений рыб.

В СССР основой разработки пищевых отношений рыб являются количественные данные о питании и кормовой базе промысловых рыб в конкретных естественных водоемах и аквариальные наблюдения, результат которых оценивается с точки зрения явлений, наблюдаемых в природных условиях, либо широкие экологические наблюдения.

В зарубежной литературе вывод о пищевых отношениях рыб делается на основании сравнения состава их пищи и состава кормовой базы в естественных условиях¹⁴.

В основе выводов о пищевых отношениях отдельных видов рыб между собой лежит качественный состав пищи рыб, полученный на основании оценки содержимого кишечника по встречаемости, по количеству экземпляров пищевых организмов, либо по условным единицам; в некоторых случаях проводится сопоставление с кормовой базой рыб, оцененной также по качественным показателям. Выводы обычно имеют вид общих констатаций наличия или отсутствия пищевых отношений рыб между собой.

Большое значение придается вопросам меж- и внутривидовых отношений в работах по динамике численности рыб, в разделах, посвященных обеспеченности рыб пищей (Beeverton a. Hoet, 1957). Однако, несмотря на стремление к глубокой математической разработке закономерностей таких явлений, как колебание численности популяций или отдельных возрастных групп промысловых рыб, колебания темпа роста, величины их смертности и пр., вопросы питания, обеспеченности пищей, а тем более пищевых отношений отражены обычно только с качественной стороны, в основу же проводимых расчетов обычно берутся без какой-либо критической оценки данные экспериментальных наблюдений, часто проведенных на других видах рыб. Чтобы постигнуть закономерности формирования популяций промысловых рыб и уметь наиболее рационально использовать природные ресурсы водоемов, необходимо глубокое изучение пищевых отношений рыб, проводимое как в естественных, так и в экспериментальных условиях и экологические, физиологические и биохимические исследования отдельных видов, связанных с питанием и пищевыми отношениями.

¹⁴ В качестве примера можно привести следующие работы: Brown a. Cheng, 1946; Hartley, 1948; Hynes, 1950; Kow, 1950; Schmidt — Nielsen, 1939; Plizka, 1953; Svördson, 1949; и др.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Глава V

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК РЫБ

ВВЕДЕНИЕ

В жизни рыб личиночный период играет большую роль и часто определяет запасы рыб, динамику численности поколений. Обеспеченность личинок пищей в водоеме составляет один из важнейших моментов биологии этого периода, вот почему необходимо знать характер питания личинок на разных этапах их развития и количественную оценку питания личинок.

В сравнении со степенью изученности питания взрослых рыб в естественных условиях изученность питания личинок рыб в тех же условиях сильно отставала, особенно в отношении личинок морских рыб. Это было связано с трудностью распознавания личинок рыб до вида. Но за последнее время усилиями русских ихтиологов В. И. Казанского (1925), И. И. Казановой (1958), С. Г. Крыжановского, Н. Н. Дислера, Е. Н. Смирновой (1953) и других были проведены значительные работы.

В то же самое время возросла степень изученности жизни рыб в наших водоемах, и стало ясно, что без знания биологии развития рыб, характера питания молодежи их нельзя решать такие кардинальные вопросы рыбного хозяйства, как динамика численности рыб в естественных водоемах и водохранилищах, составление прогнозов будущих уловов рыб при тех или иных условиях в водоеме, вопросы акклиматизации рыб и др. Поэтому у нас начали появляться работы по изучению качественного состава пищи у личинок с попыткой дать количественную оценку их питания (Амелина, 1937; Веригин, 1950; Логвинович, 1951; Чугунов, 1918 и др.).

Характеризуя питание личинок, большинство советских авторов вначале исходили из анализа состава пищи, обнаруженной в кишечнике различных размерных групп молоди, не увязывая характера питания с морфологическими особенностями и с экологией развития особей.

В зарубежной литературе имеется большое количество работ, посвященных вопросу питания личинок рыб (особенно сельдевых, камбаловых, тресковых и др.), в которых дается детальная характеристика состава пищи, иногда подсчет организмов в кишечнике, но без связи с развитием личинок (Lebour, 1918—1921; Hardy, 1924; Hessele, 1930; Wiborg, 1948).

Однако некоторые авторы все же отмечали, что характер питания молоди рыб зависит от величины рта, глотки или от размера раскрытия зева (Wiborg, 1948). В то же время известно, что большинство рыб в постэмбриональном периоде, с момента выхода из яйца и до взрослой особи, претерпевают большие изменения в развитии, причем развитие идет по этапам (Васнецов, 1948), при переходе с этапа на этап меняются морфологические, физиологические признаки, меняется экология и, естественно, характер питания.

В настоящей главе приводятся сведения о методике сбора и обработки материала для изучения питания молоди рыб, имея в виду молодь только личиночного периода, взятого по С. Г. Крыжановскому и др. (1953).

Крыжановский различает в жизни молоди рыб эмбриональный период, характеризующийся питанием желтком желточного пузыря, т. е. исключительно эндогенным питанием, затем личиночный период, характеризующийся переходом на самостоятельное питание внешней пищей (экзогенное питание), и мальковый период.

В начале личиночного периода у рыб часто еще имеются остатки желтка, и поэтому эти личинки питаются некоторое время смешанной пищей, т. е. экзогенно и эндогенно.

Личиночный период жизни характеризуется временными личиночными органами (например, непарная плавниковая складка без скелета и мускулатуры, наружное жаберное дыхание и др.) и отсутствием многих органов, характерные для взрослых рыб (например, брюшные плавники и др.). Личиночные органы исчезают с начала малькового периода, когда появляются уже некоторые характерные для взрослых рыб органы и функции (например, брюшные плавники и типичное жаберное дыхание), но иные органы еще могут отсутствовать (чешуя, каналы боковой линии) (Крыжановский и др., 1953).

По характеру питания мальки приближаются к взрослым особям. Обычно методика исследования питания мальков в естественных условиях совпадает с методикой исследований

питания у взрослых рыб, в связи с чем в настоящей главе речь идет только об исследовании питания у личинок, поскольку и питание, и методика изучения питания у личинок сильно отличаются от таковых у взрослых особей.

Понять закономерность смены питания у молоди рыб можно только при сочетании данных по питанию со знанием этапов развития рыб. Этапы развития молоди рыб определяются различными путями.

Во-первых, путем глубокого изучения морфологических изменений, особенно признаков, связанных с поведением (активностью) рыб, а также и при изучении изменений строения внутренних органов (кишечника и др.) (Васнецов, 1948, 1953; Труды ИМЖ, 1957).

Во вторых, этапы развития молоди рыб определяются при исследовании тех или иных физиологических особенностей (Олифан, 1945; Вернидуб и Гузева, 1950; Вернидуб, 1951; и др.).

В-третьих, поскольку с переходом от одного этапа к другому меняется также иногда и характер питания, некоторые исследователи подходили к определению этапности развития только путем изучения состава пищи (Логвинович и Фельдман, 1951).

И, наконец, в последнее время в тех случаях, когда при изучении питания личинок рыб отсутствовали данные по этапности развития их, некоторые авторы исходили из тех экологических данных, которые обычно имеются в распоряжении биологов, т. е. из сведений об условиях существования молоди: районов, зон обитания, глубин, прогрева воды, грунтов, течений, солености и т. д. Кроме того, при определении этапов развития молоди рыб привлекались данные об изменениях морфологии внешнего вида (без глубокого анализа), особенно тех, которые связаны с поведением (активностью) рыб, а также сведения об изменениях строения внутренних органов, особенно связанных с питанием, и, наконец, данные о смене пищевых организмов, с учетом поведения как самой молоди, так и с учетом биологии самих кормовых организмов (Владимиров, 1953; Бокова, 1954, 1955 а, б).

Обычно в начале активного питания большинство личинок рыб питаются фитопланктоном (диатомовыми, сине-зелеными водорослями), простейшими (инфузориями) и мелким зоопланктоном (коловратками, науплиусами, копепоидными стадиями копепод, молодью кладоцер) и впоследствии переходят на относительно более крупную пищу из взрослых копепод и кладоцер и др.

Чтобы понять закономерность смены питания личинок рыб, необходимо также иметь представление о наличии и ха-

рактуре пищи для них в окружающей среде. Поэтому одновременно с изучением питания личинок рыб исследуются кормовая база личинок для разных этапов их развития, концентрация кормовых организмов, их биологии и т. д.

Когда изучение питания рыб проводится параллельно с исследованием качественного и количественного распределения личинок в водоеме, то можно легко отбирать материал для исследования питания личинок. Если такие исследования не проводятся, то все равно при отборе материала для анализа питания личинок необходимо просматривать всю пробу, чтобы при отборе материала не упустить тех личинок, которые могут характеризовать питание в переходные моменты между этапами, что представляет особый интерес. В это время, как известно, происходит и максимальная перестройка организма, в том числе и изменение характера питания (Бокова, 1954; Васнецов, 1948).

Нельзя также рассматривать питание личинок рыб вне связи как с абиотическими условиями среды, так и с биологическим окружением их. Поэтому при сборе материала по питанию одного вида рыб необходимо учитывать также и личинок других видов рыб, а также взрослых особей (спутники).

МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ЛИЧИНОК РЫБ

Орудия лова

Методика сбора материала по питанию личинок рыб зависит от типа икротетания рыб данного вида и экологии развития молоди. Сбор пелагических личинок обычно проводится большими икорными сетями, ринг-тралом; для донных и придонных личинок следует пользоваться орудиями лова, идушими по дну или над дном; в зависимости от грунта можно употреблять бим-трал и другие орудия лова, описания которых можно найти в инструкциях В. Г. Богорова (1947), Т. С. Расса (1933, 1939), а также икорными сетями, поскольку личинки некоторых донных и придонных рыб могут мигрировать к поверхности и тогда их можно облавливать икорными сетями.

В прибрежной полосе, на малых глубинах, в лиманах, кутах и т. д. сбор личинок проводится с лодки или без лодки малой икорной сетью (диаметр обруча 50—56 см), сачком, скребком, мальковой волокушей, в куток которой вложен крупноячеистый газ (№ 140), употребляемый и для других орудий лова личинок.

Сборы кормовых организмов личинок рыб проводятся: по фитопланктону — батометром Руттнера или другой системы,

по зоопланктону — планктонной сетью или планктоночерпачком, по бентосу — дночерпачком. Описание методики сбора дано в соответствующих работах, указанных на стр. 20 данного руководства.

Этикетирование и запись в журнале

При ловле личинок рыб необходимо записывать место облова, орудие лова, время, длительность облова, глубину, грунт, температуру, волнение, ветер и другие данные, характеризующие среду, в которой личинки обитают. Запись в журнале необходимо вести тщательно. Этикетка заполняется несмываемой тушью или жестким карандашом, высушивается, свертывается трубочкой и помещается под пробку той посуды, в которой фиксируется материал.

И в журнале и на этикетке (табл. 2 и 3) обязательно отмечается — фиксируется ли вся проба из облова личинок рыб тем или иным орудием лова или только часть пробы. Деление пробы происходит с применением «разделителя Гарбера» (Богоров, 1947) или, если проба большая, путем измерения ее фарфоровым стаканом или какой-либо другой посудой.

Посуда, фиксация и хранение материала по питанию личинок рыб

В качестве посуды для сбора материала служат банки, пробирки (лучше с плоским дном), бюксы. Фиксацию необходимо производить немедленно после поимки, особенно при высокой температуре, так как личинки быстро разлагаются, что особенно отражается на результатах исследования питания.

Личинки рыб фиксируются 2—3-процентным формалином. Для получения 2-процентного формалина берут 0,5 части продажного формалина (40%) на 9,5 частей морской или пресной воды (т. е. на 100 частей имеется 20 частей формальдегида и 80 частей воды). Для подросших личинок (размером больше 12 мм) проба сначала кладется в раствор крепкого формалина в плоский кювет или кристаллизатор на 2—3 мин. для того, чтобы личинки не деформировались, а затем переносится в банки или пробирки и фиксируется 2—3-процентным формалином. Некоторые исследователи прибавляли поваренную соль (NaCl) — 1 чайная ложка на 1 литр раствора.

Мелкие пробирки с материалом целесообразно класть в большую банку и заливать формалином (2—4-процентным). Для того чтобы материал предохранить от высыхания, необходимо заливать посуду с материалом воском или менделеевской замазкой и хранить ее в прохладном месте.

Инструментарий для обработки пробы при изучении питания

При обработке материала для анализа пробы на питание личинок рыб, а также при исследовании состава пищи необходимо иметь тонкую кисточку, тонкий пинцет и очень тонкие препаровальные иглы — энтомологические, просто тонкие иглы или вместо них грубый волос, впаянный в стеклянную трубку. Для отбора личинок, подлежащих вскрытию, удобно пользоваться маленькими чашками Петри, кристаллизаторами, вообще любой стеклянной посудой малых размеров.

МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ЛИЧИНОК РЫБ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ИХ РАЗВИТИЯ

Прежде чем приступить к вскрытию кишечника личинок для анализа питания, необходимо произвести некоторую обработку их. Все данные по условиям обитания личинок рыб, времени поимки, орудиям лова, предварительной обработке их (длина, вес личинок, описание их общего вида), а также результаты анализа вскрытий личинок должны быть записаны на карточке отдельно для каждого экземпляра (табл. 23). В зависимости от цели и задачи исследований форма карточки, конечно, может меняться.

Измерение общей длины тела личинок рыб

Прежде чем измерить длину тела личинок рыб, необходимо установить, какую длину мы принимаем у личинок за длину тела, имея в виду всегда фиксированный материал. Для мелких личинок рыб (длиной 2,5—4 мм) необходимо производить измерения под биноклем, с применением окуляр-микрометра; для личинок большего размера можно применять штангенциркуль или миллиметровую бумагу.

До настоящего времени длина тела личинок измерялась от начала рыла до конца плавниковой складки или до заднего конца тела. Целесообразнее длину тела личинок измерять от конца головной части тела (хотя бы еще малооформленной) и до конца хорды, не учитывая плавниковую складку (рис. 14).

Взвешивание личинок

При изучении питания личинок рыб в естественных условиях перед вскрытием необходимо их взвешивать. Взвешивание личинок можно производить массовое — в количестве 50—100 штук одного размера. Личинки предварительно подсушиваются

на фильтровальной бумаге, после чего без промедления помещаются в бюксы, предварительно взвешенном, и вместе с ним взвешиваются. Взвешивание в бюксе предохраняет личинок от чрезмерного высыхания, особенно в случае высокой температуры в лаборатории. Взвешивание в бюксе можно производить на торсионных весах; на торсионных весах можно взвешивать предварительно обсушенных личинок, не помещая их в бюксы.

В переходные моменты между этапами личинки одного и того же размера, но не одинаковой степени развития имеют различный вес, и тогда важно произвести некоторое количество индивидуальных взвешиваний (не менее 10).

Вскрытие личинок рыб для анализа пищи в их кишечнике

Вскрытие личинок для выделения пищи из кишечника проводится обычно под бинокуляром при помощи тонких препаровальных игл. Выделенная пища определяется по возможности до вида, причем каждый организм измеряется при помощи

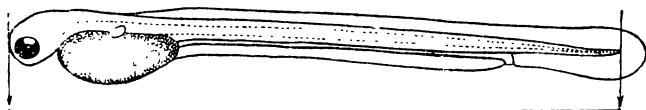


Рис. 14. Измерение личинок рыб (личинка салаки).

делений окуляр-микрометра. Измерение пищевых организмов производится для того, чтобы представить, с одной стороны, предельный размер пищи, которую личинки могут захватывать на том или ином этапе развития с учетом развития ротового аппарата, с другой стороны, для того, чтобы впоследствии, при учете размера пищи и стандартных весов ее компонентов, получить реконструированный вес пищевого комка (Богоров, 1934).

Для одной размерной группы рекомендуется вскрывать не менее 20—25 личинок, считая только те личинки, в кишечнике которых имеется пища. Дело в том, что на самых ранних этапах развития молодь при переходе на активное питание не сразу начинает питаться, а возможно, и не всегда находит в достаточном количестве свойственную ей пищу соответственно ее морфологическим (развитие ротового аппарата, плавников и т. д.) и физиологическим особенностям. Например, у сельдевых на ранних этапах развития наблюдается огромный процент

пустых кишечников: у азовской тюльки — 90%, у хамсы — 81%, у *Clupea harengus* — 87%. Поэтому на самых ранних этапах в некоторых случаях приходится удовлетворяться 10 экземплярами личинок, в кишечнике которых имеется пища. Но по мере роста процент личинок с пустым кишечником уменьшается и на этапе малька он чрезвычайно мал или равен нулю. Например, у личинок азовской хамсы (по данным 1950—1951 гг.) длиной 3,5—15 мм процент пустых кишечников равен 79, у личинок длиной 15—25 мм — 56, а у мальков и сеголетков пустые кишечники отсутствуют.

Подсчет и измерение пищевых организмов рыб

При анализе пищи в кишечнике личинок рыб необходимо получать данные не только о видовом составе пищевых организмов, но и о количестве экземпляров и об их размерах. Большинство личинок рыб на самых ранних этапах развития питаются мелким фито- и зоопланктоном, в основном инфузориями, коловратками, науплиальными и копеподитными стадиями копепоид, молодью кладочер и т. д. На ранних этапах развития подсчет пищевых организмов проводится обычно во всем пищевом комке, но с ростом личинок и увеличением пищевого комка рекомендуется для облегчения проводить подсчет определенной части пробы (0,5; 0,25 и т. д.) в зависимости от величины пищевого комка. Измерение пищевых организмов производится по возможности так же, как и при анализе проб, полученных непосредственно из водосема для характеристики кормовой базы, так же, как и при получении стандартных весов.

Вес пищевого комка у личинок

При изучении питания у личинок рыб обычно пользуются реконструированным весом, когда по имеющимся стандартным весам отдельных организмов определяется вес всего пищевого комка. Применение реконструированных весов обуславливается ничтожным весом пищи у личинок рыб, особенно на ранних этапах их развития.

Следует учесть, что при восстановлении веса по целым организмам вес пищи личинок приравнивается как бы к моменту, когда она была только что съедена, без учета скорости переваривания, и поэтому неизвестно, какой процент составляет пища в кишечнике от первоначально съеденной в момент поимки личинок рыб. Таким образом, мы получаем вес той пищи в кишечнике, которая взята личинкой из водоема без учета времени на переваривание. Однако мы пользуемся реконструированными весами при исследовании питания у личинок рыб,

заранее зная, что пользуемся несколько завышенным весом пищи в их кишечнике. Когда мы имеем дело с однородной пищей в кишечнике личинок рыб (например, при вскрытии 100 штук личинок кильки Балтийского моря пища состояла только из одного вида планктонного рачка *Eurytemora*), то можно пищу личинок одного и того же этапа и размера, пойманных при одних и тех же условиях, взвешивать групповым методом, т. е. смешивать пищу всех вскрытых личинок (вскрывается не менее 10 личинок), потом делить на количество вскрытых экземпляров. Такой метод — получения фактического веса пищевого комка — применялся некоторыми авторами (Кузнецова, 1952) при исследовании питания личинок воблы размером 18—24 мм; при исследовании же пищи более мелких личинок (до 10 мм длины) смешивание пищи затруднительно из-за микроскопических доз этой пищи, возможности потери ее, так как с мелкими личинками все операции проводятся под биноклом.

Стандартные веса пищевых организмов

Самое лучшее получать стандартные веса пищевых организмов непосредственно на материале, взятом одновременно с личинками рыб. Однако получение весов, — очень трудоемкая работа, и потому часто пользуются стандартными весами, полученными даже в других водоемах. Вопрос о стандартных весах мелких водных беспозвоночных наших водоемов стоит очень остро, часто тормозя исследование количественного учета биомассы зоопланктона, зообентоса, а также количественное изучение питания личинок рыб в наших водоемах.

По морским планктонным формам стандартные веса приводятся в работах В. Г. Богорова и Е. Н. Преображенской (1934) и В. А. Яшнова (1934) — для Баренцова моря, Е. А. Лубны-Герцык (1953) — для Охотского моря, Л. М. Баркаловой (1940), Р. В. Ключарева (1948), А. П. Кусморской (1948), Г. И. Миронова (1940), Т. С. Петипа (1957) — для Черного моря, Н. Н. Харина (1948), Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954) — для Азовского моря, Таганрогского залива и бассейна Дона, Л. Г. Амелиной (1937), А. П. Сушкиной (1940), А. Ф. Зиновьева (1937), Б. Н. Элькиной (1952) — для Каспийского моря и бассейна Волги, Н. Л. Лукониной (1957, 1960) — для Аральского моря; для пресных водоемов других районов СССР — в работах С. Н. Уломского (1951, 1955, 1958, 1958а, 1959), И. А. Киселева (1956), Л. П. Брагинского (1957), Е. А. Яблонской (1955), В. В. Дукиной (1957), Е. В. Бо-руцкого (1958, 1960, 1960а) и др.

Вычисление индексов наполнения кишечника у личинок рыб

При исследовании питания личинок рыб в естественных условиях для количественной оценки их питания, так же как и при изучении питания взрослых рыб, применяется индекс наполнения кишечника (см. гл. II, стр. 45). Но употребление этого индекса возможно только в том случае, если оперируют с фактическими весами пищевого комка, полученными непосредственным взвешиванием содержимого кишечника, а не с реконструированными (восстановленными) весами. Вычисленные индексы по реконструированным весам, как указывалось выше (стр. 46), не могут расцениваться как индексы наполнения кишечника.

Значение индексов наполнения кишечника у личинок рыб при изучении питания несколько ограничено, поскольку мы не знаем степени переваримости пищи и, к сожалению, в настоящее время не имеем показателей о скорости переваривания у личинок рыб на разных этапах их развития, о действующей силе ферментов у молоди. Но все же такой показатель, как индекс наполнения кишечника у личинок более объективен, чем обозначение наполнения кишечника у личинок словами «много», «мало» или баллами, потому что невозможно дать количественную оценку любой закономерности, хотя бы в первом приближении, без цифровых показателей.

Для оценки значения отдельных компонентов в пище личинок употребляются частные индексы наполнения кишечника, полученные по тому же принципу, что и общие индексы, только для каждого компонента отдельно, или употребляется процент от веса всей пищи в кишечнике, принятой за 100%, падающий на тот или иной вид пищи.

Общий индекс наполнения кишечника у личинок рыб на ранних этапах развития рекомендуется получать с учетом не только всех исследуемых рыбок, но также с учетом только питающихся личинок. Общий индекс наполнения кишечника личинок, полученный на основании только тех личинок, в кишечнике которых была пища, дает представление о характере питания на том или ином этапе развития самой личинки, при учете же всех вскрытых личинок мы получаем представление о подготовленности личинок к активному питанию на самых ранних этапах развития, об их обеспеченности пищей.

Частота встречаемости компонентов пищи (в %)

Под частотой встречаемости той или иной пищи (в %) подразумевается частное, полученное от деления числа случаев попадания данного организма в желудке на общее число вскры-

тых желудков с пищей. Встречаемость данного компонента в пище личинок (в %) не отражает истинной картины характера питания, потому что иной вид пищи встречается всегда, но в единичных экземплярах и фактически не является основой питания, хотя может дать большой процент по встречаемости, и т. д. Но в некоторых случаях при наличии общих индексов наполнения кишечника у личинок рыб важно иметь представление и о частоте встречаемости компонентов пищи.

Вообще по вопросам питания личинок рыб не может быть абсолютно одинаковой методики исследования. Необходимо всегда прежде всего продумать ту цель и задачу, которые исследователь ставит перед собой, и только тогда можно определить методику изучения данного вопроса. При этом каждый исследователь должен критически, но вместе с тем и творчески подходить к опыту, накопленному предыдущими учеными в этой области.

Глава VI

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ХИЩНЫХ РЫБ

К хищным рыбам обыкновенно относят тех рыб, которые в основном питаются рыбами. Как правило, в пищевой спектр этой группы входят также и крупные беспозвоночные, относящиеся к бентосу. По преобладанию в пище рыб или беспозвоночных хищников подразделяют на две группы: типичных хищников, в питании которых доминируют рыбы, и факультативных, т. е. «необязательных хищников», которые в зависимости от условий обитания потребляют значительное количество беспозвоночных организмов.

Рыбы, относящиеся формально к одному типу питания, т. е. являющиеся «принципиальными» хищниками, могут в зависимости от способа добывания пищи иметь различные рационы и кормовые коэффициенты. Во многих случаях способ добывания пищи, как признак для характеристики вида, выступает на первый план, оставаясь по большей части постоянным, в то время как спектр питания у большинства видов рыб меняется в зависимости от места обитания и сезона.

По способу добывания пищи среди хищников можно наметить следующие группы:

I. Хищники, ведущие донный образ жизни и подстерегающие добычу. Как правило, они маскируются и хватают добычу на расстоянии, не требующем для этого значительного перемещения. Сюда относятся рыбы как зарывающиеся в грунт (камбалы, *Trachinus*, *Uranoscopus* и т. д.), так и неподвижно лежащие на различных субстратах — среди зарослей, на песке, на камнях и т. д. (бычки, сомы, ерши).

II. Хищники, подстерегающие добычу, но с дном не связанные. Как и первая группа, маскируются, сливаясь окраской с окружающей средой. Бросаясь из-за укрытия на добычу, нередко преследуют ее на значительное расстояние. Большая часть

из них являются хорошими пловцами. В основном эта группа характерна для пресных вод (щука, судак и т. д.).

III. Хищники литоральной зоны. Активно разыскивают и преследуют добычу. Большую часть года держатся вблизи дна. Охотно питаются и бентосом (белуга, осетр, пикша и т. д.).

IV. Хищники пелагической зоны. В морях держатся главным образом вдали от берегов, в толще воды. Хорошие пловцы. Преследуют преимущественно мелких пелагических стайных рыб (скупбриевые, луфари, саргановые, хищные сельди). Из пресноводных рыб к этой группе относятся некоторые представители семейства карповых: жерех, чехонь.

СПЕЦИФИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ХИЩНЫХ РЫБ

Основным вопросом при изучении питания рыб является определение взаимоотношения между промысловыми объектами и кормовой базой. При изучении питания хищных рыб нужно не только определить существующие взаимоотношения, но и дать им хозяйственную оценку.

В питании хищников, как указывалось, преобладают различные виды рыб, из которых многие совершают значительные миграции, что определяет резко выраженную сезонную динамику питания хищников.

Пищевые отношения не могут быть ограничены отношениями только между отдельными видами хищников, но в различной степени затрагивают ихтиофауну водоема в целом.

Большинство хищных рыб по своему поведению, способу добывания и характеру потребления пищи отличаются от других рыб. Многие виды хищников не образуют постоянных больших скоплений. Питаются они относительно крупными организмами, заглатывая их преимущественно целиком, что определяет видовой и возрастной состав ихтиофауны, за счет которой происходит откорм хищников.

Все приведенные особенности в биологии питания хищных рыб необходимо учитывать при разработке методики исследования их питания.

Для выяснения хозяйственного значения хищников необходимо в первую очередь получить данные об их годовом потреблении (годовой рацион) и установить в нем фактическое значение отдельных видов рыб.

Потребление относительно крупных пищевых организмов и сравнительная длительность их переваривания делают невозможным определение их весового значения в рационе хищника по весу отдельных сохранившихся фрагментов. Ввиду этого веса остатков, обнаруженных в пищевом тракте организмов, независимо от степени их разрушения, следует перечислить (вос-

становить) на их живой вес. Восстановление живого веса организма, как указывалось в общей части руководства, проводится у слабо переваренных организмов по их длине, а у сильно переваренных — по отдельным сохранившимся фрагментам. У рыб дольше всего сохраняются кости головы. У карповых определение и измерение лучше всего проводить по глоточным костям, а у остальных видов — по нижнечелюстным.

При анализе содержимого пищеварительного тракта проводится определение степени разрушения каждого организма, для чего необходимо установить скорость переваривания пищи. Обладая этими данными, можно определить и время потребления пищи, и ритм питания.

При изучении питания хищных рыб наиболее рационально пользоваться материалом, собранным как в естественных условиях, так и в эксперименте. Такой метод исследования получил название комбинированного. При изучении питания хищников в основу должны быть положены материалы, собранные в природе, которые позволяют судить о динамике видового и возрастного состава потребляемых организмов. Наблюдения же в эксперименте позволяют разрешить ряд отдельных вопросов: скорость переваривания, характер разрушения пищевого комка и т. д.

Большая изменчивость численности, видового и размерного состава кормовой базы хищных рыб требует от исследователя:

1) проводить возможно более частый анализ питания (желательно не реже одного раза в пятидневку). При таком детальном анализе можно значительно сократить число особей в каждой пробе;

2) вести наблюдения за составом всей ихтиофауны водоема, изучая по возможности биологию отдельных видов. При этом следует использовать имеющиеся промысловые и литературные сведения;

3) собирать сравнительные данные по условиям откорма **хищных рыб** за годы наблюдений, включая и данные по гидрологическому режиму изучаемого водоема.

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ХИЩНЫХ РЫБ

Хищники, независимо от их систематического положения, имеют в строении пищеварительного тракта ряд отличий. Рассмотрим некоторые из них.

Положение, форма и величина рта непосредственно зависят от характера и способа потребления пищи.

Обычно хищники заглатывают добычу целиком. Большинство из них обладает большим ртом, независимо от его формы

и положения. В связи с особенностью биологии питания хищники имеют специфические черты строения всего глоточного аппарата, ширину глотки и пределы движения верхних челюстей.

Для первой группы, донных и малоподвижных хищников, характерны следующие адаптивные черты в строении глоточного аппарата (Андряшев, 1944).

1. Большой, умеренно выдвигной рот, раскрытие которого приводит к резкому увеличению ротовой полости.

2. Вооружение жаберно-ротовой полости острыми шипковидными зубами, щеткообразно покрывающими челюсти, сошник, нёбные, а также глоточные площадки и бугорковидные жаберные тычинки.

3. Большая подвижность верхнеглоточных площадок и отчетливо выраженная контрактурная пауза с перехватом нижнеглоточных.

А. П. Андряшев (1944) следующим образом описывает процесс захвата пищи типичным хищником первой группы — морским ершом (*Scograena porcus* L.): «Черноморский морской ерш обладает очень большим выдвигным ртом. Способность при его раскрытии значительно увеличивать объем ротовой полости обеспечивают ершу исключительно мощный засос воды при хватательном движении, с которым добыча резко вытягивается в ротовую полость. Здесь она удерживается мелкими и острыми зубами челюстей, сошника, нёба и ориентируется для заглатывания при помощи шиповатых жаберных тычинок. Цикл движения глоточного аппарата происходит по обычной для хищника схеме, т. е. в захвате и постепенном проталкивании крупной добычи в глотку, где во время контрактурной паузы происходит удерживание добычи и затем дальнейшее ее продвижение в глотку благодаря значительному продольному сдвигу верхнеглоточных площадок».

Укажем, что мощный засос воды при хватательном движении вызывает у многих хищников специфически громкий звук, который рыбаками называется клекот. По этому характерному звуку можно обнаружить места кормежки скопившегося сома. Звук этот привлекает других хищников, на чем и основан лов сома на «клекот»¹⁵.

Отношение горизонтальной ширины глотки в процентах к длине головы достигает у хищников первой группы в среднем 46% (у морского ерша от 40 до 58%), тогда как у мирных рыб оно колеблется в пределах 16—24% (в среднем — 20%).

Значительным горизонтальным растяжением глотки обладают и хищники других биологических групп. Так, у луфаря

¹⁵ «Клекот» — сделанная из дерева колотушка, издающая щелкающий звук, напоминающий сомовый клекот.

(*Pomotomius saltatrix* L.) горизонтальное растяжение глотки в среднем составляет 43% длины головы. А. П. Андрияшев (1945) отмечает у луфаря крупные складки в стенках глотки, что обеспечивает возможность ее сильного растяжения при заглатывании крупной рыбы.

Большим ртом отличаются и пресноводные хищные рыбы (щука, судак, налим), а также немногочисленные хищники сем. Cyprinidae — жерех (*Aspius aspius* L.) и чехонь (*Pelecus cultratus* L.). У большинства хищных рыб в ротовой полости — на верхних и нижних челюстях, а также на сошнике, нёбе и языке — имеются зубы. Челюсти некоторых видов вооружены острыми сильными зубами клыковидного типа, загнутыми внутрь и расположенными в один ряд (судак, щука). Мелкие, шипковые зубы обычно расположены широкой полосой на сошнике, нёбе и языке, образуя большую трущую поверхность (сом).

Обычно функция зубов ограничивается удержанием пойманной добычи. Никакой первоначальной обработке в глоточном аппарате этой группы рыб пища не подвергается.

Зубы сменяются в течение года. Обычно позади старого зуба вырастает новый, заменяющий его. По данным В. М. Калганова (1949) и К. Р. Фортунатовой (in literis), смена зубов у хищников происходит круглый год и на интенсивность питания хищника не влияет.

У хищников, относящихся к сем. Cyprinidae (жерех, чехонь), зубы на челюстях и других костях отсутствуют. У них, как и у остальных карповых, зубы имеются только в глотке, на верхних и нижних отделах жаберных дуг. Глоточные зубы хищных карповых рыб — двухрядные, тонкие, удлиненной формы. У хищников, обладающих глоточными зубами, обработка пищи начинается уже в глотке, где она, в той или иной степени, раздробляется при помощи глоточных зубов и поступает в пищевод уже в значительно деформированном состоянии.

В строении пищеварительного тракта хищных рыб наблюдается большое разнообразие. Пища из глотки через пищевод попадает либо в желудок, который у большинства хищных рыб хорошо выражен, либо, за отсутствием такового, прямо в кишку. Длина пищеварительного тракта у хищников короче, чем у «мирных» рыб.

У хищников, обладающих желудком, переваривание пищи происходит в желудке, при этом в нем перевариваются не только мышцы, но в основном и кости, и в кишечник поступает лишь сильно переваренная, неопределенная масса. Анализ питания этой группы рыб следует проводить только на основании просмотра содержимого желудка.

У хищников, не обладающих четко выраженным желудком, процесс переваривания протекает во всем пищеварительном канале. При анализе питания этих рыб просматривается содержание всего кишечника, который принято подразделять

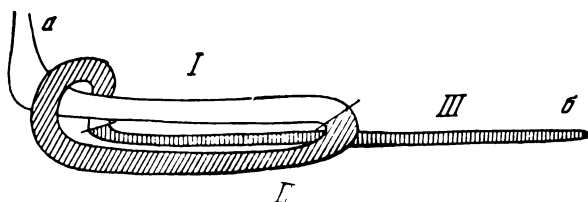


Рис. 15. Схема кишечника у безжелудочного хищника:
а — глотка, *б* — анальное отверстие; *I* — передний отдел;
II — средний отдел; *III* — задний отдел кишечника

на три отдела: передний, средний и задний (рис. 15). Передняя, короткая и толстая, часть соответствует пищеводу, средняя — дает одну или несколько петель и задняя — прямая, идущая к анальному отверстию.

Для решения ряда таких вопросов, как, например, суточный ритм питания, скорость прохождения пищи через кишечный тракт и т. д., анализ питания проводится раздельно по трем вышеуказанным разделам кишечника.

Отношение длины кишечника к длине тела у жереха составляет в среднем 96%. С возрастом относительная длина кишечника увеличивается.

Существуют хищники, у которых имеется желудок, но он развит в значительно меньшей степени, чем у таких типичных желудочных хищников, как сом, щука, морской ерш и т. д. Таких рыб по строению кишечного тракта можно отнести к промежуточному типу. Представителем его служит камбала.

Таким образом, у хищников, несмотря на то, что все они питаются преимущественно рыбой, в морфологическом строении пищеварительного тракта наблюдается большое разнообразие. Наиболее типично для большинства хищников наличие четко выраженного, объемистого желудка. Но существует много отклонений, которые в настоящее время необъяснимы, поскольку биология питания многих рыб еще не изучена.

МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ХИЩНЫХ РЫБ

К качеству сбора полевого материала следует предъявлять наиболее строгие требования, так как он не в меньшей степени, чем методика обработки, определяет круг тех выво-

дов, которые можно сделать на основании проведенной работы, а также степень достоверности и ценности этих выводов.

В зависимости от задач, которые стоят перед исследователем, меняется и характер сбора материала. Для изучения годовой динамики питания, локальных изменений, выяснения питания на разных горизонтах, определения суточного ритма, пищевых взаимоотношений и ряда других вопросов необходимы стационарные, экспедиционные или экспериментальные наблюдения. В зависимости от применяемого способа сбора материала используется или ограниченное число экземпляров рыб — при разрешении отдельных вопросов в экспериментальных условиях, или проводится массовый просмотр материала — при полевых, визуальных наблюдениях.

Всякое изучение питания хищных рыб с целью выяснения их хозяйственного значения должно начинаться с детального круглогодичного определения динамики питания. Наиболее полный сбор материала по этому вопросу можно получить при стационарных наблюдениях.

Необходимо шире применять биологический метод исследования и стремиться приблизить изучение питания хищных рыб в природных условиях к опытному. С этой целью нужно стремиться брать пробы как можно чаще, не реже чем раз в пятидневку, чтобы не выпускать изучаемый вид из-под наблюдения. Эпизодические наблюдения над питанием хищных рыб через сравнительно длительные промежутки времени, по заранее разработанной схеме, могут привести к ошибочным представлениям не только о смене видового состава пищи, но и об интенсивности потребления.

Большой частью внимание исследователей привлекают периоды наиболее интенсивного питания, которое у некоторых видов продолжается сравнительно короткое время. Такие отдельные периоды не могут быть приняты в основу расчетов потребления хищниками за длительный срок.

Кроме того, следует помнить, что только пелагические формы морских хищных рыб, совершающих значительные миграции, держатся большими стаями. Морские хищники, обитающие в литорали, и пресноводные формы не образуют крупных концентраций и большую часть года держатся разреженно. Поэтому взять из уловов одновременно большую пробу хищников не всегда удается. При регулярном сборе материала отпадает необходимость получения большого количества рыб для анализа питания, так как накопление материала происходит постепенно. Каждая последующая проба дополняет предыдущую и позволяет отметить все происходящие в питании изменения.

В зимний период, при низких, мало колеблющихся темпе-

ратурах воды, состав питания и его интенсивность относительно более стабильны, чем в другие сезоны. Для теплолюбивых форм зимой сбор материалов можно проводить реже—2—3 раза в месяц, для холоднолюбивых — чаще, так как некоторые из них часть зимы или всю зиму интенсивно питаются.

При таком скрупулезном сборе материала следует завести «табель», который поможет следить за ходом накопления материала. Производить запись в табель следует каждую пятидневку (табл. 24).

При выписке материала из журнала рыб с пустыми желудками можно обозначать в виде точек, а питающихся — палочками.

В результате подсчетов получаем сводные таблицы, иллюстрирующие состав материала по питанию хищных рыб по пятидневкам, месяцам и за год (табл. 25).

В дальнейшем, при определении состава и интенсивности питания в зависимости от размера хищника, необходимо исходить из знания биологии изучаемого вида и проводить подразделение на размерные группировки не механически, а с учетом жизненных этапов потребителя. Обыкновенно анализ начинают с возможно более дробного подразделения, определяя характер питания рыб на каждый сантиметр (иногда и на миллиметр) длины. Для хищников такой дробный подход не всегда возможен, учитывая их сравнительно большие размеры и растянутость размерного ряда. Поэтому первоначально можно взять классовый промежуток в 5—10 см (в зависимости от вида хищника). В дальнейшем, изучив темп роста хищника, время наступления половозрелости и т. д., эти первоначальные механические группировки можно изменить, учитывая указанные биологические моменты. Во всех случаях нужно выделять следующие группы:

I. Мальки¹⁶.

II. Неполовозрелая часть стада.

III. Переходная группа рыб, в которую наряду с уже половозрелыми экземплярами входят и рыбы, не достигшие зрелости, так как состав, ритм и интенсивность питания половозрелой и неполовозрелой части стада может сильно отличаться, то эту «смешанную» группу необходимо выделять и рассматривать отдельно.

IV. Основная половозрелая часть стада.

V. Старые, малочисленные рыбы.

Сбор материала в экспедиционных условиях, на судах, в открытом море всегда носит эпизодический характер и не может претендовать на ту детализацию, которая доступна ста-

¹⁶ С момента их перехода на хищнический образ жизни. О разделении молоди на ранних этапах развития см. гл. V «Методика изучения питания личинок рыб».

ционарным наблюдениям. Зато экспедиционная работа даст возможность определить локальные и другие изменения, связанные с районом питания хищных рыб. В районе с однородными условиями питания одновременно в пробу следует брать не менее 25 экз. (учитывая возможный большой процент пустых желудков). При больших уловах хищных рыб одновременно с биологическим анализом следует дополнительно отмечать состав питания. Такой визуальный просмотр питания большого числа рыб несложен, но существенно дополнит сведения о составе видового состава пищи, о числе питающихся, о степени наполнения желудков и т. д.

При сборе материала как в стационарных, так и в экспедиционных условиях необходимо соблюдать следующие условия:

1. В пробу берется или весь улов, если он небольшой, или часть улова, но без выбора особей с наполненными желудками.

2. В том случае, если уловы большие и возрастной состав неоднороден, следует по возможности брать на анализ рыб разных возрастных групп. Если уловы состоят из одновозрастных рыб, то следует провести специальные поиски скопления рыб других возрастов, так как для определения хозяйственного значения хищника необходимо знать его питание на протяжении всего жизненного цикла.

3. Целесообразно проводить сбор материала по питанию всех видов хищников, обитающих в районе исследования и кормящихся на одних и тех же пастбищах. Сбор материала по группе хищных рыб позволит вскрыть ряд закономерностей и определить характер взаимоотношений между различными видами хищников. Кроме того, одновременный анализ питания нескольких видов хищников является одним из методических приемов, позволяющих в процессе работы даже на основании небольшого материала критически оценивать полученные данные. Постоянное сопоставление питания разных видов рыб (и разных возрастов) то подтверждает сходство характера их питания, то указывает на расхождение, подчеркивая специфику биологии питания каждого вида.

4. Одновременно с анализом питания хищных рыб необходимо изучать их кормовую базу, т. е. ихтиофауну водоема. Для выяснения причин распределения хищников в водоеме, характера их миграций, избираемости различных пищевых организмов необходимо знать биологию рыб, населяющих водоем, структуру их популяций, их сезонные миграции, места и сроки нереста, ската и зимних скоплений, динамику размерного состава и т. д.

5. Для анализа питания предпочтительно брать материал из активных орудий лова, что упрощает дальнейшую обработку материала. Для изучения питания хищных рыб тип

орудий лова не имеет такого большого значения, как для рыб, питающихся беспозвоночными организмами или растительностью.

Замедленная скорость переваривания и продолжительность пребывания пищи в пищеварительном тракте хищников позволяет по отдельным сохранившимся фрагментам заглоченных организмов определить ее весовой и размерный состав независимо от типа орудия лова.

Техника сбора материала по питанию хищных рыб та же, что и для других рыб (см. общую часть). Остановимся лишь на некоторых ее особенностях:

1. После общего биологического анализа, перед вскрытием рыбы, следует осмотреть ее ротовую полость. При наличии в ней не вполне заглоченной пищи ее следует извлечь и положить в кювет, снабдив ее этикеткой с номером исследуемой рыбы.

2. Одновременно с осмотром ротовой полости рекомендуется осмотреть зубы на челюстях и отметить их состояние: сколько отсутствует, шатается, сколько новых зубов и т. д.

3. У хищников, имеющих четко выраженный желудок, для анализа питания берется только желудок. Кишечник же лишь просматривается, и ставится отметка о наличии или отсутствии в нем каловых масс. У хищников, не имеющих четко выраженного желудка, для анализа берется весь пищеварительный тракт. Перед тем как вырезать кишечник, нужно перевязать пищевод возможно ближе к ротовому отверстию, чтобы пища из него не выпала.

4. Учитывая сравнительно большие размеры хищников, желательнее в первую очередь провести биологический анализ всех рыб, вскрыть, взять материал на питание и сдать ее на приемку. Вырезанные желудки и кишечник кладутся в кювет с перегородками (металлическими или деревянными) и снабжаются этикетками (бирками) с порядковым номером измененной рыбы.

Запись ведется в полевом журнале по обычному образцу (табл. 26). Графы 1—9 и 12 заполняются при общем биологическом анализе рыбы. Графы 10 и 11— после анализа питания. Если рыба не питалась, то в графе 11 следует поставить «Пусто». При сборе материала от безжелудочных хищников в графах 10 и 11 должны быть указаны раздельно веса содержимого трех отделов кишечника.

У хищных рыб, питающихся сравнительно крупными организмами, определение и измерение содержимого желудка значительно проще и точнее проводить без фиксации, на свежем материале — непосредственно после вскрытия рыбы.

Говоря о методах сбора материала, необходимо особо остановиться на исследовании суточного хода питания, знание

Полевой журнал измерения рыб

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
№ п/п	Дата	Час	t° воды	Место и ору- дие лова	Вид	Длина, см	Вес, кг	Пол и зре- лость	Вес пище- вого кома	Содержи- мое желуд- ка	Наполне- ние ки- шечника	Примеч- ание
1	16.X	6	10,8	р. Обжорова I кордон мережка	Щука	72,2	3,625	♀ш	0,8	Вобла V ст. l=0,40 см	Много ка- ловых масс	*
2	»	»	»	»	»	50,0	1,100	♂ш	4,2	Лягупка III ст. l=4,3 см	Мало ка- ловых масс	
3												
4												
и т. д.												

* Взвешивание остатков отдельных организмов возможно у желудочных хищников и может быть использовано для цифрового определения степени разрушения пищи.

которого необходимо для решения ряда вопросов. Изучение суточного хода питания дает возможность определить: время интенсивного жора, длительность прохождения пищи через пищеварительный тракт, суточное потребление пищи и т. д. Материал по суточному ходу питания можно получить путем проведения круглосуточных наблюдений — «суточных станций» с отловом рыбы через каждые 3—4 часа в течение суток. В каждую пробу должно быть взято не менее 10 экз. рыб, что составит за сутки 60—80 экземпляров.

Подробный анализ материала по питанию и способ определения скорости переваривания даются в последующем изложении.

АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ХИЩНЫХ РЫБ

Анализ материала по питанию хищных рыб, как уже указывалось в предыдущей главе, рациональнее всего проводить в свежем виде, не применяя предварительной фиксации. Методика анализа содержимого пищеварительного тракта у желудочных и безжелудочных рыб будет значительно отличаться. Рассмотрим ее отдельно для желудочных и безжелудочных рыб.

1. Желудочные. Желудок, выложенный при вскрытии рыбы на кювет, осторожно вскрывается ножницами. Весь пищевой

комок кладется на предварительно тарированную чашку Петри и взвешивается на технических весах с точностью до 0,1 г.

После взвешивания пищевой комок кладется в отдельный чистый кювет и все содержимое разбирается по степени разрушения¹⁷. В первую очередь отбираются целые организмы, определение и измерение которых не вызывает затруднения, затем организмы относительно слабо разрушенные, которые также поддаются определению и измерению. Затруднение в определении и в точном измерении длины заглоченного организма появляется, когда организмы уже значительно разрушены, т. е. когда уже деформирована голова, брюшная полость и хвостовая часть тела. Начиная с этого момента и далее, при последующем разрушении организмов, определение и измерение их проводится по сохранившимся в желудке отдельным костям. При этом, если определение и измерение ведется по парным костям (глочные, нижнечелюстные, крышечные), то следует их собирать попарно и равных размеров, так как в противном случае легко может произойти ошибка в определении числа, а следовательно и веса заглоченной пищи.

Если пищевые организмы хорошо сохранились, то следует отмечать пол и стадию зрелости половых продуктов заглоченных рыб.

В случае, когда пища настолько переварилась, что в желудке сохранились лишь отдельные кости, которые, ввиду большого количества слизи и разрушенной мышечной ткани, трудно выделить, рационально применить тот же метод мацерации, который рекомендуется при анализе состава пищи у безжелудочных хищников.

2. У рыб, не имеющих четко выраженного желудка, для анализа питания, берется весь кишечник. Кишечник раскладывается в отдельном чистом кювете, вскрывается аккуратно ножницами и содержимое каждого из трех разделов кишечника выкладывается (сначала специальной ложечкой, совочком, затем пинцетом) на отдельную, предварительно тарированную чашку Петри и взвешивается. После взвешивания содержимое каждого раздела кишечника кладется в пробирку или в банку (в зависимости от величины пищевого комка), заливается водой, плотно закрывается марлей (во избежание попадания мух) и снабжается этикеткой с указанием: даты, места, вида и порядкового номера по полевому журналу. Необходимо также указать длину рыбы и раздел кишечника (I, II, III).

Пробирки с положенной в них пищей помещают в изоли-

¹⁷ Для цифрового определения степени разрушения нужно взвешивать остатки каждого организма, что крайне громоздко и стоит применять только при наличии времени.

рованное, теплое помещение (летом можно держать в открытом помещении — на крыше, в сарае и т. д.) и оставляют стоять до полного разложения органического вещества. Если процесс гниения идет слишком быстро, следует просмотреть пробирки, помешать стеклянной палочкой, долить водой. После окончания процесса разложения, которое в зависимости от температуры и размера пищевого комка будет протекать с различной скоростью, содержимое пробирки выливают в чашку Петри и тщательно и многократно отмывают. Отмывку нужно производить при помощи пипетки, отсасывая ею осторожно налитую в чашку Петри воду с остатками разложившейся ткани, с тем, чтобы не повредить и не выбросить мелких костей молоди рыб. Когда в чашке Петри останется лишь кучка чисто отмытых костей, из них пинцетом следует отобрать все кости, по которым ведется определение и измерение рыб. При этом, как и у желудочных рыб, следует подбирать парные кости по две равного размера. Закончив отбор сравнительно крупных костей, следует оставшиеся кости просмотреть под лупой, тщательно перебирая их двумя препаровальными иголками с тем, чтобы не пропустить самых мелких костей.

Этот первоначальный анализ содержимого кишечного тракта желателен проводить в полевой обстановке. Отобранные кости высушиваются и кладутся в бумажные пакетики. Пакетики от каждой пробы складываются в отдельную коробку, что облегчит дальнейшую обработку материала. Обращаться с пакетиками нужно осторожно, чтобы не поломать хрупких костей. Определение и измерение собранных костей может проводиться уже в лабораторной обстановке. Крупные кости измеряются штангенциркулем, а мелкие под биноклем — окуляр-микрометром.

Изложенный метод анализа питания особенно рекомендуется для хищников, относящихся к семейству карповых.

У хищников, обладающих глоточными зубами, обработка пищи начинается уже в глотке, при этом заглоченные организмы сильно деформируются. Деформированные организмы обыкновенно бывают снабжены большим количеством слизи, которая обволакивает все содержимое кишечника. Ввиду этого выбор из нее мелких костей как в свежем виде, так и после фиксации формалином затруднителен, ненадежен и требует затраты большого количества времени. В результате применения метода мацерации получаем чисто обработанные кости, разборка которых не вызывает особых затруднений.

Определение длины и веса заглоченных организмов ведется по костям, пользуясь переводными коэффициентами между размером костей и размером и весом рыб (Лишев, 1950; Ковалев, 1958).

Вес пищевого комка записывается в полевой журнал, в графу 10. Видовой состав содержимого пищеварительного тракта, если он определим без применения мацерации, в графу 11. Запись ведется подряд, в строчку. Пишется вид рыбы, стадия переваренности организма и длина, либо всего организма, либо определенной кости. Если же для определения пищи необходима предварительная мацерация, то в графе 11 пишется, что проба оставлена на мацерацию, и в журнале оставляется место для последующей, после разборки материала, записи.

Прежде чем перейти к изложению цифровой обработки материала остановимся кратко на форме записей в журналах или карточках питания (табл. 27 и 28).

Для каждого вида хищника ведется отдельный журнал, в который переписываются данные из полевого журнала (графы 2—9 и 12), и все определения и вычисления, которые производятся по мере дальнейшей обработки материала:

графа 10 заполняется после определения возраста хищника;

гр. 11 — после вычисления упитанности ($100 : 1^3$);

гр. 13 — после определения отношения веса пищи к весу рыбы, выраженные в % (гр. $12 \times 100 : 1$ гр. 8);

гр. 14 — после определения видового состава пищи;

гр. 15 — после подсчета общего количества экземпляров каждого вида;

Графы 16—22 заполняются для каждого экземпляра отдельно; в гр. 16 проставляется стадия переваренности¹⁸ данного организма;

в гр. 17 проставляется длина костей (если рыба настолько разрушена, что ее нельзя измерить); в этом случае гр.

18 остается пустой и заполняется в дальнейшем при восстановлении по отдельным фрагментам длины (гр. 18) и веса рыбы (гр. 20);

в гр. 18—длина организма.

В графе 19 определяется стадия переваренности каждого организма не только визуально (гр. 16), но и на основе цифрового показателя можно проводить взвешивание остатков каждого организма (полевой журнал, гр. 13). В гр. 20 проставляется живой вес заглоченного организма; в гр. 21 суммируется живой вес одного вида по стадиям переваренности; в гр. 22 вычисляется отношение живого веса каждого вида, находящегося в одной из стадий переваренности к весу рыбы (гр. 21×100 : гр. 8); в гр. 23 определяется отношение живого веса всей заглоченной пищи к весу рыбы; дается для проверки правильности вычисления гр. 22, сумма частных которой должна

¹⁸ Шкала определения стадии переваренности для некоторых рыб дается ниже в разделе «Экспериментальное изучение питания хищных рыб».

Журнал питания

(безжелудоч

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
порядковый	№№		Дата	Час	t° воды	Место и орудие лова	Длина, см	Вес,	Пол и стадия зрелости	Возраст	Упитанность
	по полевому журналу										
1530	843	22. VI	6	24,0	р. Полдневая залив № 4	46,0	1480	♂ II	5		
1531	844	»	»	»	»	41,5	1065	♂ II	4		

ные хищники)

12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Содержимое кишечника											
разделы кишечника	вес пищевого комка	индекс наполнения кишечника	вид пищи	количество экземпляров	длина, см		вес перечисленный			% от веса хищника	
					фрагмента	организма	организмов	по видам	по отделам кишечника	по видам	по отделам кишечника
I	0,63	0,43	Вобла	1	0,21	2,5	0,36	0,36		0,024	0,043
II			Сазан	1	0,29	2,0	0,28	0,28	0,64	0,019	
III			Пусто								
Всего	0,63	0,43	2 вида	2					0,64		0,043
I	5,60	0,528	Вобла	1	0,26	3,4	0,54	0,54		0,05	0,20
			Чехонь	4	0,15	2,5	0,18		2,14	0,15	
					0,22	3,5	0,41	1,60			
					0,22	3,5	0,41				
					0,23	4,0	0,60				
II	2,40	0,226	Чехонь	14	0,13	1,9	0,13				0,31
					0,14×2	2,0×2	0,14×2				
					0,15×4	2,4×4	0,17×4	2,95		0,28	
					0,16×4	2,6×4	0,19×4				
					0,18	3,1	0,28		3,32		
			Жерех	1	0,20	2,5	0,37	0,37		0,03	
III	2,40	0,226	Вобла	1	0,23	2,9	0,36	0,36		0,03	0,19
			Чехонь	5	0,15	2,4	0,17		2,0		
					0,16	2,6	0,19	1,64			
					0,17	3,0	0,27			0,16	
					0,22	3,1	0,42				
					0,23	4,0	0,59				
Всего	10,40	0,980	4 вида	28	—	—	—	—	7,46	—	0,70

быть равной этому отношению; гр. 24 примечания. В случае взвешивания остатков каждого организма можно установить цифровой показатель, процент разрушения, для чего гр. 19×100: гр. 20. Этот показатель носит контрольный характер и приводить его для всех организмов, так же как и гр. 19, не рекомендуется.

Для хищников, не имеющих четко выраженного желудка, вес содержимого пищеварительного тракта рассматривается по трем разделам кишечника отдельно (табл. 28). Перед гр. 13 вставляется дополнительная графа: «Раздел кишечника» и весь дальнейший учет содержимого кишечника ведется по трем его разделам особо. Графы же «стадия переваренности» (гр. 16), «вес организма в желудке» (гр. 19) и «сумма весов по стадиям переваренности» (гр. 21) опускаются.

Журнал может быть заменен карточками, которые составляются для каждой рыбы отдельно, что облегчает дальнейшую обработку материала.

Все данные до гр. 12 («вид пищи») выносятся в верхнюю, заглавную часть карточек, дальнейшие данные проставляются ниже с сохранением того же порядка и последовательности граф, что и в журналах.

Приводим образец карточки для хищников с четко выраженным желудком (табл. 29).

ПЕРВИЧНАЯ ОБРАБОТКА ПОЛУЧЕННОГО МАТЕРИАЛА

Обработка собранного материала может проводиться различным способом. Значение отдельных компонентов питания определяется и методом частоты встречаемости, и учетом числа заглоченных организмов, и весовым методом. Для определения значения потребляемых организмов необходимы также данные об их размере и возрасте.

В процессе обработки материала по питанию хищных рыб можно наметить два периода: период первоначальной обработки, не требующий большой затраты времени, которую частично можно проводить и в полевой обстановке, по мере поступления материала, и период окончательной, более углубленной обработки. К первому периоду относится в основном качественная характеристика питания, ко второму — количественная.

Наиболее распространенный и простой способ выражения состава питания и значения в нем отдельных видов является определение частоты встречаемости, т. е. регистрация случаев нахождения в питании хищника того или иного организма. Несмотря на то, что метод определения частоты встречаемости не всегда правильно отражает значение вида в питании и не дает представления об основной (в весовом отношении) пище,

Образец индивидуальной карточки по питанию

Вид: Щука	№ порядк. 2713 № порядк. по журналу: 3660	Дата: 17/X час: 6 час. t° воды: 10,8°	Район: р. Полдневая, дельта Волги Место: у I кордона АГЗ
Длина 56,0 см Вес 1610 г	Пол ♀ Стадия зрел. III	Возраст 4 года Упитанность	Орудие лова: мережка
Вес пищевого комка 8,2 г	Общий индекс наполнения желудка	0,512	

Вид пищи	Количество экземпляров	Стадия переваренности	Длина, см		Вес, г			% веса пищи к хищнику		Примечание
			фрагмента	организма	в желудке	живой		организма по стадии переваренности	всей пищи	
						организма	по стадии переваренности			
Вобла	3	V	0,41	5,5		3,03				
			0,43	5,6		3,13	9,89	0,61		
			0,46	6,0		3,73				
Густера	6	III	—	4,2		1,29	2,58	0,16		
			—	4,2		1,29				
		V	0,28	3,2		0,90			1,48	
			0,29	3,5		0,96	4,11	0,26		
			0,29	3,5		0,96				
Уклея	3	III	0,32	4,3		1,29				
			—	4,1		0,86	7,26	0,45		
			—	6,0		3,20				
			—	6,0		3,20				

за счет которой идет откорм популяции хищника, им можно пользоваться для первой ориентировки в видовом составе пищи и для сопоставления ее с составом ихтиофауны водоема. Определение частоты встречаемости организмов в питании и анализ состава ихтиофауны водоема уже в процессе сбора материала позволяют ориентироваться в динамике пищевых взаимоотношений в водоеме и в условиях откорма.

Определение частоты встречаемости различных видов рыб в питании хищников, численность заглоченных организмов, их размеры в зависимости от времени и размера хищника можно

получить одновременно, пользуясь одной и той же формой выписки материала из журнала или карточек. Такую выписку для некоторых хищников можно проводить по окончании каждой пятидневки, чтобы не накапливать большого материала и лучше ориентироваться в динамике процесса питания.

Т а б л и ц а 30

Выписка из журнала или карточки по пятидневкам

Вид — щука		Год — 1949		Месяц — октябрь		Место — р. Полдневая дельта Волги																		
Вид пищи	Длина, см	40,0—44,9					45,0—49,9					и т. д.	Всего						Итого					
	Пятидневки	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV		V	VI	I	II	III	IV		V	VI			
	Встречаемость	.	—	—																				
Вобла	Длина, см																							
	3																							
	4																							
	5																							
	6																							
	10																							
	11																							
12																								
	Встречаемость													
Лягушка	Длина, см																							
	3																							
	4																							
	5																							
	6																							
	7																							
и т. д.																								

Прилагаемая форма (табл. 30) заполняется по пятидневкам с учетом длины потребителя. Для ее заполнения лучше всего использовать большой развернутый лист клетчатой бумаги. В графе «встречаемость» отмечаются лишь случаи встреч, независимо от числа заглоченных организмов. По окончании заполнения, т. е. по окончании месяца, данные подсчитываются и составляются таблицы для каждого вида пищи (табл. 31).

Динамика встречаемости организма в течение месяца в зависимости от размера хищника, изменения его размерного состава и числа потребляемых организмов

Вид хищника — щука Вид пищи — вобла		Год — 1949 месяц — октябрь			Место — р. Полдневая, дельта Волги										
	число питающихся	встречаемость		Длина пищевого организма, см								число экземпляров	средняя длина, см		
		частота	%	3	4	5	6	10	11	12	молоди		взрослых		
Пятидневки	I	12	1	8,3			1						1	5,5	11,7
	II	23	1	4,3			2	1					3	5,8	
	III	20	1	5,0		1							1	4,5	
	IV	18	4	22,2			3	1	1	1	2		8	5,7	
	V	11	3	27,8	1	3	1	1					6	4,8	
	VI	22	2	9,1		5	2						7	4,8	
Длина хищника, см	40,0—44,9	6	2	33,3		2	1						3	4,5	12,5
	45,0—49,9	17	2	11,8	1	2		1				2	6	4,7	
	50,0—54,9	29	4	13,8		2	2						4	5,0	
	55,0—59,9	19	1	5,3			1						1	5,5	
	60,0—64,9	11	2	18,2		3	4	1					8	5,3	
	65,0—69,9	11	1	9,1			1	1	1	1			4	5,5	
	70,0	13	—	—									—	—	
Число экземпляров		106	12		1	9	9	3	1	1	2	26	5,1	11,7	

Из табл. 31 видна динамика встречаемости организма в течение месяца, в зависимости от размера хищника, изменения его размерного состава и числа потребляемых экземпляров.

Данные о числе питающихся рыб берутся из табеля (табл. 25); частота встреч — из табл. 30; процент встречаемости определяется делением числа отмеченных встреч данного организма на число питающихся (частота встреч $\times 100$: число питающихся); число экземпляров — суммированием рядов, а средние размеры — вычислением среднеарифметического каждого ряда¹⁹. В последней нижней строке (число экземпляров) подводится итог за месяц, который должен быть одинаков для первой части таблицы (данные по пятидневкам) и для второй — (по размерам хищника).

¹⁹ О способе вычисления средних размеров см. стр. 161.

Для определения годовой динамики видового состава питания хищника месячные данные частоты встречаемости по отдельным видам выписываются в одну сводную таблицу (табл. 32).

Таблица 32

Годовая динамика видового состава питания хищника по частоте встречаемости

Вид — щука	Колич. экз.						Год		Место					
Вид пищи	октябрь						ноябрь							
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI		
Вобла .	8,3	4,3	5,0	22,2	25,0	9,1	—	—	—	21,1	14,3	—		
Сазан .	16,7	4,3	5,0	11,1	—	9,1	—	—	—	10,0	7,1	—		
Лещ .	—	—	—	5,6	—	—	—	—	—	—	—	—		
Густера .	16,7	13,0	20,0	5,6	25,0	22,7	15,8	10,0	—	5,3	14,3	—		
Лягушка .	70,0	78,3	70,0	66,7	66,7	72,7	84,2	80,0	—	68,4	64,3	100		
и т. д.														

Для выяснения зависимости частоты встречаемости пищевых организмов от размера хищника сводку проводят ежемесячно, по той же форме, заменив графу «пятидневки» графой «размер хищника».

Для выяснения питания в зависимости от пола и стадии зрелости половых продуктов применяют те же формы выписки, что для определения зависимости состава питания от размера

Размеры воблы* в питании

	Длина									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Число экземпляров .	—	49	77	8	15	47	30	5	—	2
Процентный состав .	—	10,3	16,2	1,6	3,2	9,9	6,3	1,0	—	0,4
		28,1				20,4				

* Средний размер воблы — 10,4 см.

хищника (табл. 31). Для выяснения этих зависимостей (размера, пола и стадии зрелости) рекомендуется не разбивать данные по пятидневкам, а давать среднее за месяц, используя для этих вопросов необходимое большое количество материала.

Приведенная сводка позволяет судить и о количестве заглоченных экземпляров. Однако на основании просчета числа обнаруженных в желудке организмов нельзя определить количественную сторону питания. Представление об интенсивности питания и определение количества потребляемой пищи можно получить только весовым методом.

Перед тем как перейти к методике определения количества потребленной хищниками пищи, остановимся еще на одном вопросе качественной характеристики питания — на размерном составе потребляемых организмов. В приведенных формах (табл. 30 и 31) имеется детальный анализ размерного состава пищевых организмов. При дальнейшей обработке размерный состав может быть представлен в процентах от общего числа организмов. Кроме того, могут быть приведены средние размеры потребляемых организмов, которые будут меняться во времени, пространстве, в зависимости от размера и пола хищных.

Вычисление средних размеров, однако, возможно только в тех случаях, когда имеется однородный размерный состав, т. е. когда он состоит в основном или из взрослых половозрелых особей, или, наоборот, — из сеголетков.

В том случае, когда ряды растянуты и в них намечается несколько вершин, что указывает на неоднородность возрастного состава, вычисление средних размеров для всего ряда недопустимо, поскольку оно лишено всякого биологического смысла. Поясним сказанное на конкретном примере (табл. 33).

В приведенном размерном ряде потребленной за год воблы намечается три вершины: первая приходится на группу сего-

Т а б л и ц а 33

щуки в дельте Волги

воблы, см															Всего
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
4	20	28	59	42	31	17	16	10	5	4	4	2	1		476
0,8	4,2	5,9	12,4	8,8	6,5	3,6	3,4	2,1	1,0	0,4	0,4	0,4	0,2		100,0
51,5															

летков (мода 3,5), вторая на годовиков (мода 6,5) и третья на половозрелую часть стада (мода 14,5). Средние размеры сеголетков будут 3,2 см, годовиков 6,8 см и половозрелых 15,7 см.

В зависимости от водоема и биологии видов, входящих в состав питания хищников, размерные группы будут меняться, но подразделения при вычислении средних размеров рыб на сеголетков, годовиков (или неполовозрелую часть стада) и взрослых (половозрелых особей) следует всегда придерживаться.

Анализ размерного состава пищевых организмов позволяет:

а) проследить изменение размеров пищевых организмов в течение месяца, сезона, года;

б) сопоставить эти данные с размерами рыб в уловах и определить характер влияния хищников на размерный состав популяции рыб и избираемость хищниками размеров жертвы в зависимости от состава ихтиофауны;

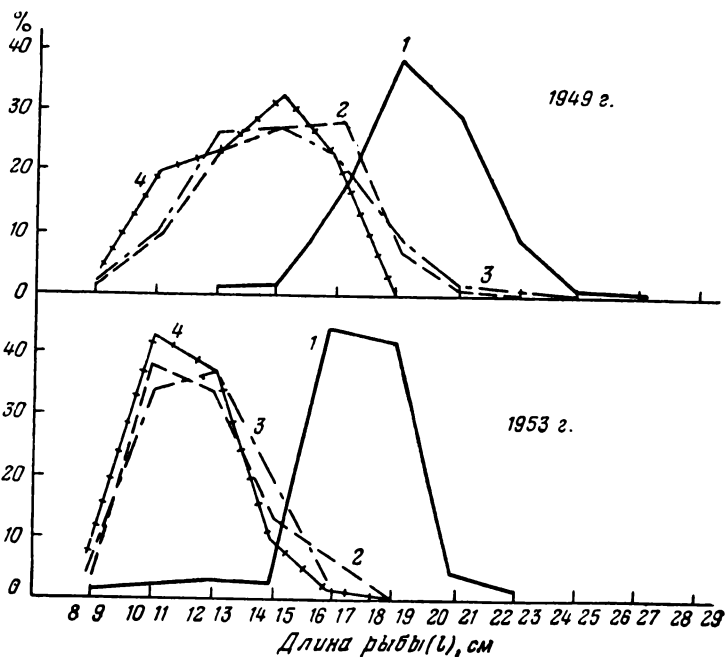


Рис. 16. Размеры воibly в питании хищных рыб и в уловах дельты Волги в 1949 и 1953 гг.:

1 — по данным промысловых уловов; 2 — в питании сома; 3 — в питании щуки; 4 — в питании судака

в) дополнить сведения о фактическом размерном (возрастном) составе популяции рыб в водоеме;

г) при наблюдениях за ряд лет эти данные могут быть использованы как один из показателей состояния запасов рыб в водоеме. Изменение размеров потребляемых хищниками рыб указывает на изменение в водоеме состава популяции. Наиболее наглядно такие сопоставления проводить графическим методом (рис. 16).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДЕКСОВ НАПОЛНЕНИЯ КИШЕЧНИКОВ У ХИЩНЫХ РЫБ

Весовое определение количества потребляемой хищниками пищи может проводиться двумя способами.

1. Вычислением индексов наполнения пищеварительного тракта, представляющих собой отношение веса пищи к весу рыбы, выраженное в продецимиллях или в процентах.

2. Определением суточного рациона.

Рассмотрим применение общих и частных индексов наполнения для определения интенсивности питания и весового значения отдельных компонентов в рационе хищных рыб.

Общие индексы наполнения как показатель накормленности рыбы в момент ее поимки применим и для хищников. Учитывая крупные организмы, которыми питаются хищники, удобнее этот показатель давать в процентах, чем в продецимиллях.

Вычисление общих индексов наполнения необходимо для сопоставления их с огромным литературным материалом, обработанным этой методикой.

В настоящее время общие индексы наполнения вычисляются двумя способами: а) дается отношение веса пищевого комка к весу рыбы (выраженное в продецимиллях или процентах) и б) дается отношение восстановленных весов организмов, обнаруженных в пищеварительном тракте рыбы, к ее весу.

Использование для определения общих индексов наполнения восстановленных весов ничего не дает. В этом случае показатель накормленности рыбы теряет свой первоначальный смысл. В то же время этот показатель не дает представления о суточном рационе рыбы, так как определить его без учета, когда была съедена пища и сколько времени она находилась в пищеварительном тракте, нельзя.

Общие индексы наполнения следует вычислять так, как это было предусмотрено их авторами — Л. А. Зенкевичем и В. А. Брочкой (1931), т. е. определять отношение веса пище-

вого комка к весу рыбы (выраженное для хищников в процентах).

Для определения среднего общего индекса наполнения (для пробы, пятидневки, месяца, района, возрастной группы и т. д.) индивидуальные общие индексы наполнения суммируются и полученная сумма делится на все количество рассмотренных рыб как с наполненными, так и с пустыми желудками. Только в таком случае средний общий индекс наполнения будет показывать среднюю накормленность рыб данной пробы за отдельный период.

Приводим формы выписки данных по общим индексам наполнения с учетом времени (по пятидневкам) и размера потребителя (по месяцам) (табл. 34).

В итоге графы 2 общие индексы наполнения отдельных особей суммируются по размерам за каждую пятидневку. Сумма шести пятидневок составит месячную сумму общих индексов наполнения. Сумму по всем размерам за пятидневку (месяц) ставят в гр. 3. Эта сумма делится на количество рыб, рассмотренных за период (пятидневка, месяц — гр. 4). Полученный от деления результат будет являться общим индексом наполнения за определенный период (гр. 3: гр. 4 = гр. 5). В результате проведенных вычислений составляется таблица, иллюстрирующая изменение средних индексов наполнения в течение года (табл. 35).

Аналогичные таблицы, по данным формы (табл. 34), составляются для определения общих индексов наполнения в зависимости от размера хищника. Размеры проставляются на месте пятидневок и данные приводятся по месяцам.

Применение при изучении питания хищных рыб «частных индексов наполнения», вычисляемых по остаткам отдельных организмов, обнаруженных в момент вскрытия, нецелесообразно. Частные индексы наполнения для хищных рыб не отражают количественной стороны состава пищи и лишены всякого биологического смысла. Сопоставление веса оставшихся от взрослой воблы глоточных костей с весом маленькой, но только что заглоченной щиповки, уклейки, бычка или другой небольшой рыбы ни в коем случае не отразит фактического весового значения перечисленных видов в рационе хищника.

Для определения весового значения различных видов рыб в пище хищников следует провести перечисление на их живой вес, который затем вычислить в процентах к весу хищника. При изучении питания хищных рыб Амура такой метод определения состава пищи хищников был применен М. Н. Лишевым (1950). Весовое значение вида пищи определяется делением суммы этих весов на общую сумму весов всех организмов,

обнаруженных в пищевом тракте. Разумеется, суммы, вычисленные на основании восстановленных весов, не будут соответствовать фактическому весу пищевого комка, т. е. не будут равняться общему индексу наполнения. Сумма вычисленных весов

Т а б л и ц а 35

Изменение средних индексов наполнения желудка в течение года

Вид — щука		Год — 1949/1950			Место — р. Полдневая, дельта Волги								
Месяц		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
Число экземпляров .		264	175	104									
Среднемесячный индекс наполнения . .		0,463	0,640	0,350									
Пятидневка	I	0,105	0,936	0,939									
	II	0,308	1,641	0,094									
	III	0,286	0,654	0,230									
	IV	0,604	0,164	0,037									
	V	0,694	0,142	0,287									
	VI	0,653	0,143	0,920									

не будет отражать интенсивность питания, поскольку неизвестно, за какой период была заглочена вся пища.

Данные об интенсивности питания, как уже указывалось, можно получить только на основании определения суточного потребления.

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ
ХИЩНЫХ РЫБ**

Изучение питания рыб в экспериментальных условиях позволяет провести непосредственный и точный учет количества съеденного рыбами корма²⁰.

Экспериментальные наблюдения обычно проводятся в аквариумах, снабженных проточной водой. Чем меньше объем аквариума, тем усиленнее должна быть смена воды. Исследуемые рыбы содержатся поодиночке. Кормление рыбы производится ежедневно до полного насыщения. Наилучшее время для кормления — утренние и вечерние часы, поскольку у большинства хищников интенсивное питание происходит в это время

²⁰ Вопросы физиологии питания в настоящем руководстве не разбираются.

суток. Время кормления точно регистрируется. Пища всегда дается живой. Предварительно все пищевые организмы измеряются и взвешиваются. Взвешивание как пищевых организмов, так и опытных рыб производится либо в тарированном сосуде с водой с закрывающейся крышкой, либо в марлевой салфетке. После взвешивания салфетку следует взвесить отдельно и вес ее вычесть из общего веса. После того как хищник насытился, оставшуюся пищу следует выбрать маленьким сачком, сделанным из мельничного газа, и взвесить. Затем определить число и вес съеденных хищником рыб. Хищники, как правило, стремятся к разовому наполнению и, наевшись, в зависимости от сезона, температуры воды, количества съеденной пищи, некоторое время не едят.

Вес съеденных за сутки организмов не будет еще являться «суточным рационом» рыбы, поскольку мы не знаем, как часто рыба будет питаться. Суточный рацион определяется за известный период кормления делением количества съеденной пищи, выраженного в процентах к весу хищника, на число дней в периоде. Месячный рацион определяется подсчетом количества съеденной пищи за месяц, годовой — суммой съеденного за год.

Наблюдения следует производить над рыбами разных размеров с целью выяснить интенсивность питания в зависимости от размера и возраста хищника.

Содержащиеся в аквариуме хищники систематически измеряются и взвешиваются для определения динамики их длины и веса в экспериментальных условиях.

Параллельное изучение как потребления, так и прироста массы тела позволяет определить взаимоотношение этих двух величин и установить то количество корма, которое потребно рыбе на образование единицы массы тела.

Помимо выяснения суточного рациона, динамики веса и длины тела, установления кормового коэффициента, в экспериментальных условиях можно одновременно выяснить еще ряд актуальных вопросов питания рыб. Можно определить: скорость переваривания пищи, морфологическое изменение пищевого комка, интервалы в приемах пищи в зависимости от сезона, температуры воды, количества видового и размерного состава потребляемой пищи, с одной стороны, и возраста, пола, стадии зрелости половых продуктов и общего физиологического состояния хищника, с другой стороны, а также избираемость хищником видового и размерного состава пищевых организмов и ряд других вопросов, связанных с определением количества и качества потребляемой хищником пищи.

Однако, несмотря на преимущества экспериментального метода изучения питания рыб, базироваться только на данных,

полученных в эксперименте, не приходится. Для выполнения основной задачи — определения значения изучаемого вида в пищевом балансе водоема и оценки его хозяйственного значения — необходимы наблюдения над питанием рыб в естественных условиях, в водоеме. Кроме того, для возможности базироваться при расчетах естественного пищевого баланса рыб в природе на данных, полученных в эксперименте, нужно, чтобы экспериментальные условия были максимально приближены к естественным. Для соблюдения этого принципа необходимо располагать хорошо оборудованными экспериментальными базами, число которых в настоящее время весьма ограничено. Особенно неудовлетворительно положение с экспериментальным изучением питания взрослых, имеющих промысловое значение, хищных рыб. Трудность длительного содержания в аквариальных условиях взрослых хищных рыб явилась причиной того, что большинство экспериментальных работ проводится либо с относительно мелкими видами, имеющими мелкое промысловое значение, либо с молодь рыб, размеры которой, независимо от вида, позволяют содержать ее в сосудах небольшого размера. Следует указать, что пользоваться данными, полученными при изучении питания молоди рыб в экспериментальных условиях, для определения характера питания взрослых рыб в естественных условиях нельзя, поскольку и интенсивность потребления пищи, и ритм питания (как суточный, так и годовой) у молоди и половозрелых рыб будут сильно отличаться.

В экспериментальных условиях для определения величины суточного потребления нужно учитывать количество съеденной пищи и интервалы, с которыми эта пища принимается.

При анализе питания в естественных условиях нам известны видовой и размерный состав пищи, ее первоначальный живой вес, степень переваренности каждого организма. Для определения суточного рациона отсутствуют данные о времени, потребном на разрушение заглоченной пищи, т. е. скорость переваривания. Эти данные, как указывалось на стр. 149, можно получить различным путем: наблюдением за суточным ходом питания в естественных условиях, отсаживая рыб в период их интенсивного питания в садки, с последующим вскрытием их через определенные промежутки времени, и наблюдением в опытных условиях. Выбор метода определения скорости переваривания зависит от биологии питания хищника.

Первый метод применяется преимущественно для рыб, обладающих кишечником (безжелудочные). Наиболее детально он разработан при использовании питания бентосоядных рыб, в частности для воблы Северного Каспия (Новикова, 1949, 1951). Он основан на наблюдениях в течение суток за

изменением степени наполнения различных отделов кишечника у рыб в естественных условиях. Сводится он к определению времени начала спада в питании и опорожнения первого и второго отделов кишечника. Время, прошедшее от начала спада в питании до опорожнения отделов кишечника, и является показателем скорости переваривания. Сбор материала производится через каждые 2, 3 или 4 часа в течение полных суток. Этим методом пользуются и при изучении питания хищных рыб — судака (Романова, 1956), жереха (Фортунатова, рукопись).

Этот метод применим для определения скорости переваривания у хищников, ведущих пелагический образ жизни. Однако для безжелудочных хищников он требует еще дополнительных наблюдений. Если по данным Н. С. Новиковой (1949) в питании воблы Северного Каспия в течение суток был отмечен один подъем и один спад наполнения кишечника, то у жереха, в период его наиболее интенсивного питания покатной молодью рыб, наблюдаются два пика подъема и два пика спада. При этом время пиков, в зависимости от биологии скамывающейся молоди и от степени насыщения, в утренние часы смещается. Период до начала вторичного наполнения первых разделов кишечника то увеличивается, то уменьшается, несмотря на то, что скорость переваривания не изменяется. Двухразовое и меняющееся по времени и интенсивности наполнение кишечника в течение суток затрудняет определение скорости переваривания по данным суточных станций.

Определение скорости переваривания путем отсадки пойманных в период интенсивного питания рыб в садки с последующим их вскрытием через определенные промежутки времени не всегда применимо. У пелагических хищников в неволе, при отсутствии привычного свободного движения, нарушается процесс пищеварения. Как правило, у таких форм он затормаживается и не дает правильного представления о фактической скорости переваривания в естественных условиях. К малоподвижным хищникам с четко выраженным желудком этот метод также малоприменим, так как обычно у хищников с объемистым желудком нет такого четкого ритма питания, и в желудке могут задерживаться фрагменты организмов, заглоченные в разные сроки.

Для малоподвижных желудочных хищников данные о скорости переваривания с наибольшей достоверностью можно получить экспериментальным путем: выдерживая в опытных условиях с последующим кормлением и вскрытием через определенные промежутки времени. Для определения скорости переваривания, характера и последовательности разрушения пищевых организмов не требуется длительного содержания

хищных рыб в экспериментальных условиях. Для этого достаточно всего нескольких дней. Обыкновенно через 3—4 дня после отсадки хищник уже начинает принимать пищу²¹.

При отсутствии оборудованной экспериментальной базы кратковременные наблюдения можно проводить в плавучих деревянных садках или в садках, сделанных из металлической, ржавеющей мелкой сетки, натянутой на деревянный каркас.

Учитывая размеры взрослых промысловых хищников, садки должны быть достаточных размеров, чтобы хищник мог в них двигаться. Наиболее удобны садки продолговатой формы размером, $1,6 \times 0,8$ м и глубиной 0,6—0,7 м.

В деревянных садках, в двух противоположных стенках, вставляется металлическая сетка. Из той же сетки делается и дно садка, через которое при его подъеме уходит вода и смывается ил, принесенный водой. Садки устанавливаются в водоеме. В зависимости от гидрологических условий и, в первую очередь, от скорости течения и степени заиления садки привязываются тросом либо к пристани или к специально сделанным мосткам, либо ставятся посередине водоема на якорь. Осмотр садков и кормление рыб в последнем случае проводятся с лодок. Удобно иметь в садках вкладное дно и подъемную перегородку, при помощи которой можно изолировать рыбу, загнав ее в одно из отделений, а в другом, подняв вкладное дно, произвести осмотр и чистку. Чтобы подопытные рыбы не выпрыгивали из садка, а также для защиты от нагревания воды солнечными лучами, садок должен иметь крышку, состоящую из двух половинок. Крышки должны быть легкими, чтобы не утяжелять садок. Наиболее удобно делать крышку из деревянной рамы с натянутым на нее брезентом или другой плотной тканью. Необходимо иметь два садка — один большой, для хищника, и другой небольшой, из мелкочейной дели, для выборки пищевых организмов. Подопытных хищников, как и в аквариуме, следует сажать по одному в садок, куда после нескольких дней голодания пускают живую мелкую рыбу. Рыба для питания предварительно измеряется, взвешивается и отсаживается в банку с водой, на которой ставится номер садка, в котором содержится хищник. Банку с водой и рыбой следует не выливать, а погружать в воду садка, не травмируя при этом жертву и не пугая хищника.

Как указывалось, наилучшее время для кормления — вечерние часы, в сумерках. Через час после дачи пищи садок осматривают, приподнимая либо весь садок, либо вкладное дно

²¹ Но бывают некоторые виды (скаты, акулы) и отдельные экземпляры других видов рыб, которые в экспериментальных условиях или вовсе не питаются, или начинают питаться после очень длительного голодания — через месяц и более.

(в зависимости от мутности воды), и выбирают несъеденную за это время пищу. Вес несъеденной пищи вычитают из веса заданного корма и определяют количество фактически съеденного.

После осмотра садка и изъятия оставшейся пищи садок закрывают и хищника не беспокоят до времени вскрытия, которое производится через определенный период. Для выяснения процесса разрушения пищи хищников с четко выраженным желудком рекомендуется вскрывать через 12, 24, 36, 48 часов от начала кормления и до момента, когда в желудке не останется никаких следов пищи. Необходимо проводить серию опытов, чтобы уточнить время, потребное на процесс разрушения пищи.

Особенно тщательно надо определить время, которое проходит до полного опорожнения желудка.

Перед вскрытием хищник подвергается полному биологическому анализу, который при посадке его в садок можно не делать, чтобы лишний раз не травмировать хищника. Учитывая кратковременность опытов, проведение биологического анализа по окончании его вполне допустимо. После вскрытия рыбы определяется пол, стадия зрелости половых продуктов и взвешивается все содержимое желудка. Кишечник только осматривается, и дается описание распределения в нем каловых масс. Как и при полевом анализе, пища разбирается по отдельным организмам, из которых каждый взвешивается, определяется потеря его веса за период пребывания в желудке рыбы, стадия переваренности и дается подробное описание произошедших морфологических изменений (табл. 36).

Т а б л и ц а 36

Средний процент разрушения пищи для разных стадий переваренности (по Фортунатовой, 1950)

Стадия	Средний процент разрушения	Состояние кишечника
I	0—6	Кишечник пуст.
II	7—15	Кишечник пуст.
III	16—50	В начале III стадии каловые массы встречаются в переднем отделе кишечника, а далее уже по всему кишечнику. В опытных условиях появление первых порций каловых масс наблюдается обычно в конце III — в начале IV стадии.
IV	50—75	Характерно выделение большого количества каловых масс.
V	75—100	То же.

Обычно различают 5—6 стадий разрушения пищи, отличающиеся как морфологическими изменениями заглоченных организмов, так и изменениями их веса. Исследование последовательности разрушения пищевых организмов было проведено для рыб Баренцова моря А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936, 1937), для Черного моря — К. Р. Фортунатовой (1940, 1950).

Приводим описание пяти стадий переваренности по внешним признакам разрушения организмов.

1. Пища только что заглочена. Нарушения структуры пищевого объекта почти незаметны.

2. Пища слегка переварена. Наружные ткани сильно разрушены. У рыб отсутствуют чешуя и частично кожа. Слегка разрушены стенки брюха, но внутренности еще целы. Такие же легкие разрушения заметны и на голове.

3. Пища сильно переварена. Организмы еще сохранили свой общий облик, но разрушение пошло уже далеко: разрушены брюшные стенки и внутренности, плавники. Кости головы легко распадаются.

4. Остатки. Организмы потеряли свой первоначальный облик, и определение их уже затруднительно. Голова совершенно разрушена. Скелет иногда цел и на нем еще имеются отдельные группы мышц, хвоста нет. Эта стадия обыкновенно называется «стадией тушки».

5. Следы. Отдельные куски тканей и кости. Дольше всего сохраняются отоциты, глоточные и нижнечелюстные кости.

Теми же авторами приводится определение изменения и веса заглоченных организмов и определен средний процент разрушения пищи для разных стадий переваренности (табл. 36).

По данным А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой (1936), интенсивность разрушения рыбы в кишечном тракте хищника можно разделить на две фазы: первая, когда перевариваются легко разрушающиеся части — покровы и мышцы, вторая, когда разрушаются трудно перевариваемые части — кости, отоциты. Первая фаза — эффективного переваривания — у рыб Баренцова моря, при температуре 8—10°, длится от 2 до 4 суток (в зависимости от вида хищника и степени наполнения его желудка). В это время переваривается около 75—80% всей пищевой массы. Вторая фаза — остаточное переваривание — продолжается от 1 до 2 суток, когда перевариваются оставшиеся 20—25% пищи.

Процесс разрушения пищевого комка характерен для каждого вида, но он протекает различно и у каждой рыбы. Эти индивидуальные колебания скорости переваривания пищи бывают иногда значительными. Для использования экспериментальных данных по скорости переваривания при расчислении суточного потребления рыб необходимо провести серию опытов,

на основании которых можно вывести средние по скорости переваривания данного вида при определенной температуре.

Приводим рабочую схему стадий переваренности пищевых организмов, составленную при экспериментальном изучении питания черноморского ерша (Фортунатова, 1950) (табл. 37).

Таблица 37

Схема стадий переваренности пищи у морского ерша

Сезон		З и м а	В е с н а	Л е т о	О с е н ь
Месяцы		XII, I, II, III, IV	IV, V, VI	VII, VIII	IX, X, XI
Температура воды		7—13°	14—20°	(20) 22—25°	20—23°
стадия переваренности	разрушение пищи, %	время, потребное на разрушение пищи, часов			
I—II	0— 6	0— 24	0—18	0—15	0—18
	6— 15				
III	15— 50	24— 72	18—48	15—24	18—48
IV	50— 80	72— 96	48—68	24—40	48—68
V	80—100	96—144	68—96	40—48	68—96

Интенсивность разрушения пищевого комка зависит от сезона, температуры воды, от возраста хищника, от величины пищевого комка и его видового состава. Чем старше хищник и чем большего размера заглоченная пища, тем медленнее происходит переваривание пищи.

Данные опытных наблюдений удобнее всего заносить на специальную для каждого вида и для каждого опыта карточку. Приводим образец карточки, применявшийся при изучении питания хищных рыб дельты Волги (табл. 38).

При наличии фотоаппарата желательно для иллюстрации сделать несколько снимков морфологических изменений заглоченных организмов.

О п и с а н и е о п ы т а. Щука была поймана 24.IX в 20 час. и отсажена в садок № 3. Через два дня — 26.IX в 21 час. — в садок были пущены три экземпляра молоди воблы общим весом 9,2 г, что составляло 0,58% веса щуки. В 22 час. осмотр садка показал, что пущенные в садок воблы съедены.

Щука выловлена и вскрыта через 24 часа. При вскрытии обнаружены 3 экземпляра воблы разной степени разрушения.

Вобла № 1 в III стадии переваренности — 43,2% разрушения; разрушена чешуя, кожный покров, брюшная полость и несколько деформирована голова.

**Карточка экспериментальных наблюдений над скоростью переваривания
пищи у хищных рыб**

Вид — щука			№ опыта—46			Год — 1949			
Дата и час			Температура воды — 15°						
кормления — 26.IX, 22 час.			% наполнения желудка						
вскрытия — 27.IX, 22 час.			первоначальный			конечный			
			0,58			0,23			
Продолжительность опыта 24—часа.									
Размеры: хищника			жертвы			№ пищевого организма:			1 2 3
Вид	Щука	Вобла	Вес пищевого комка			2,10	0,85	0,80	
№ жертвы		1 2 3	при вскрытии			3,75			
Длина (см)	49,0	6,3 5,3 5,8	Стадия переваренно-			III	IV	V	
Вес (г)	1590	<u>3,7 2,9 2,6</u>	сти			43,2	70,7	69,2	
		9,2	% разрушения			<u>59,2</u>			
Пол ♂									
Ст. зрелости II									

Вобла № 2 и 3 — в IV стадии — тушки. Голова и хвост разрушены; сохранились позвоночник с кусками мышц и две пары глоточных костей — 69 и 70% разрушения.

Всего за сутки разрушилось 59,2% заданной пищи.

На всем протяжении кишечника, особенно в начальной его части, имеются каловые массы.

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ СУТОЧНОГО РАЦИОНА ХИЩНЫХ РЫБ
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

Определение суточного рациона у типичных хищников, обладающих четко выраженным, мощным желудком, можно произвести комбинированным методом исследования, построенным на определении качества и количества потребляемой хищником пищи в естественных условиях и установлением продолжительности ее переваривания в эксперименте. Располагая данными, собранными как методом полевых, так и методом экспериментальных наблюдений, переходим к способу расчисления суточного потребления пищи.

Для получения данных о суточном рационе, как известно, необходимо установить количество пищи, приходящееся в среднем на одну особь в одни сутки. Хищные рыбы принимают пищу с разными интервалами, причем в природных условиях, как

правило, число пустых желудков составляет у хищников значительный процент. Это показывает, что хищники потребляют пищу с большими промежутками. В отдельные периоды в желудках хищников можно обнаружить пищу в разной степени разрушения. Это показывает, что хищники многократно питались за период перед поимкой, но процесс переваривания съеденной за это время пищи еще не закончился.

Поясним сказанное на конкретном примере. У щуки в дельте Волги в октябре, при температуре 10—11°, переваривание пищи происходит в течение трех суток, при этом в первые сутки переваривается до 50% всей массы пищевого комка, т. е. разрушение доходит до IV стадии, захватывая I, II и III стадии, во вторые сутки разрушается 30% пищевого комка (IV ст.) и в третьи — последние 20% (V ст.). На четвертые сутки пища в желудке хищника отсутствует. В зависимости от частоты приема пищи за три дня, предшествующие вылову, в желудке хищника можно обнаружить до семи различных комбинаций стадий переваренности. В трех случаях пища может находиться только в одной стадии переваренности²², в трех случаях — в двух стадиях одновременно и в одном случае пища в желудке может быть во всех трех стадиях разрушения.

Взятая в III пятидневку октября на анализ питания проба состояла из 29 щук. Из них питалось 20 экз. Обнаруженная в их желудках пища находилась в различных стадиях переваренности (табл. 39).

Таблица 39

Распределение пищевых организмов в желудке щуки по стадиям переваренности

Стадии	Число стадий переваренности в одном желудке ^е						Всего			
	1		2		3		питалось	пустых	итого	
	I, II, III	IV, V	I—III, IV	I—III, V	IV, V	I—III, IV, V				
III пятидневка октября						—				
Всего.		5	4	2	4	—		20	9	29

²² I, II, III стадии, поскольку они все протекают в одни сутки, мы в данном случае объединяли в одну стадию, соответствующую одним суткам разрушения.

Определим интервалы, с которыми щука в это время питалась, подсчитав, из прилагаемой таблицы, число рыб, питавшихся в разные сутки до вылова (табл. 40).

Таблица 40

Интервалы в приемах пищи у щуки в III пятидневке октября

Время питания	Ежедневно	Через день	Через 2 дня	Через 3 дня	Всего рыб в пробе
Число стадий переваренности	Три	Две	Одна	Пусто	
Число рыб .	2	6	12	9	29
% %	6,9	20,7	41,4	31,0	100

В этот период число ежедневно питающихся щук незначительно и составляет лишь 6,9% от всей пробы. В основном рыбы питаются через 2 дня (41,4%). Большой процент составляют рыбы с пустыми желудками, т. е. питавшиеся за три и более дней до вылова.

Из той же табл. 39 можно определить и количество питавшихся рыб по дням (табл. 41).

Таблица 41

Степень переваренности пищи у щук, питавшихся в октябре, по дням

Время питания	В день вылова	Накануне вылова	За 2 дня до вылова	За 3 дня и более до вылова	Общее число приемов пищи
Стадии переваренности пищи	I—III	IV	V	Пустые	
Число приемов пищи	3+2+ +4+2	5+2+2	4+4+2	9	
Итого .	11	9	10	9	39

Естественно, что сумма приемов пищи не соответствует числу питавшихся особей в пробе, поскольку каждая из исследуемых рыб могла за период до вылова питаться не один раз, а два и даже три раза.

Располагая данными о времени питания каждой из рыб в пробе, перейдем к определению фактического количества съеденной за этот период пищи. Это количество дается в виде отношения перечисленных на живой вес организмов, обнаружен-

ных в желудке, к весу хищника, выраженного в процентах (см. журнал питания — табл. 27 графы 22 и 23).

Выписка данных по количеству съеденной пищи проводится не только в зависимости от времени, за которое определяется интенсивность питания (проба, пятидневка, месяц и т. д.), и от размера потребления, как это делается при определении общего индекса наполнения (см. табл. 34), но и учитывая стадию переваренности пищи.

При переваривании пищи в течение трех дней выписка материала из полевого журнала проводится по форме табл. 41. Материал объединяется по пятидневкам и рассматривается как единая проба, характеризующая питание хищника за этот сравнительно короткий период.

Суммируя данные по пятидневкам, можно получить и месячные и годовые рационы (табл. 42).

Выписка из журнала проводится по стадиям переваренности (графа 16) по каждому из видов пищи (графа 22), которые в сумме должны составить общее количество съеденной пищи (графа 23).

Поскольку хищники питаются неравномерно и со значительными интервалами, для установления количества пищи, потребляемой ими за каждый день, необходимо учитывать питание не только за истекшие сутки, но и за предстоящие дни. При двухдневной скорости переваривания величина суточного рациона будет равняться половине принятой за каждые сутки пищи, при трехдневной — одной трети, при четырехдневной — одной четвертой и т. д.

Допустим, что в день вылова было съедено количество пищи S , число питавшихся рыб в этот день было n , заглоченная в этот день пища будет перевариваться три дня. Следовательно, на день придется $(S : n_1) : 3$. За сутки до вылова было съедено пищи S_2 , а количество питающихся особей было n_2 , т. е. в этом случае на один день приходилось $(S_2 : n_2) : 3$ и т. д. Вычисленная по этим цифрам средне-арифметическая показывает среднее количество пищи, которое приходится на одну питавшуюся рыбу в сутки. Чтобы определить сколько в сутки приходится пищи на одну особь всего стада, нужно полученное число умножить на число питавшихся рыб в пробе и разделить на число всех просмотренных рыб. В результате получаем следующую формулу

$$x = \frac{(S_1 : n_1) + (S_2 : n_2) + \dots + (S_n : n_n)}{VN} \cdot \Sigma n,$$

где x — суточный рацион;

$S_1, S_2, S_3 \dots S_n$ — количество пищи, съеденное за разные сутки (в процентах к весу хищника);

Количество пищи, съеденное щукой в октябре 1949 г.

Вид — щука	Год — 1949		Месяц — октябрь						Место — р. Подплевая				
	I		II			III			н. г. д.	IV			
Стадия переваренности	I-III	IV	V	I-III	IV	V	I-III	IV		V	I-III	IV	V
	Графа *	5	4	7	13	6	13	11	9	10	12	5	13
Лягушка						1,96							
		2,22		2,93	1,74	2,95	1,12	2,63	0,42	3,69	1,32	0,97	2,86
		1,32		3,04	0,64	0,57	2,62	2,30	0,38	3,32	1,19	1,61	1,70
		0,18		5,52	3,68	3,75	1,59	2,64		2,98	0,62	0,67	1,80
				2,93	1,27	1,78	2,25	0,37		0,34	3,11		2,29
				2,22	0,40	2,77	2,02	1,01		1,00	11,29		1,34
				3,88	0,43		1,78	0,50		1,43	2,10		2,77
				1,10			1,77	3,75		1,86			1,37
				1,02			1,77			0,99			1,51
				2,22			1,35			0,86			
						2,61							
Сумма	3,72	—	20,52	12,50	11,82	20,84	13,20	0,80	16,47		19,63	3,25	15,64
Вобла		0,14		0,21		0,15	0,09				0,29	0,11	0,41
											0,33		
Уклея		0,09		0,06			0,30	0,06			0,12	0,26	
							0,06	0,19					
							0,19	0,08					
							0,12	0,14					
Сумма		0,09		0,06			0,67	0,47			0,12	0,26	
Общая сумма съеденной пищи (гр. 23)													

* Номера граф взяты из предыдущих таблиц. См. объяснение в тексте.

$n_1, n_2, n_3 \dots n_n$ — число рыб, питавшихся в данные сутки;
 V — число дней, потребное для переваривания пищи;
 Σ_n — число питавшихся рыб в пробе;
 N — число всех рыб в пробе.

Поясним сказанное на приведенном выше примере по питанию щуки в III пятидневку октября. Из табл. 41 (нижняя

строка) выпишем данные по количеству съеденной за эти дни пищи, а из табл. 40 соответствующие данные о количестве питавшихся за каждые сутки рыб.

Получаем данные (табл. 43).

Таблица 43

**Количество корма у щук в разные
сутки переваривания**

Продолжительность пребывания пищи в желудке, сутки	Количество съеденной рыбы	Число рыб, питавшихся в данные сутки
1-е	19,62	11
2-е	1,64	9
3-и	17,02	10
4-е	Пусто	9
и т. д.		

Поставив приведенные цифры в формулу, получаем:

$$\frac{(19,62 : 11) + (1,69 : 9) + (17,02 : 10)}{3 \times 29} \times 20 = 0,843.$$

Суточный рацион щуки в III пятидневке октября был равен 0,843. Помимо общего суточного рациона, по той же формуле определяется весовое значение отдельных компонентов в суточном потреблении хищника. В приведенном выше примере в суточный рацион щуки входили: вобла, сазан, укляя, густера и лягушка, которых было съедено по дням следующее количество:

Вид пищи	Число питавшихся рыб		
	1-е сутки	2-е сутки	3-и сутки
	11	9	10
Вобла	0,09	—	—
Сазан .	5,62	—	—
Густера	0,04	0,37	0,55
Укляя .	0,67	0,47	—
Лягушка	13,20	0,80	16,47

Проставляем эти данные в формулу и получаем:

$$\text{Лягушка: } \frac{(13,200 : 11) + (0,800 : 9) + (16,470 : 10)}{3 \times 29} \times 20 = 0,675.$$

$$\text{Сазан: } \frac{(5,620 : 11)}{3 \times 29} \times 20 = 0,117 \text{ и т. д.}$$

В результате проведенных вычислений получаем данные о составе суточного рациона щуки.

Вид пищи	Суточный рацион	Состав, %
Вобла	0,002	0,2
Сазан	0,117	13,9
Густера	0,023	2,7
Уклея .	0,026	3,1
Лягушка	0,635	80,1
Всего	0,843	100

Обработанный таким методом материал круглогодичных регулярных наблюдений по питанию хищных рыб позволяет судить о годовом потреблении хищника, о фактическом значении отдельных видов рыб в его рационе, о сроках появления и исчезновения этих рыб, об избираемости хищником различных видов рыб и т. д. Пример такой сводки приведен в работе К. Р. Фортунатовой (1955, табл. 44).

Видовой состав пищевых организмов, определяющих годовой рацион хищников, может быть выражен также в процентах. Зная годовой рацион, видовой состав компонентов, выраженный в процентах, средний вес хищника и средние веса потребляемых компонентов, можно определить число съеденных организмов. Приведем пример расчетов по годовому потреблению хищников (сомом) воблы. Один сом съедает за год 2,5—2,7 кг воблы. В этот вес входит и взрослая нерестящаяся вобла, и сеголетки в период летнего ската, и те же сеголетки, которые осенью, значительно подросшие, заходят снова из моря в реку на зимовку. По весу будет преобладать взрослая вобла, которая в рационе сома составляет 95—99% общего веса съеденной воблы. Так же можно выделить процент (по весу) сеголетков, съеденных летом, во время ската, и осенью, во время захода на зимовку. Имея эти данные, можно определить численность потребляемой хищником воблы в разные периоды ее жизни.

Пример. Сом, в возрасте четырех лет съедает за год 2717 г воблы, в том числе 2694 г взрослой, 4 г сеголеток и 19 г молоди. Проведя соответствующие вычисления, получаем следующие цифры, приведенные в табл. 45.

Такие же расчеты можно сделать в отношении других компонентов и каждого хищника.

Наличие приведенных данных исключает необходимость приводить в работе расчеты по частоте встречаемости пищевых организмов и по их числу.

Определение суточного рациона и его видового состава в зависимости от размера хищника приводится по той же

Суточный рацион щуки в дельте

Месяц	Пяти-дневка	Суточ-ный ра-цион	Вобла	Сазан	Лещ	Густе-ра	Уклея	Крас-нопер-ка	Ши-повка
Апрель	IV	0,867	0,498						
	V	3,170	2,988	0,078		0,003	0,003	0,001	
	VI	1,781	1,496			0,003		0,030	
Май	I	3,893	3,872						
	II	2,589	2,589						
	III	2,121	2,121						
	IV	0,384	0,340			0,042			0,002
	V	1,985				1,760	0,008		0,020
	VI	0,733				0,449	0,064		
Июнь	I	0,437			0,220				0,023
	II	0,084							0,023
	III	0,525	0,001			0,262			0,014
	IV	0,265				0,135			
	V	0,005							
	VI	0,000							
Июль	I	0,020		0,020					
	II	0,008		0,008					
	III	0,468		0,445		0,016			
	IV	0,841		0,642		0,158			
	V	0,732		0,578		0,067			
	VI	0,170		0,170					
Август	I	0,802	0,371	0,121		0,099	0,063		
	II	0,216		0,052		0,090	0,030		
	III	0,000							
	IV	0,315							
	V	0,949		0,930			0,019		
	VI	1,239	0,114	0,400					
Сентябрь	I	0,256		0,035					
	II	0,664				0,114	0,054		
	III	3,045	0,248	0,500		0,387	0,166		
	IV	2,566		1,023		0,308	0,165		
	V	2,089				0,180	0,026	0,661	
	VI	1,459				0,021	0,277		
Октябрь	I	1,898	0,007	1,058		0,072	0,004	0,022	
	II	1,583	0,007	0,052		0,022	0,001	0,032	
	III	0,843	0,002	0,117		0,023	0,026		

Волги (по Фортунатовой, 1955)

Сом	Щука	Судак	Окунь	Жерех	Сопя, пес- карь, ерш, бычок, васьк	Лягушка	Рак	Насе- комые	Млекопи- тающие
						0,369 0,054 0,252			
			0,191			0,021 0,220			
						0,217 0,039 0,184 0,130		0,022 0,064 0,005	
	0,026		0,015 0,087	0,007					
0,064			0,010			0,084 0,005 0,162 0,715	0,033 0,153		
				0,047		0,221 0,496 2,197 1,593 0,197 1,164	0,047		
		0,348				0,735 1,121 0,675			

Годовое потребление сомом воблы в дельте Волги

Категория воблы	Основной сезон потребления	Средние размеры воблы		Съедено хищником		
		длина, см	вес, г	граммы	штуки	% по весу
Взрослая	Весна (апрель — май)	16,0	100,0	2694	27	45,81
Сеголетки	Лето (июнь — июль)	3,3	0,6	4	6	0,07
Молодь	Осень (октябрь)	5,0	2,5	19	8	0,32

формуле, не разбивая материал по пятидневкам и обобщая его по месяцам. Выписка материала проводится по форме табл. 42, но вместо графы «пятидневка» ставится графа «размер хищников». Отмечается число рыб, каждого размера, питавшихся в данные сутки.

Приведем в заключение некоторые сведения о годовом рационе хищных рыб, полученных изложенной методикой (Фортунатова, 1950, 1955 гг.).

Водоем	Вид	Годовой рацион, кг
Дельта Волги	Сом	1,70—2,10
То же	Судак	2,02—2,39
» »	Щука	3,41—3,44
Черное море	Морской ерш	3,86—4,10

Приведенное количество пищи съедается одним экземпляром хищника. Для того, чтобы иметь представление о размере потребления пищи всем стадом хищника, нужно иметь данные о численности этого стада, о его распределении, о размерах рыб, составляющих это стадо. К сожалению, данными о численности рыб исследователи пока не располагают, поэтому все расчеты, связанные с численностью рыб, могут носить лишь весьма приближенный характер.

Расчеты могут быть произведены путем производства систематического облова некоторого органического участка водоема с подсчетом средней площади облова, либо путем использования данных промысловой статистики. В обоих случаях в расчет принимается лишь нижняя граница запасов. Кроме знания численности вида, необходимо иметь данные об изменении возрастного состава рыб в течение года, а при использовании материалов промысловой статистики — сведения о распределении рыб в водоеме. В случае неоднородного возрастного состава во времени и пространстве необходимо производить отдельный под-

счет как за отдельные периоды, так и по различным участкам водоема.

Зная количество пищи, потребляемое рыбами различных возрастных групп в течение года, смену возрастного состава уловов по сезонам и имея расчеты по числу хищных рыб, приходящемуся в среднем на 1 га, можно подсчитать количество корма, потребляемого в течение года стадом хищников, населяющих 1 га площади. Такой подсчет был проведен для населяющего литорали Черного моря морского ерша (Фортунатова, 1950).

Чтобы представить степень полезности или вредности хищника, необходимо произвести не только суммарный подсчет потребляемого им количества пищи, но и выяснить потребление отдельных видов, за счет каких возрастных групп идет наращивание веса хищника, т. е. располагать данными о кормовой базе водоема. Не имея данных по кормовой базе, т. е. по ихтиофауне, естественно, нельзя подойти к основному вопросу — определению значения хищника в общем пищевом балансе водоема. При выяснении значения хищников в рыбном хозяйстве необходимо учитывать всю совокупность факторов, определяющих взаимоотношения хищников и кормовой базы. Для хозяйственных выводов нужно учитывать ценность как самих хищников, так и рыб, входящих в состав их питания.

КОРМОВОЙ КОЭФФИЦИЕНТ

Основным показателем рентабельности хищных рыб, обитающих в водоеме, является кормовой коэффициент, т. е. отношение веса съеденного корма к весовому приросту хищника. Кормовой коэффициент является величиной, наиболее легко применяемой для решения вопросов потребления кормовых запасов. Он дает возможность в расчетах живого корма, потребного для существования популяции, исходить из изучения самой популяции. Кормовой коэффициент сильно меняется по отдельным сезонам и, вычисленный за один какой-либо сезон или период, не может применяться для годовых расчетов.

У рыб, с различной биологией питания, величина кормового коэффициента значительно отличается. Факторами, определяющими величину кормового коэффициента, являются степень подвижности рыбы и темп весового прироста. Как правило, у хищников подстерегающего типа, особенно ведущих придонный, мало подвижный образ жизни, кормовой коэффициент бывает меньше, чем у активно подвижных обитателей толщи воды. Для большинства рыб, относящихся к группе хищников, кормовой коэффициент укладывается, примерно, в границах 5—10.

Кормовой коэффициент может быть определен как в экспериментальных условиях, так и в естественных.

В экспериментальных условиях, где возможно параллельное изучение потребления и прироста массы тела, определение количества корма, потребного рыбе на образование единицы массы тела не представляет затруднений. Для вычисления коэффициента сумма пищи, съеденной рыбой за изучаемый период, делится на прирост рыбы за тот же период.

Определение кормового коэффициента в естественных условиях не может претендовать на большую точность и имеет приближенный характер. Годовое увеличение веса хищника можно установить по изменению средних навесок у рыб разных возрастных групп. При вычислении среднего веса по возрастам применяется метод перечисления по данным соотношения веса и длины. Эти данные меняются в зависимости от сезона и степени упитанности рыб, что необходимо учитывать при определении приростов веса за отдельные периоды.

Приведем пример вычисления кормового коэффициента по наблюдениям за питанием сома в естественных условиях. Сом в возрасте четырех лет имеет в среднем длину 76,0 см при весе в 2800 г при рационе 1,9 собственного веса. Следовательно за год им было съедено $2800 \text{ г} \times 1,9 = 5320 \text{ г}$. За тот же период он прибавил в весе 860 г. Чтобы определить количество пищи, потребное на увеличение веса сома на 1 г, нужно $5320 : 860 = 6,2$, что и будет являться его кормовым коэффициентом.

В зависимости от возраста хищника меняется как средний прирост веса, так и годовой рацион, что определяет и изменение кормового коэффициента. Кормовой коэффициент увеличивается, как правило, с возрастом хищника.

Приведем некоторые данные по кормовому коэффициенту хищных рыб, полученные по наблюдениям в естественных условиях.

Водоем	Вид	Кормовой коэффициент
Дельта Волги	Щука	8,8
То же	Сом	6,2
» »	Судак	5,1
Черное море	Морской ерш	6,4

Установление годового рациона хищных рыб позволяет судить о количестве потребляемых ими в течение года рыб, о смене видового состава питания, о значении в питании промыслово-ценных рыб, о размерном (возрастном) составе потребляемых рыб и т. д.

Дальнейшая оценка значения хищников должна проводиться на основании анализа пищевых отношений в водоеме. Для

определения отношений между различными видами хищников и между хищниками и видами, за счет которых идет их откорм, необходимо, кроме данных о годовом потреблении хищников, располагать сведениями по биологии рыб водоема, по условиям откорма и по промысловой статистике. Перечислим ряд вопросов, подлежащих изучению:

а) тип динамики стада рыб, потребляемых хищниками, и особенности их воспроизводства;

б) темп роста и промысловая ценность хищных рыб и основных компонентов их питания;

в) кормовой коэффициент, являющийся выражением отношения веса съеденной хищниками пищи (т. е. рыб различной ценности) к его весовому приросту;

г) численность хищных рыб и тех видов, за счет которых происходит откорм (приближенные величины);

д) распределение и возрастной состав хищных рыб в водоеме;

е) экологические условия и гидрометеорологический режим водоема и т. д.

Пищевые взаимоотношения чаще всего даются в виде схемы пищевых связей, или сопоставлением спектров питания различных видов хищных рыб (выраженные в процентах встречаемости, общих индексов наполнения, веса пищи или рационов).

А. А. Шорыгиным (1939) и М. В. Желтенковой (1939) для определения пищевых отношений было введено применение индексов пищевого сходства²³.

При изучении пищевых отношений необходимо учитывать общность кормовой базы хищных рыб, ограниченность ее численности, доступность для данного вида и возрастной группы, расхождение годового ритма питания, избираемость которых характеризуется то сходством, то различием в потреблении массовых форм, способность хищных рыб переходить при изменении состава и численности их основной кормовой базы на питание другими организмами и т. д.

²³ Подробно о способе выражения пищевых отношений смотри специальную главу в данном руководстве.

Глава VII

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ

ВВЕДЕНИЕ

Бентосоядными рыбами называются рыбы, питающиеся представителями макробентоса — ракообразными, червями, личинками насекомых, моллюсками, иглокожими. В пище разных видов рыб удельный вес представителей этих групп различен; согласно А. А. Шорыгину (1952), среди бентосоядных рыб, например, Северного Каспия можно различить 3 группы — ракоедов, черве- и мотылеедов и моллюскоедов. В Азовском и Аральском морях, а также в пресных водах встречаются эти же группы рыб-бентофагов. В северных морях и в морях Тихого океана, помимо этих групп, имеются виды, значительную часть пищи которых составляют иглокожие.

В течение жизни той или иной рыбы значение пищевых организмов не остается постоянным, а по мере роста и в зависимости от времени и места ее обитания, меняется. Как правило, рыбы, по мере роста, переходят от потребления мелких, обладающих нежными покровами, организмов к потреблению более крупных, отличающихся более грубыми покровами, организмов.

Организмы макробентоса по сравнению с планктонными организмами относительно крупны, и все бентосоядные рыбы на ранних стадиях развития питаются планктонными организмами — микроскопическими простейшими и коловратками, затем более крупными планктонными ракообразными. Бентосоядными рыбы становятся лишь при достижении ими определенного размера; у разных видов рыб переход от планктонного к бентосному питанию осуществляется при разных размерах; например,

тарань переходит от потребления планктонных организмов к потреблению бентосных при меньших, чем лещ, размерах. При переходе рыбы на потребление бентосных организмов вначале также потребляются более мелкие, с нежными покровами, организмы, затем более крупные. Так, например, молодая мелких размеров вобла, тарань, речная камбала в значительном количестве потребляют ракообразных, более старые и крупные особи этих видов питаются почти исключительно моллюсками, причем по мере роста рыб увеличивается и размер используемых ими моллюсков (Желтенкова, 1953, 1955а).

Некоторые виды рыб, перейдя от планктонного к бентосному питанию, весь последующий период остаются потребителями только донной фауны; к таким рыбам относятся пикша, морская и речная камбала, многие бычки, лещи, вобла, тарань. Такие, например, как палтус или треска, являющиеся в основном хищниками, в ряде случаев потребляют также представителей донной фауны, в том числе и таких крупных, как головоногие моллюски и крабы. В жизни этих рыб имеются периоды, когда донные организмы составляют существенную часть их пищи. То же отмечено и для камбалы-ерша, младшие группы которой потребляют бентосные формы, а у старших увеличивается значение рыбы (Комарова, 1939). *Pleuronectidae*, *Acipenseridae*, *Syringidae*, *Gadidae*, *Gobiidae*, *Cottidae* наших вод представлены в значительной мере видами, являющимися в той или иной степени потребителями бентоса.

Промысловые бентосоядные рыбы имеются как в морских, так и в пресноводных водоемах. Согласно данным, приводимым П. Г. Борисовым и А. С. Богдановым (1955), можно считать, что около 25—30% улова наших вод составляют рыбы, в той или иной мере потребляющие бентос.

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ

Характер питания рыб находится в тесной связи с их морфобиологическими особенностями, которые, в свою очередь, возникли в процессе эволюции как адаптация к потреблению определенного рода пищи. Особенности питания рыб накладывают отпечаток прежде всего на строение пищеварительной системы — рта, зубов, пищеварительного тракта.

Вобла, тарань и речная камбала, являющиеся типичными моллюскоядными рыбами, обладают приспособлениями, обеспечивающими использование моллюсков: вобла и тарань — глоточными зубами, речная камбала — желваками, расположенными в области глотки. Тот и другой орган служат для раздавливания створок моллюсков.

Гертлинг (Hertling, 1928) для камбал Балтийского моря и Л. В. Микулич (1954) для камбал Тихого океана показали связь между особенностями их пищи и строением глоточных зубов. Согласно Микулич, среди камбал Тихого океана можно различить 3 группы: типичные бентофагов, камбал со смешанным питанием и типично хищных. Типичные бентофаги отличаются относительно маленьким ртом и имеют конические, резцевидные или массивные с округлыми или плоскими вершинами глоточные зубы.

Зубатка имеет крупные зубы, которыми она откусывает и перетирает пищу — моллюсков и иглокожих (Зенкевич и Броцкая, 1931; Зацепин, 1939). У пикши — небольшой рот и «тёрка» у входа в глотку, помогающая, согласно предположению В. И. Зацепина (1939), отделению пищевых организмов от грунта, например освобождению полихет от их трубок.

Лещ, отличающийся относительно высоким потреблением зарывающихся в грунт организмов — червей, личинок насекомых, ракообразных, обладает выдвигающимся всасывающим ртом. Глоточные зубы леща значительно менее массивны, чем глоточные зубы воблы, особенно, как показал Т. Б. Берлянд (1957), массивны глоточные зубы кутума — потребителя крупных моллюсков.

Кишечный тракт осетровых рыб состоит из пищевода, желудка, кишечника и спирального клапана; у пикши и речной камбалы имеется желудок и кишечник, разделенные слабым сфинктером; вобла, лещ, сазан и другие представители семейства *Syrgrinidae* относятся к безжелудочным рыбам.

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ПИТАНИЯ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ

В обзоре истории исследования питания рыб А. А. Шорыгин (1952) показал, что данные о питании рыб имели вначале чисто качественный характер и приводились наряду с данными о других сторонах биологии рыб. Позже стали появляться работы, специально посвященные питанию рыб и имеющие четкие целевые установки. Параллельно шло и изменение методики обработки питания рыб — от перечисления пищевых компонентов, часто далеко не полного и сделанного на основании беглого просмотра малого количества случайно собранных рыб ко все более точному качественному и количественному анализу пищи и определению роли отдельных компонентов и, наконец, количества потребленной пищи. Переход этот совершался при помощи перехода от учета частоты встречаемости, количества экземпляров пищевых организмов и количества рыб с пустыми пищеварительными трактами к определению объема и

веса, а затем калорийности пищевых организмов и суточного и годового рациона рыб. Последние исследования основываются на большом материале. Так, например, в работе Л. А. Зенкевича и В. А. Бродкой (1931) использовано 9 тыс. экземпляров рыб, в работе А. А. Шорыгина (1952) — 13 тыс., в работе В. И. Зацепина и Н. С. Петровой (1939) — 12 тыс. желудков трески обработано количественным способом Зенкевича — Бродкой и у 163 тыс. экземпляров проведено визуальное определение характера питания. Хомансом и Нидлером (Homans and Niedler, 1946) обработано 15 тыс. желудков пикши.

Не имея возможности дать развернутый обзор изучения питания всех бентосоядных рыб по всем водоемам, мы вынуждены ограничиться некоторыми представляющимися нам наиболее характерными работами.

Наибольшее количество специальных исследований посвящено бентосоядным морским рыбам северных морей — представителям сем. *Gadidae* и *Pleuronectidae* и полупроходным — представителям сем. *Acipenseridae* и *Cyprinidae* наших южных морей. По рыбам Тихого океана и пресноводных водоемов имеется значительно меньшее число работ.

Современный метод исследования питания бентосоядных рыб возник в применении к исследованию питания рыб северных морей и получил дальнейшее развитие при изучении питания рыб наших южных морей.

Изучение питания рыб Атлантического и Тихого океанов

Особое внимание вызвали исследования в Балтийском, Северном и Баренцовом морях питания представителей сем. *Pleuronectidae* — морской камбалы (*Pleuronectes platessa* L.), речной камбалы (*Pleuronectes flesus* L.), лиманды (*Limanda limanda*: L.), камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides* Fabb) и представителей сем. *Gadidae* — трески (*Gadus morrhua* L.) и пикши — *Gadus* (*Melanogrammus*) *aeglephinus* L.

Для морской и речной камбалы характерна тесная связь особенностей роста с особенностями откорма (Kyle, 1928; Meyer, 1941; Fishing News, 1955; World Fishing, 1956).

Многочисленные работы исследователей датской школы — (Petersen, 1918; Blegvad, 1916, 1928, 1930, 1932; Boysen-Jensen, 1919) были посвящены исследованию кормовой базы, биологии и запасов корма камбалы и выяснению вопроса об обеспеченности камбалы пищей и о влиянии кормовой базы на запас камбалы. Исследования эти позволили, например, сделать вывод, что в Лимфиорде имеется избыток корма при относительно малом количестве рыб — потребителей бентоса. В результате

этого в Лимфиорд ежегодно пересаживается молодь морской камбалы из районов, менее богатых кормом. Молодь эта хорошо нагуливается и вылов ее составляет значительный доход (Blegvad, 1932; Зенкевич, 1953). Эти пересадки ведутся и в настоящее время.

При исследовании питания камбалы исследователями датской школы применялся точный видовой анализ содержимого кишечного тракта и учет значения пищевых организмов путем определения частоты встречаемости и веса пищевых организмов. Учитывая роль организмов в пище камбалы различных возрастных групп, Блевад ввел деление организмов на три группы — на пищевые организмы I и II класса и непищевые организмы.

Питание морской и речной камбалы и лиманды Балтийского моря (сборы экспедиционного судна «Посейдон») и пикши, мерланга и трески в Северном море исследовал Гертлинг (Hertling, 1928, 1939). Конечной целью работы являлось установление влияния питания на темп роста, распределение и миграции рыб и выявление конкурентов ценных промысловых рыб. Гертлинг показал, что характер пищи зависит от биоценоза, где рыбы обитают, и связан с особенностями строения рта и глоточного аппарата. При обработке материала по рыбам Балтийского моря (Hertling, 1928) употреблял подсчет числа экземпляров пищевых организмов, полемизируя с Блевадом и доказывал ему, что определение веса дает менее точные результаты, чем подсчет числа экземпляров. В дальнейшем при изучении питания рыб Немецкого моря (Hertling, 1939) дает вес пищи на 1 рыбу, калорийность пищи и числа экземпляров пищевых организмов. Гертлинг отмечает, что определение только веса или только количества экземпляров пищевых организмов дает неудовлетворительные результаты и следует пользоваться тем и другим.

В 1931—1932 гг. чрезвычайно большие работы по исследованию питания бентосоядных рыб — трески, пикши, ерша и зубатки Баренцова моря — были проведены ГОИНОм (Государственный океанологический институт) (Зенкевич и Броцкая, 1931). При этих работах оформилась методика весового анализа пищи, применяемая в настоящее время, т. е. тщательное, по возможности до вида, определение состава пищевого комка, определение веса отдельных пищевых компонентов и вычисление общих и частных индексов наполнения желудков. Для получения достоверного представления о характере питания анализу подвергалось большое количество проб рыбы, собранных в разное время в разных участках моря.

В работе о треске, по которой имелось наибольшее количество материала, были даны локальные и сезонные изменения

питания и показана связь между концентрацией трески и величиной индекса наполнения желудка. Эти исследования были продолжены В. И. Зацепиным и Н. С. Петровой (1939) по треске — В. И. Зацепиным (1939) и Ю. В. Болдовским (1944) — по пикше, И. В. Комаровой (1939) — по камбале-ершу, М. М. Брискиной (1939) — по непромысловым рыбам Баренцова моря, Е. С. Задульской и К. С. Смирновым (1939) — по суточному рациону трески, Н. С. Петровой-Гринкевич (1944) — по пищевым взаимоотношениям трески и пикши. При исследовании питания трески и пикши основное внимание было направлено на выявление зависимости распределения и миграции рыб от условий откорма. Зацепин и Петрова использовали не только обычные данные лабораторного анализа состава пищи, но и результаты визуального полевого анализа пищи. В работах И. В. Комаровой (1939) и В. И. Зацепина (1939), помимо общих и частных индексов наполнения желудков, дается индекс значимости — корень квадратный из произведения частных индексов на встречаемость пищевых организмов. Зацепин, кроме того, для пикши вычисляет индекс избирательной способности и указывает анатомические особенности, определяющие характер питания пикши и других бентосоядных рыб. Исходя из состава пищи, Зацепин дает величины кормового и не кормового бентоса. А. Ф. Карпевич и Е. Н. Бокова (1936, 1937) изучали скорость переваривания пищи треской и камбалой.

В дальнейших исследованиях питания рыб северных морей употреблялись различные приемы и методики.

А. И. Булычева (1948) при исследовании питания *Pleuronectes flesus*, *P. platessa*, *Limanda limanda* Восточного Мурмана, применяла метод встречаемости и вычисления весовых индексов Блевада. На основании сопоставления состава пищи морской камбалы и лиманды указывается наличие у них избирательной способности и дается деление донных организмов по Блеваду — на первоклассную и случайную пищу камбалы.

Хоманс и Нидлер (Homans a. Niedler, 1946) исследовали питание пикши у атлантического побережья Канады в районе Новой Шотландии. Разбиралось только содержимое желудков, организмы просчитывались и измерялись. Основные группы пищевых организмов взвешивались, и определялось их процентное значение (по весу) в пище пикши. В работе дается характеристика питания в зависимости от места, времени обитания и размера пикши. Обсуждаются особенности поведения пищевых организмов и особенности анатомического строения пикши. Маленький, вентрально расположенный рот и центр тяжести, расположенный в первой половине туловища пикши, показывают, что пикша должна питаться мелкими, слабодвижущимися, живущими у дна организмами. Пикша ест все, что имеется

в бентосе и доступно ей по размеру. Решающий фактор при потреблении — легкость лова пищи.

Браун и Ченг (Brown a. Cheng, 1946) изучали питание трески и пикши у Исландии и в Баренцовом море. Целью работы было выяснение поведения трески в связи с ее питанием. Для характеристики пищи дается количество штук пищевых организмов на 10 экз. рыбы. Дается сравнение состава пищи обоих видов.

Исследуя питание палтуса в различных районах Северной Атлантики у Исландии, Фарерских островов, в Северном море, Мак-Интайр (Mcintire, 1953) в качестве показателя использует встречаемость и объем пищи. На основании своих и литературных данных он обсуждает вопрос о соотношении размера рыбы и потребляемого ею корма и влияние температуры на интенсивность питания.

Мулицкий (Muliçi, 1947) при изучении питания речной камбалы Гданьского залива Балтийского моря употреблял только метод встречаемости. Дается изменение состава пищи по районам, сезонам, возрастным группам. Проводится сопоставление состава пищи камбалы и состава бентоса и сопоставление интенсивности питания, которая характеризуется количеством рыб с пустыми желудками, и жирности. Оказалось, что сезонные колебания интенсивности питания и жирности камбалы совпадают. В 1948—1949 гг. питание речной камбалы, как и питание других рыб Балтийского моря, исследовалось Балтийской экспедицией ВНИРО. При исследовании применялся весовой анализ пищи с последующим вычислением общих и частных индексов и встречаемости. Изучением питания молодежи речной камбалы занималась Е. Н. Бокова (1953), взрослых особей — М. В. Желтенкова (1953). На основании особенностей питания различных возрастных групп камбалы, пищевых отношений групп и особенностей кормовой базы средней части Балтийского моря был сделан вывод о целесообразности увеличения минимального промыслового размера речной камбалы, промысляемой в водах Латвийской ССР. Питанием молодежи трески в Балтийском море занимался Рейман (Reimann, 1955), который для характеристики откорма дает средний объем корма в желудках (в см³), среднее количество пищевых организмов на 1 рыбу и определяет количество организмов в пище условными обозначениями — редко, обильно, весьма обильно, массово.

Изучением питания трески в дальневосточных морях занимались Д. Н. Логвинович (1949), К. Т. Гордеева (1952), И. А. Полутов и И. И. Ершикова (1951). При обработке материала использовались индексы наполнения желудков. Оказалось, что в скоплениях треска питается более интенсивно, чем

в разреженном состоянии, и что в течение сезона откорма наблюдается изменение отношения трески к кормовым объектам. П. А. Моисеев (1953) показал, что распределение трески дальневосточных морей связано с распределением ее кормовых организмов и что вызванное переловом разрежение стада камбаловых рыб привело к увеличению их темпа роста.

Л. В. Микулич (1954) обработано питание 18 видов камбаловых рыб, обитающих у берегов Южного Сахалина и южных Курильских островов. 9 видов камбал являются типичными бентофагами, остальные имеют смешанное и хищное питание. Обработка проводилась методом индексов наполнения. Дается строение глоточного аппарата камбал с различным характером питания, о чем упоминалось выше, указывается размещение пастьбщ основных видов камбал, вычисляется избирательная способность и степень пищевого сходства камбал и даются схемы их пищевых отношений.

На табл. 46 показаны основные пищевые организмы некоторых промысловых рыб в морях Атлантического и Тихого океанов. Как видно из таблицы, донными организмами, составляющими пищу рыб, являются ракообразные, черви, моллюски и иглокожие. Наибольшее число потребителей имеют ракообразные и моллюски, офиуры употребляются в пищу меньшим количеством рыб. В различных морях состав пищи представителей одного вида или рода или даже представителей близких родов оказывается сходным, что видно на примере речной и морской камбалы Балтийского и Баренцова морей и на примере желтобрюхой камбалы — тихоокеанского аналога морской камбалы (Микулич, 1954); во всех трех случаях основу пищи камбалы составляют ракообразные, полихеты и моллюски. Пикша в Северном и Баренцовом морях и у берегов Канады питается в первую очередь иглокожими и моллюсками, треска в Балтийском, Северном и Баренцовом морях и в Тихом океане питается рыбой и ракообразными. Представители рода *Limanda* и в Баренцовом море и в Тихом океане имеют в своем рационе иглокожих.

Изучение питания рыб южных морей СССР

Весовая методика исследования питания бентосоядных рыб получила дальнейшее развитие и расширение сферы применения на рыбах наших южных морей. Наиболее обширные работы проводились на Каспийском море, в частности в его северной части, начиная с 1934—1935 гг. Из более ранних работ можно отметить работы А. Н. Державина (1916, 1918) и Н. Л. Чугунова (1918), в которых детально исследовалось методом встречаемости питание воблы и леща различных размеров

Основные пищевые организмы некоторых рыб морей Атлантического и Тихого океанов (указывается питание рыб преимущественно промыслового размера)

Вид	Балтийское море	Северное море	Баренцово море	Атлантический океан	Тихий океан
Речная камбала (<i>Platessa flesus</i> L.)	Моллюски, ракообразные (Гертинг, 1928; Мулицкий, 1947; Желтенкова, 1953)		Моллюски, ракообразные, полихеты, гефирен (Булычева, 1948)		
Морская камбала (<i>Platessa platessa</i> L.)	Моллюски, ракообразные, полихеты (Блевад, 1916 и др., Гертинг, 1928)		Моллюски, полихеты, ракообразные (Булычева, 1948),		Полихеты, моллюски, ракообразные (Микулич, 1954)
Желтобрюхая камбала (<i>Platessa quadriverticillatus</i> Pall.)					Полихеты, ракообразные (Микулич, 1954)
Малорогая камбала (<i>Glyptocephalus stelleri</i> Schmidt)			Черви, моллюски, ракообразные, офиуры (Есипов, 1949)		
Лиманда (<i>Limanda limanda</i> L.)					Иглокожие, полихеты, моллюски, ракообразные (Микулич, 1954)
Желтоперая камбала (<i>Limanda aspera</i> Pall.)					

Т а б л и ц а 46 (продолжение)

Вид	Балтийское море	Северное море	Баренцово море	Атлантический океан	Тн
<p>Камбала-ерш (<i>Hippoglossoides platessoides</i> Fabr.)</p> <p>Палтус (<i>Hippoglossus hippoglossus</i> L.)</p>			<p>Офиуры, моллюски, рыбы (Комарова, 1939)</p>	<p>Рыбы, ракообразные, головоногие, моллюски (Мак-Интайр, 1953)</p>	<p>Рыбы, осьминоги (Микулич, 1954)</p>
<p>Белокорый палтус (<i>H. hippoglossus stenolepis</i> Schmidt)</p> <p>Зубатка (<i>Anarichas latifrons</i> Steenstr. и <i>A. milog</i> Ol.)</p> <p>Пикша (<i>Gadus (Melanogrammus) aeglephinus</i> L.)</p>	<p>Иглокожие, черви, ракообразные, моллюски, (Гертлиг, 1938)</p>	<p>Иглокожие, моллюски, полихеты, гефирей (Дехтярева, 1931, Зацепин, 1939)</p>	<p>Иглокожие, моллюски (Броцкая, 1931)</p>	<p>Иглокожие, моллюски, полихеты (Хоменс и Нидлер, 1946)</p>	<p>Рыбы, осьминоги (Микулич, 1954)</p>
<p>Треска (<i>Gadus morhua</i> L.)</p>	<p>Рыбы, амфиподы, морской таракан, (Шурин, Халдино-ва)</p>	<p>Рыбы, ракообразные, черви (Гертлиг, 1938)</p>	<p>Рыбы, планктонные, и донные ракообразные (Броцкая, 1931; Зацепин и Петрова, 1939)</p>	<p>Рыбы, ракообразные (Логвинович, 1949; Гордева, 1952; Мойсеев, 1953)</p>	<p>Рыбы, ракообразные (Логвинович, 1949; Гордева, 1952; Мойсеев, 1953)</p>
<p>Мерланг (<i>Gadus merlangus</i> L.)</p>	<p>Моллюски, черви, ракообразные (Гертлиг, 1938)</p>	<p>Моллюски, черви, ракообразные (Гертлиг, 1938)</p>			

групп. Был установлен подробный список потребляемых организмов и общая картина хода питания этих рыб в течение периода откорма. По Державину, в пище взрослой воблы преобладали ракообразные.

В 1934 г. на Каспийском море Н. М. Киналевым (1937) изучалось питание бычков, А. Я. Белогуровым (1939) — питание осетровых рыб, и был впервые на Каспии применен весовой метод с вычислением частных и общих индексов. В 1935 г. научно-промысловой разведкой Северного Каспия проводилась подробная трехкратная съемка северной части Каспийского моря, собирался материал по распределению рыб, их кормовой базе и питанию. Работы по исследованию питания рыб проводились под руководством А. А. Шорыгина. При исследовании питания применялась методика Зенкевича — Броцкой, причем в ряде случаев, например при работе с воблой, пришлось пренебречь видовым определением редко встречающихся в пищевом комке организмов, определяя их до более крупных таксономических групп, но обязательно учитывая их вес. Ведущие же организмы, как бы это ни было сложно в отдельных случаях, например при содержимом кишечника, состоящем из раздробленных створок моллюда *Monodacna edentula* и *Adacna minima*, определялись до вида. При таком способе в ряде случаев приходилось смешивать при подсчетах фактические и реконструированные веса.

В 1935 г. исследованию подверглись практически все бентосоядные рыбы, населяющие северную часть Каспийского моря, — осетр (Белогуров, 1939), вобла (Желтенкова, 1939), лещ (Комарова, 1951, 1951а; Брискина, 1951), различные бычки (Шорыгин, 1939а). Были даны локальные, сезонные, возрастные и связанные с состоянием половых продуктов изменения питания рыб, показана связь питания рыб с кормовыми условиями отдельных районов и зависимость особенностей питания от глубины и температуры воды, установлена связь распределения рыб с распределением их кормовых организмов и показано влияние анатомических особенностей рыб на особенности их питания. На примере рыб Северного Каспия А. А. Шорыгин разработал методику исследования пищевых отношений рыб и показал степень использования кормовой базы Северного Каспия (Шорыгин, 1939, 1946, 1946а, 1948, 1952) и пути реконструкции рыбного хозяйства Каспийского моря (Шорыгин и Карлевич, 1948; Шорыгин, 1952). Сравнение кормовой базы и особенностей питания рыб Каспийского моря и других морей позволило сделать вывод о целесообразности укрепления кормовой базы бентосоядных рыб Каспийского моря путем вселения кормовых организмов в частности *Nereis succinea* и *Synedemia ovata*, что и было осуществлено в 1939—1941 гг.

Дальнейшее развитие работ по питанию бентосоядных рыб Каспийского моря пошло по разным направлениям. Непосредственным продолжением работ по исследованию условий естественного откорма рыб в 1953 г. явились работы по установлению суточного рациона воблы в аквариальных условиях (Бокова, 1938) и калорийности пищевых организмов (Желтенкова, 1939; Бокова, 1946). Знание суточного рациона и калорийности пищевых организмов позволяло уточнить данные о потреблении пищи рыбами и о кормовой ценности пищевых организмов.

Вторым направлением работ были повторные исследования питания наиболее важных промысловых рыб Каспийского моря, производившиеся в течение следующих лет (Брискина, 1947; Саенкова, 1947; Желтенкова, 1951, 1951а, 1951б). В отличие от большинства исследований, проводившихся на северных и тихоокеанских морях, игнорирующих годовые колебания питания рыб и рассматривающих суммарно материал, собранный в разные годы, в Северном Каспии уделялось большое внимание годовым изменениям условий откорма рыб, связанным с изменением их кормовой базы. Исследование питания и пищевых отношений воблы и леща за ряд лет показало, что изменения кормовой базы сказываются на темпе роста рыб и выходе рыбной продукции водоема. Так, например, в 1937 г. понижение темпа роста воблы, по сравнению с 1935 г. привело к потере примерно 38% улова.

Особенности питания воблы в 1935 г. позволили считать воблу типично моллюскоядной рыбой, что отличалось от выводов, делаемых на основании материала А. Н. Державина (1916). В 1937 г. количество ракообразных в пище воблы увеличилось; это заставило пересмотреть положение об отнесении воблы к типичным моллюскоедом. Для выяснения вопроса о типичной пище воблы на основании литературных данных, было рассмотрено питание разных представителей вида *Rutilus rutilus* L., одним из подвидов которого является вобла в пределах всего ареала его распространения. Сопоставление особенностей питания разных форм плотвы с их темпом роста и численностью популяций и с особенностями кормовой базы водоема, а также учет анатомических особенностей воблы — наличие у нее глоточных зубов с давящей поверхностью, позволяющих использовать моллюсков, — позволили считать, что вобла действительно является моллюскоядной рыбой. Вобла, так же как и другие представители вида *Rutilus rutilus* L., отгесняется более активными рыбами в наименее занятую нишу водоема; в условиях Северного Каспия вобла действительно является типично моллюскоядной рыбой. Изменение характера ее питания происходит только при изменении кормовой базы или численности других потребляющих те же корма рыб (Желтенкова, 1949).

В 1948—1950 гг. было проведено изучение питания всех бентосоядных рыб Северного Каспия с одновременным изучением их кормовой базы, имевшее целью выявить степень использования рыбами вселенного и хорошо прижившегося в Каспийском море *Nereis*. Оказалось, что нереис стал существенной частью пищи осетровых (Соколова, 1952) и некоторых видов бычков (Бирштейн, 1952) и что в результате вселения нереис пищевые отношения, например, у воблы, леща и *Neogobius melanostomus* (Pall.) в 1948—1949 гг. оказались менее напряженными, чем в 1935 г. (Бирштейн, 1952).

Третьим направлением развития работ по питанию бентосоядных рыб в Каспийском море является направление Лебедева — Новиковой по исследованию питания воблы для разработки методики разведки этой рыбы. Одной из задач при исследовании питания воблы в 1935 г. было выявление связи распределения воблы с распределением ее кормовых организмов, что могло быть использовано при разведке этой рыбы. Промысловая разведка Северного Каспия (Марти, 1948) пользуется данными о распределении кормовых организмов воблы для поиска ее скоплений и из года в год проводит работы по исследованию кормовой базы. Н. С. Новикова (1949), пользуясь методикой работы Н. В. Лебедева (1946) с элементарными популяциями воблы, разработала методику определения суточного рациона воблы в естественных условиях.

Знание суточного рациона воблы при знании мощности кормового пятна и численности кормящейся на пятне воблы должно дать возможность прогнозировать время пребывания популяции на пятне, т. е. определить степень устойчивости промыслового скопления (Новикова, 1949, 1956; Лебедев, 1950). В цикл работ по условиям откорма элементарных популяций воблы входит и работа Н. И. Чугуновой (1951), показавшей, что темп роста и скорость созревания воблы зависит в значительной степени от условий ее откорма.

Четвертым направлением в изучении питания бентосоядных рыб Каспия является исследование питания молоди воблы, леща и сазана, особенно привлекшее внимание к себе в последние годы в связи с разработкой проблемы колебания и регулирования численности промысловых рыб. Работы, с одной стороны, ведутся в дельте и придельтовых участках Северного Каспия, с другой стороны, в рыбхозах. При работах в дельте и придельтовых участках применяется весовой анализ содержимого кишечного тракта с последующим вычислением индексов наполнения (Элькиша, 1952, 1952а; Небольсина, 1952; Кузнецова, 1952; Воноков, 1952; Хорошко, 1952; Краснова, 1952), работы в рыбхозах ведутся методикой балансовых опытов (Кривобок, 1953), дающих возможность судить об уровне обмена.

зависящем от характера корма и выявить срок рационального выпуска молоди.

Пятым направлением является исследование морфобиологических особенностей молоди воблы, леща, сазана на разных этапах их развития, разработанное В. В. Васнецовым и его учениками (Васнецов, 1948) и показывающее, как те или иные особенности строения молоди отдельных видов рыб обуславливают состав их пищи.

Данные о питании бентосоядных рыб Азовского моря в двадцатых годах имеются в работах по биологии рыб (Дмитриев, 1931) и по продуктивности Азовского моря (Чугунов, 1926); при обработке использовался метод встречаемости пищевых организмов. В 1934 г. Н. В. Лебедев (1936) исследовал питание осетровых рыб Черного моря в связи с их распределением. При исследовании употреблялся визуальный просмотр содержимого пищеварительного тракта осетра по разделам для выявления основных пищевых организмов и установления времени начала и конца кормежки и учитывалось распределение пастбищ. В 1934—1937 гг. В. П. Воробьев (1938, 1938а, 1949) провел большие работы по изучению питания леща. При обработке содержимого кишечных трактов леща Воробьев пользовался вначале общим индексом наполнения кишечника и встречаемостью компонентов, так как считал сложным определение весового значения отдельных компонентов. В последующей работе он ввел для характеристики роли отдельных организмов индекс «Х.Р.» — произведение частоты встречаемости превалирующих организмов на общий индекс. Воробьев дал сезонные, локальные и возрастные изменения питания леща, питание леща в зависимости от зрелости половых продуктов, суточную ритмику питания леща. На основании сезонного учета донной фауны Воробьев составил карты выедания кормовых организмов, используемые для разведки донных рыб.

Азовской экспедицией ВНИРО в 1950 г. были возобновлены работы по питанию бентосоядных рыб — леща, тарани, рыбца (Желтенкова, 1955а), осетра (Костюченко, 1955), бычков (Костюченко, 1955а, 1956). Работы эти ведутся в течение нескольких лет. Основной задачей являлось установление условий откорма рыб до зарегулирования Дона, составление прогноза питания рыб при изменении режима Дона и разработка мероприятий по рациональному использованию нового кормового режима Азовского моря. При исследовании питания рыб применялся весовой анализ пищи, вычисление индексов наполнения кишечника и вычисление частоты встречаемости пищевых компонентов. В результате исследований были даны локальные, сезонные и возрастные изменения питания рыб, зависимость характера откорма рыб от кормовой базы, подсчитано количество корма, по-

требляемого бентосоядными рыбами, и дан прогноз изменения характера питания бентосоядных рыб при изменяющемся режиме. При разработке прогноза изменений питания рыб при изменении кормовой базы учитывались типичный характер питания данного вида рыб или отдельных его возрастных групп и предполагающееся изменение кормовой базы (Желтенкова, 1957). Помимо исследований питания рыб, связанных с прогнозированием и контролем условий откорма в новых условиях, питание изучалось также в связи с распределением рыб и состоянием их популяций. Так, В. А. Костюченко (1956) на основании исследования питания бычков в связи с их темпом роста и распределением указывает наиболее рациональные сроки и районы промысла. Сравнение особенностей питания леща в 1950—1951 гг. с особенностями его питания в 1934—1937 гг., когда работал В. П. Воробьев, показало ухудшение условий откорма леща в последние годы, что и нашло свое подтверждение в падении навески леща. В условиях Азовского моря в 1952—1955 гг. тарань являлась почти монофагом, откармливающимся гидробией. Гидробию потребляет не только тарань промысловых размеров, но и молодь тарани, длиной 5—7 см. Это показывает, что разведение тарани в рыбхозах Азовского моря целесообразно, так как при новом режиме Азовского моря предполагается увеличение количества гидробии.

Вместе с количественным исследованием питания взрослых рыб на Азовском море проводится и количественное исследование питания молоди бентосоядных рыб — леща и тарани. Питание молоди леща в течение нескольких лет исследовала Е. А. Фесенко (1955), применявшая весовой анализ пищи молоди леща и вычисление индексов. В результате показано изменение питания молоди леща по мере продвижения с пойменных водоемов к дельте. Питание молоди тарани в кубанских лиманах исследовали Н. П. Сушкина и Г. Г. Залуми; питание молоди тарани и леща в Таганрогском заливе — М. В. Желтенкова. На донских рыбхозах ведется исследование основного обмена у молоди леща (Кривобок и Дьякова, 1957).

В Черном море, в силу его специфических особенностей и слабого развития донной фауны, роль организмов этой группы в пище промысловых рыб невелика. М. М. Брискина (1954) исследовала питание барабули, учитывая встречаемость и весовое значение пищевых организмов и величину общих индексов. Барабуля длиной до 7 см питается ракообразными и личинками рыб, затем переходит на потребление моллюсков. Индексы наполнения кишечного тракта у барабули при этом сильно понижаются.

В монографии Г. В. Никольского (1940), посвященной рыбам Аральского моря и составленной на основании сборов

Основные пищевые организмы некоторых рыб южных морей СССР

Вид	Азовское море (по Желтенковой, 1955а)	Каспийское море (по Шорыгину, 1952)	Аральское море (по Никольскому, 1940)
Вобла (<i>Rutilus rutilus caspicus</i> Iak. u. <i>R. r. aralensis</i> Berg.) Тарань (<i>Rutilus rutilus heskeli</i> Nordm.) Лещ (<i>Abramis brama</i> L.)	Гидробия, кардиум Остракоды, монодакна, кардиум	Дрейссена, монодакна, адакна Кумацей, корофииды, адакна Гаммариды, дрейссена, хириномииды	Адакна, дрейссена Адакна, дрейссена Адакна, дрейссена, остракоды
Сазан (<i>Cyprinus carpio</i> L.) Рыбец (<i>Vimba vimba carinata</i> Pall.) Усач (<i>Barbus brachycephalus</i> Kessl.) Шемая (<i>Chalcalburnus chalcoides aralensis</i> Berg.) Осетр (<i>Acipenser güldenstädtii</i> Br.)	Монодакна, остракоды Корбуломия, синдесмия Нефтис, синдесмия, гаммариды Корбуломия, синдесмия, кардиум Синдесмия, кардиум, нерис Кардиум, нерис	Гаммариды, кумацей, корофииды, нерис, рыба Мизиды, рыба Кардиум, гаммариды, дрейссена Гаммариды, корофииды, кумацей Монодакна, гастроподы, гаммариды	Адакна, дрейссена, водоросли Воздушные насекомые, водоросли
Северюга (<i>Acipenser stellatus</i> Pall.) Бычок-кругляк (<i>Neogobius melanostomus</i> Pall.) Бычок-песочник (<i>Neogobius fluviatilis</i> Pallas) Пуголовка (<i>Benthophilus macrocephalus</i> Sauvage)			

1928—1938 гг., имеются данные о питании бентосоядных рыб — воблы, леща, сазана, усача, шемаи, белоглазки. Для характеристики питания применяются процентное значение организмов по весу в пище и общий индекс наполнения. Указываются сезонные и локальные изменения состава пищи и интенсивности питания, дается схема пищевых взаимоотношений рыб в различных частях Аральского моря и показана степень использования рыбами различных пищевых ниш. Пищевые взаимоотношения рыб в Аральском море сравниваются с пищевыми взаимоотношениями рыб в других водоемах — в Северном Каспии, в Великих озерах Северной Америки и в озерах Восточной Африки. Никольский приходит к выводу, что для повышения рыбопродуктивности Аральского моря надо увеличить поступление биогенных веществ из рек и провести акклиматизацию кормовых организмов и рыб.

В табл. 47 показан основной состав пищи рыб, главным образом промыслового размера, в южных морях СССР. Как видно из табл. 47 основными донными организмами, обеспечивающими откорм промысловых рыб наших южных морей, являются моллюски, ракообразные, в меньшей мере, черви. В разных водоемах сохраняется преимущественный тип питания представителей одного и того же вида, и вместе с тем, особенности кормовой базы водоема откладывают отпечаток на питание обитающих там рыб. Так, например, подвиды *Rutilus rutilus* — вобла и тарань — во всех трех морях оказываются потребителями преимущественно моллюсков, а у леща во всех случаях оказывается больше ракообразных, чем у представителей *Rutilus rutilus*. В Аральском море в питании всех рыб значительная роль принадлежит *Pontogammarus aralensis*. В разные годы пища одного и того же вида в одном и том же водоеме в связи с изменением кормовой базы и состава ихтиофауны меняется; на основании уже имеющегося материала табл. 47 может быть сильно расширена годовыми изменениями значения пищевых организмов. Так, состав пищи осетра в Каспийском море в 1948—1949 гг. оказался резко отличным от 1934—1937 гг., так как до 52% пищи осетра составлял нереис, акклиматизированный в Каспийском море в последние годы.

Изучение питания рыб в пресноводных водоемах

В пресноводных водоемах питание рыб, как правило, исследуется при проведении работ по рыбохозяйственной оценке водоемов. Так, например, в обширном труде П. Ф. Домрачева и И. Ф. Правдина (1926), посвященном рыбам оз. Ильмень и реки Волхова, имеются данные о составе пищи обитающих там рыб. Для характеристики значения пищевых компонентов

применялся учет их встречаемости. При исследовании питания пресноводных рыб употребляются, как и при исследовании питания морских рыб, разнообразные приемы — визуальная оценка значения пищевых компонентов, определение встречаемости и количества экземпляров пищевых организмов, определение веса пищи и индексов наполнения пищеварительного тракта.

В последнее время все чаще и чаще появляются работы, специально посвященные исследованию питания рыб пресноводных водоемов, во многих из них применяется весовая методика.

Так же обстоит дело и с исследованием питания бентосоядных рыб, обитающих в пресноводных водоемах. Дать даже в какой-либо мере приблизительный обзор исследований питания бентосоядных рыб в пресноводных водоемах не представляется возможным, поэтому приходится ограничиться привлечением лишь некоторых, появившихся в последнее время работ. Исследование В. Я. Панкратовой (1948), посвященное питанию волжских рыб, преимущественно лещу и стерляди, проводилось в связи с необходимостью получить представление об условиях откорма рыб в образующихся на Волге водохранилищах. При обработке материала применялось вычисление процента встречаемости, подсчет количества пищевых организмов, в некоторых случаях, вычисление процента по весу и вычисление индексов наполнения, представляющих отношение веса пищи к весу рыбы, выраженное в процентах. Сопоставление условий питания, темпов роста и упитанности рыб в разных условиях привело Панкратову к заключению, что в водохранилищах и молодь и взрослая рыба будут обеспечены пищей и что темп роста рыб в водохранилищах будет выше, чем в Волге.

Г. П. Романова исследовала питание различных видов рыб в Нижнем Енисее (1948) и в среднем течении Оби (1949). При обработке применялась количественная весовая методика Зенкевича — Броцкой и визуальная по пяти- и шестибальной шкале оценка значения пищевых компонентов; баллы по отдельным компонентам суммировались для всех рыб одного вида и вычислялось процентное значение компонентов в среднем для всех рыб — «пищевая значимость» компонентов. Характеристика питания рыб в сочетании с результатами исследования кормовой базы служила основой для суждения о пищевых взаимоотношениях рыб в разных участках реки и в различных водоемах поймы, и о влиянии пищевых взаимоотношений на распределение рыб и на использование кормовой базы. Для поймы среднего течения Оби делается вывод о недостаточном использовании ее кормовой базы и о целесообразности мелиоративных мероприятий, обеспечивающих поддержание уровня воды в пойменных водоемах, что позволит рыбам более длительный срок кормиться здесь.

Работа М. П. Сальдау (1953) посвящена рассмотрению пищевых ресурсов и питания рыб в пресноводных водоемах средней полосы СССР и Урала в связи с проблемой акклиматизации. В работе использован чрезвычайно обширный материал по условиям существования, в том числе по условиям откорма различных видов рыб в водоемах разного типа. На основании характера питания рыб, использования рыбами кормовой базы и пищевых взаимоотношений делается вывод о желательности акклиматизации тех или иных видов рыб и их кормовых организмов в конкретных водоемах.

П. Л. Пирожников (1955) исследовал питание и пищевые отношения рыб в дельте р. Лены и прилегающих к ней районах моря Лаптевых. Характеристика питания делается по частоте встречаемости, по количеству экземпляров и по весу как в процентном так и в абсолютном выражении, а также по общему индексу наполнения кишечника. Исследование пищевых отношений ценных в промысловом отношении рыб с другими представителями ихтиофауны привело к выводу о необходимости вылова малоценных рыб, потребляющих те же корма.

Хартли (Hartley, 1948) исследовал питание и пищевые взаимоотношения рыб в одной из рек в районе Кэмбриджа. При исследовании употреблялся метод встречаемости и подсчета пищевых организмов. На основании состава пищи Хартли делит рыб на четыре категории и указывает, из-за каких организмов могут происходить противоречия. Хайнс (Hynes, 1950), изучавший питание двух видов пресноводной колюшки и плотвы, делает обзор способов исследования питания рыб. Материал обрабатывался «способом точек» (см. главу II). Питание двух видов колюшек оказалось отличным от питания плотвы и сходным между собой. Несмотря на сходное питание, колюшки не вступают в противоречивые отношения из-за пищи, так как различаются по условиям нереста.

Особняком в области исследования питания пресноводных рыб стоят физиологические исследования Г. С. Карзинкина (1952) и его учеников по питанию плотвы, карпа, леща. Физиологические работы показали, что количество корма, захватываемого рыбой, зависит от разных факторов: температуры воды, качества корма, возраста рыб и т. д., и что при суждении о пищевой ценности кормов необходимо учитывать их химический состав и усвояемость рыбой.

Результаты этих исследований сыграли большую роль в критике и оценке частных и общих индексов наполнения желудочно-кишечных трактов, как показателей откорма рыб (Шорыгин, 1952), и должны постоянно учитываться при оценке качества питания конкретных видов рыб в естественных водоемах.

Основные пищевые организмы некоторых промысловых рыб пресноводных водоемов СССР

Вид	Оз. Ильмень и р. Волхов (Домрачев и Грабдин, 1926)	Волга (Панкратова, 1948)	Енисей (Романова, 1948)	Обь (Романова, 1949)	Дельта р. Лены (Пирожников, 1955)
Лещ (<i>Abramis brama</i> L.)	Хирономиды, личинки насекомых, планктонные, ракообразные водные растения	Олигохеты, ракообразные, личинки насекомых	Растительные организмы, имаго насекомых, моллюски, личинки хирономид	Личинки и имаго насекомых, моллюски	
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	Моллюски, водные растения, планктонные ракообразные		То же	Личинки и имаго насекомых, моллюски, планктонные ракообразные	
Язь (<i>Leuciscus idus</i> L.)	Водные растения, планктонные ракообразные				
Ерш (<i>Acerina cerina</i> L.)	Личинки хирономид и других насекомых, олигохеты, планктонные ракообразные, растения		Амфиподы, личинки хирономид и других насекомых	Личинки хирономид и других насекомых	
Стерлядь (<i>Acipenser ruthenus</i> L.)		Моллюски, личинки насекомых	Личинки хирономид и других насекомых		Личинки хирономид
Осетр (<i>Acipenser baeri</i> Br.)			Личинки хирономид, амфиподы		Донные ракообразные, личинки хирономид, моллюски
Сиг (<i>Coregonus lavaretus</i> L.)			Личинки хирономид и других насекомых, моллюски		

В табл. 48 показаны пищевые организмы некоторых промысловых рыб пресноводных водоемов. Основными донными организмами, за счет которых кормятся рыбы пресных вод, являются личинки хирономид и других насекомых, в несравненно меньшей степени, моллюски, донные ракообразные и черви.

Согласно М. П. Сальдау (1953), к бентосоядным рыбам пресноводных водоемов относятся лещ, язь, сазан, карп, густера, линь, ерш, большинство сигов, стерлядь, осетр. Пелядь, рипуса, корюшку, плотву, карася Сальдау относит к рыбам, частично питающимся бентосом, частично другими группами водных организмов — планктоном, растениями, воздушными насекомыми.

В различных водоемах, в зависимости от кормовых ресурсов характер питания представителей одного и того же вида может подвергаться разным изменениям, что очень четко видно на примере леща (Сомов, 1924; Wundsch, 1939) и особенно на примере плотвы (Желтенкова, 1949; Westphalen, 1956).

Сопоставление особенностей питания бентосоядных рыб в морских и пресноводных водоемах позволяет сделать вывод, что в морских водоемах по сравнению с пресноводными водоемами, бентосоядность рыб выражена более резко и имеет более стабильный характер. Многие рыбы, например лещ, или представители вида *Rutilus rutilus* L., являющиеся в морских условиях типичными бентофагами — потребителями моллюсков, донных ракообразных и червей, в условиях пресноводных водоемов потребляют планктонных ракообразных и растительные организмы. Различная степень стабильности бентосоядности рыб, обитающих в условиях разных водоемов, зависит от особенностей кормовой базы водоемов. Донная жизнь морских водоемов более богата и разнообразна и более стабильна, чем донная жизнь пресноводных водоемов, что и отражается на более разнообразном и более стабильном составе пищи рыб — потребителей донной фауны. Помимо особенностей донной фауны, особенности питания рыб в отдельных водоемах зависят как от морфобиологических особенностей самих рыб, так и от их места в иктнофауне водоема, определяемым в свою очередь пищевой пластичностью и активностью рыб (Шорыгин, 1952). Так, например, представители вида *Rutilus rutilus* отличаются малой пищевой активностью и высокой пищевой пластичностью и отесняются более активными рыбами в наименее занятую нишу водоема.

В пресноводных водоемах такой нишей являются ниша растительноядных рыб, в морских — ниша моллюскоядных рыб (Желтенкова, 1951б).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ ПИТАНИЯ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ

Методика исследования питания рыб состоит из четырех элементов: сбора материала, обработки содержимого желудочно-кишечных трактов рыб, цифровой и литературной обработки результатов. Методика сбора материала по питанию и цифровой и литературной обработки подробно изложены в соответствующих разделах главы II общей части руководства и в главе VI специальной части. Здесь мы подробно осветим методику анализа содержимого пищеварительных трактов бентосоядных рыб.

Приемы, употребляемые для анализа содержимого пищеварительных трактов бентофагов различны при исследовании питания желудочных и безжелудочных рыб, а также при исследовании различных участков содержимого пищеварительного тракта одной и той же рыбы. При работе с рыбами, имеющими желудок, пищеварительный тракт вскрывается ножницами и его содержимое шпателем перекладывается в чашку Петри, на часовое или предметное стекло, содержимое желудка отдельно от содержимого кишечника. Под биноклем и, в случае надобности, под микроскопом проводится определение систематического положения пищевых организмов и при помощи окуляр-микрометра или миллиметровой бумаги измеряется их размер. При проведении работ обычного типа берутся только крайние размеры встреченных в пище организмов. Если же ставится специальный вопрос, например, о влиянии хищника-рыбы на размерный состав популяции ее пищевых организмов, то размерный состав захваченных рыбой и обнаруженных в ее кишечнике организмов проводится более тщательно.

Организмы, находящиеся в желудке, обычно имеют хорошую сохранность и легко поддаются обработке. Организмы одного вида выделяются, просчитываются, обсушиваются фильтровальной бумагой и взвешиваются.

В кишечнике, а у безжелудочных рыб во всем пищеварительном тракте, пища находится в мелкораздробленном состоянии. У представителей карповых — воблы, леща, сазана и других — это происходит вследствие раздробливания пищевых организмов глоточными зубами; у камбаловых рыб, например у речной камбалы, имеющих в глотке желваки, раздавливающие пищу, моллюски и ракообразные в желудке имеют поврежденные покровы, но остаются целыми, в кишечном тракте створки моллюсков и хитиновый панцирь ракообразных распадается на отдельные фрагменты. Определение систематического значения организмов, а тем более выделение и взвешивание их, либо даже подсчет количества их экземпляров чрезвычайно

затруднителен и может дать искаженные результаты. При обработке питания безжелудочных рыб приходится применять комбинированную методику, используя приемы исследования и бентосоядных и планктоноядных и хищных рыб. Содержимое всего кишечного тракта или отдельных участков просушивается на фильтровальной бумаге и взвешивается. При разборе состава пищи по наиболее хорошо сохранившимся частям определяются организмы и их размер. Для Lamellibranchiata определение ведется по замкам и по структуре створки, определение Polychaeta — по ротовым частям, определение Chironomidae — по головным капсулам, определение Crustacea — по абдоменам (Cumacea; Gammaridae и др.), антеннам (Copepodiidae) и т. д.

В случае возможности, организмы одного вида выделяются, подсчитываются и взвешиваются. При большом же количестве организмов одного вида, подсчет их чрезвычайно трудоемок и не дает достоверных цифр, так как, например, замки двустворчатых моллюсков могут рыбами выплевываться, а Polychaeta могут заглатываться рыбой не целиком. Не дает достоверных результатов выделение и взвешивание раздробленных створок моллюсков и фрагментов ракообразных, так как практически невозможно выделить и определить видовую принадлежность всех фрагментов, при обсушке же фильтровальной бумагой, часть фрагментов утрачивается. В этом случае приходится прибегать к определению на глаз процентного значения компонентов. Определение процентного значения ведется применительно только к одной, обычно преобладающей группе организмов. Берутся только моллюски или только ракообразные и определяется значение отдельных видов. Определять процентное значение разных групп организмов (типа — моллюски — 80%, ракообразные — 20%) не следует, так как различный удельный вес этих организмов усугубляет ошибку глазомерной оценки. Организмы, имеющие в пище данного экземпляра рыбы подчиненное значение, взвешиваются или просчитываются и вес их реконструируется при помощи таблиц стандартных весов. Вес организмов, преобладающих в пище, находят как разность между общим весом пищевого комка и фактическим или реконструированным весом остальных организмов. В случае, если в пище находятся компоненты, имеющие очень малое значение, либо трудно выделяемые — водоросли *Carydophora caspia* песок, детрит — вес их определяется также на глаз, но время от времени проводится контрольный просчет их или провес.

У карповых рыб в кишечнике часто имеется большое количество слизи. Количество этой слизи также определяется на глаз, так как выделить ее целиком бывает возможно только в редких случаях (см. стр. 34). Для контроля проводится взвешивание слизи из тех кишечников, где это возможно сделать.

В случае, если реконструированный вес пищи оказывается выше фактического, он приравнивается к фактическому, и пропорционально уменьшаются веса организмов, у которых определялся реконструированный вес (образец расчета см. у Элькиной, 1952).

При исследовании питания таких рыб, как пикша (Зенкевич и Броккая, 1931; Зацепин, 1939) и речная камбала (Желтенкова, 1953) и в желудке и в кишечнике определяется весовое значение пищевых компонентов. При исследовании питания осетровых рыб (Белогуров, 1939; Соколова, 1952), содержимое пищевода и желудка определяется и взвешивается по видам: содержимое кишечника и спирального клапана взвешивается целиком и, в случае возможности, определяется преобладающий характер пищевых организмов.

При обсушке и взвешивании пищи следует учитывать, что вес пищи сильно зависит от ее влажности и, следовательно, от качества обсушки. Пищу рекомендуется обсушивать, слегка спрессовывая между несколькими листами фильтровальной бумаги и перекладывая с места на место, пока фильтровальная бумага не окажется сухой. На аналитических весах взвешивать пищу нецелесообразно, так как ошибка от различной степени обсушки будет перекрывать точность, даваемую аналитическими весами. При весе пищи более 1 г целесообразно пользоваться аптекарскими или техническими весами, дающими точность до 0,01 г, при весе пищи менее 1 г рекомендуется пользоваться торзионными весами на 1 или 0,5 г, дающими точность до 0,001 г.

При обработке содержимого кишечного тракта, помимо весового значения компонентов, следует также получить представление и о встречаемости, значении организмов по числу экземпляров. Чтобы получить представление о минимальном, среднем и максимальном количестве экземпляров пищевых организмов, следует проводить подсчет их количеств.

При обработке материала, который должен быть использован для определения суточного рациона, обработку кишечного тракта безжелудочных рыб проводят по трем разделам — переднему, среднему и заднему. Обработку можно вести или для каждой рыбы в отдельности (Новикова, 1949), либо при упрощенной обработке — для целой группы рыб (Новикова, 1951). При определении суточного рациона основное внимание направляется на определение веса пищи, а не ее состава. Для рациона нужен реконструированный вес, который получают либо непосредственно путем перехода от количества пищевых организмов к их весу при помощи таблиц стандартных весов, либо путем введения поправочных коэффициентов. Так, например, Н. С. Новикова (1949), чтобы получить реконструированный

вес моллюсков на основании их фактического веса, вводила поправку, исходя из того, что створка составляет 43% от общего веса моллюска.

Для восстановления весов донных организмов можно пользоваться данными из таблиц или графиков средних весов, имеющихся в работах Е. В. Боруцкого (1934—1935, 1958, 1959а), Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954), Н. С. Константинова (1950, 1954, 1956, 1958), Н. А. Перцова (1952), В. И. Жадина (1956), Ю. М. Беляева (1952), а также данными в ряде других работ по питанию бентосоядных как морских, так и пресноводных рыб.

При исследовании питания рыб в связи с их передвижением основное внимание должно уделяться качественному составу пищи, содержащейся в разных участках тракта. Знание расположения пищевых организмов в кишечном тракте в сочетании со знанием распределения донной фауны может дать представление о направлении движения рыбы. Такими индикаторами миграций рыб могут служить как смена в разных участках кишечного тракта организмов, составляющих основу пищи, так и нахождение в том или ином участке кишечного тракта редко встречающихся форм.

Все данные, получаемые при разборе содержимого кишечных трактов рыб, заносятся в специальные пищевые карточки (табл. 4). Методика дальнейшей обработки материалов по питанию (цифровая и литературная обработка) излагается в соответствующих разделах главы II руководства (стр. 38 и 52).

Глава VIII

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ

К планктоноядным рыбам обычно относят тех рыб, которые во взрослом состоянии питаются планктонными животными организмами. Типично планктоноядные рыбы — большинство видов сельдевых (Clupeidae) — представители родов *Clupea*, *Caspialosa*, *Alosa*, *Clupeonella*, *Sardina*, *Sardinella*, *Sardinops*, *Sprattus*, виды сем. анчоусовых (Engraulidae); из обширного семейства карповых (Cyprinidae) к типично планктоноядным рыбам можно отнести сравнительно небольшое количество видов; сюда относятся верховка [*Leucaspis delineatus* (Heck.)], шемая [*Chalcalburnus chalcoides* (Guld.)], синец [*Abramis ballerus* (L.)], пестрый толстолобик [*Aristichthys nobilis* (Rich.)], востробрюшка (*Hemiculter leucisculus* Bas.), уклейка [*Alburnus alburnus* (L.)], быстрянки (р. *Alburnoides*) и некоторые другие; зоопланктоном питаются сиги (р. *Coregonus*), имеющие верхний или конечный рот, как-то: ряпушка (*C. albula* L. и *C. sardinella* Val.), омуль [*C. autumnalis* (Pall.)], тугун [*C. tugun* (Pall.)], пелядь [*C. peled* (Gmel.)], а также представители семейств песчанковых (Ammodytidae), летучих рыб (Echocoetidae), голомянок (Comperoridae), атеринок (Atherinidae); к планктофагам относятся корюшки — *Osmerus eperlanus* (L.), *Hypomesus olidus* (Pall.), мойва — *Mallotus villosus* Müll., из сем. корюшковых (Osmeridae), макрелюшка — *Scombrex saurus* L. и сайра — *Cololabis saira* (Brev.), из сем. макрелюшек (Scombresocidae), сайка—*Boreogadus saida* (Lepechin) из тресковых (Gadidae) и др. Не лишне отметить, что типичные планктофаги имеются и среди акул, зоопланктоном питается гигантская акула (*Cetorhinus maximus* Gunn.).

Кроме организмов зоопланктона в пищевой рацион каждого планктофага могут входить растительные и животные организмы бентоса и зарослей, находящиеся в толще воды, особенно в реках, воздушные насекомые, упавшие в воду, а также пелагическая икра, личинки и мальки рыб.

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ

Особенно хорошо развиты жаберные тычинки, которые отфильтровывают пищевые организмы, захваченные в ротовую полость; у представителей семейства Clupeidae, питающихся зоопланктоном, жаберные тычинки преобразованы в очень нежный жаберный фильтр, который позволяет отбирать значительное количество планктонных форм (Световидов, 1950).

У сельдевых пищеварительный тракт состоит из двух основных отделов — желудка и тонких кишек, имеются пилорические придатки, в количестве до нескольких десятков, которые у некоторых видов соединены пучками. У акул, питающихся зоопланктоном, имеется спиральный клапан, присущий всем акуловым. У карповых планктоноядных рыб желудок отсутствует.

В связи с характером питания (животная пища) находится и длина пищеварительного тракта, которая составляет около 100% длины тела рыбы.

МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ

Планктоноядные рыбы, в основном сельдевые, являются важным объектом мирового рыболовства. По величине вылова они стоят на одном из первых мест по сравнению с другими рыбами. Общий улов сельдевых составляет около 37% от всего мирового вылова (Никольский, 1950, 1954). Вполне естественно, что изучению их питания уделялось очень большое внимание.

Как отмечал В. Г. Богоров (1934а), вопросом питания планктоноядных рыб занимались давно (имеется работа Н. Strome, 1784 г.), но эти исследования, начав с установления списка поедаемых форм, к настоящему времени вылились методически в два направления. Одно — в установление видов отдельных видов и групп по числу экземпляров данного представителя, другое — в определение частоты встречаемости. Оба эти направления дали ряд значительных работ: А. S. Hardy (1924), R. E. Savage (1926), P. Jespersen (1928) и др.

В. Г. Богоров в цитированной работе наглядно показал, «что метод частоты встречаемости или количества экземпляров весьма сильно искажает соотношение групп в смысле их значения как пищевого материала для рыб и потребления биомассы планктона», и пришел к выводу о необходимости для изучения питания планктоноядных рыб применения весового метода, разработанного Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой (1931). В результате ряда методических исследований им была составлена специальная инструкция по сбору и обработке материала по исследованию питания планктоноядных рыб (Богоров, 1934).

Мы считаем целесообразным привести основную литературу по питанию планктоноядных рыб морских и пресноводных водоемов СССР, в основном проведенные по методике Богорова или несколько видоизмененной методике (Кун, 1955). Так, питанию атлантической и мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.) посвящены работы Г. В. Болдовского (1941), Б. П. Мантейфеля (1941), беломорской сельди (*C. harengus maris albi* Berg) — Л. А. Чайновой (1939); в работе И. П. Николаева (1950) и других авторов освещено питание салаки (*C. harengus membras* L.) и балтийского шпрота (*Sprattus sprattus balticus* (Schn)); много работ посвящено изучению питания каспийско-черноморских сельдей, хамсы и кильки (Чайнова, 1940, 1951, 1954, 1958; Окул, 1941; Екатерининская и Изосимов, 1945; Остроумов, 1947; Никитин, 1946; Бокова, 1955а, 1955б; Корнилова, 1955; Барышева, 1951; и др.); на Дальнем Востоке изучалось питание дальневосточной сельди — *C. harengus pallasi* Val.) и тихоокеанской сардины или иваси — *Sardinops sagax* (Jenkins) (Бродский и Янковская, 1935; Янковская, 1937; Кун, 1949, 1955; и др.). Большое количество работ посвящено изучению питания планктоноядных сигов: ряпушки (Борисов, 1924; Есипов, 1941; Грандильевская-Дексбах и Троицкая, 1951; Покровский, 1953), омуля (Кожов, 1934; Шапошникова, 1940), муксуна (Есипов, 1941а), пеляди (Бурмакин, 1941; Сычева, 1955), а также других видов сигов (Алешин, 1939; Пирожников, 1950; Герд, 1951; Сальдау, 1953; Грезе, 1953; Грандильевская-Дексбах, 1957, и др.). Некоторые данные о питании корюшек приводятся у В. К. Есипова (1941б), Г. В. Никольского (1956), П. Ф. Домрачева и И. Ф. Правдина (1926), песчанки в Мурманских водах у В. Г. Богорова, Б. П. Мантейфеля и А. П. Павловой (1939), мойвы и сайры у А. И. Румянцева (1946, 1947), сайки у С. К. Клумова (1937) и Б. П. Мантейфеля (1943), синца у А. К. Гейнрих (1950) и Л. Е. Анохиной (1960). Приведенными работами далеко не исчерпывается вся литература по питанию планктоноядных рыб.

МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ

Методика сбора и обработки материала по питанию планктоноядных рыб зависит от поставленной перед исследователем задачи. Изучение питания одного или одновременно нескольких видов рыб (во всем водоеме или части его) должно сопровождаться изучением биологии кормовых организмов рыб и учетом абиотических факторов среды.

Составляется план круглогодичных сборов материала по районам и сезонам, исходя из имеющихся биологических и промысловых данных по изучаемой рыбе. Особо выделяются наиболее важные в промысловом отношении районы водоема, где материал собирается более систематически, чем в других районах, и во все промысловые сезоны года.

Материал следует собирать как в местах больших скоплений рыбы, так и при ее разреженном состоянии.

Наиболее ценный материал получается из активных орудий лова (разноглубинный и донный тралы, конусная сеть, обкидные орудия лова — кошелек, невод и др.), т. е. из таких, когда пойманная рыба ловится без выбора и не остается долго в воде, как это бывает при лове ставными и дрейфтерными сетями, в которых рыба отбирается по размерам и бывает в воде до суток и более.

Такой материал для изучения пищи рыб является дефектным, особенно при высоких температурах воды, так как пища в желудочно-кишечных трактах рыб сильно разрушается. Дефектным для изучения питания следует признать и лов на какую-либо наживку, когда ловится больше всего голодная рыба.

Для суждения о связи питания с распределением и поведением кормовых организмов в районе исследований производятся количественные сборы зоопланктона (*Mysidae*, *Euphasiidae*, *Amphipoda*, *Copepoda*, *Cladocera* и др.) для выяснения суточных и сезонных миграций основных кормовых организмов.

Сбор материала на стационарном пункте

Сбор материала на береговых наблюдательных пунктах при наличии рыбы в береговых водах на протяжении всего года позволяет проводить регулярные наблюдения над сезонными изменениями в питании рыб при условии правильной постановки наблюдений за подходами рыбы и различными факторами внешней среды в течение всего года, а не только во время путины.

Для характеристики пункта необходимо составить (в случае отсутствия) хотя бы схематическую карту расположения пункта в большом масштабе, нанести расположение поселка, места

стационарного сбора рыбы и планктона, указать места впадения рек и приблизительный размер последних, а также и другие характерные особенности берегов и дна. Необходима характеристика путины и всего промысла в данном районе; должны быть указаны: время подхода и ухода рыбы, величина промысла, характер применяющихся орудий лова (конструкция и размер).

Из каждого лова рыбы, произведенного одним орудием лова за один раз, берется проба рыбы в количестве 25 экз. без выбора. В случае большой неоднородности материала (разные возрасты или расы) проба берется в большем количестве — по 20 экз. разного размера. При одновременной работе нескольких различных орудий лова проба берется из каждого орудия. Желательно сбор рыбы производить активными методами лова (тягловый и кошельковый невода и т. д.).

При сборе рыбы из запертых губ моря нужно брать пробы рыбы два раза в сутки: во время прилива и отлива или днем и ночью. При длительном времени запора нужно брать пробы рыбы в начале постановки запорного невода и затем через 15 дней до конца запора.

В промысловое время сбор рыбы производится 1—2 раза в декаду при разной мощности подходов рыбы, а в остальное время — 2 раза в месяц.

Сбор материала по изучению суточного хода питания рыбы необходимо производить через равные (по возможности) промежутки времени в течение суток (желательно в течение двух суток подряд). Необходимо собрать материал по времени из фаз полного прилива и отлива и в промежутках между ними. Желательно иметь не менее 6—8 сборов в течение суток.

Сбор рыбы обязательно сопровождается одновременным сбором планктона, определением освещенности и температуры; желательны и другие гидрологические и химические данные. Эти работы необходимо вести в течение всего года. В промысловое время надо производить сбор планктона 1—2 раза в декаду, а в остальное время 2 раза в месяц.

Планктоновые ловы, а также гидрологические и гидрохимические определения производятся по возможности, в те же дни, в которые берутся пробы рыбы.

Сбор планктона необходимо делать на определенном заранее месте, характерном для места лова рыбы; эта станция должна быть легко находима (по буйку, по створам или другим признакам) и расположена на глубоком месте в море на расстоянии 0,5—1 мили от берега. При подходе рыбы пробы планктона следует брать не только на отмеченной станции, но и в местах скопления рыбы (на мелком месте) как можно чаще, желательно ежедневно. Ловы планктона в море производятся двумя сетями. Малой качественной сетью диаметром 30 см из газа № 16

или сетью Апштейна берется лов от дна до поверхности (вертикальный лов). Большой сетью Джеди диаметром 36 см (второй обруч диаметром 50 см) из газа № 38 берется один (от дна до поверхности) или два (по горизонтам) вертикальных лова. При вертикальных ловах сеть поднимается со скоростью 1 м в 2 секунды. Более подробно методика сбора планктона в море описана у В. А. Яшнова (1934).

Ловы планктона в континентальных водоемах производятся батометрами, планктонными сетями или планктоночерпателями. Подробное описание методики лова приведено у И. А. Киселева (1956).

Сбор материала на экспедиционных и промысловых судах

Материал необходимо собирать как в береговых районах, так и в открытом море, применяя активные орудия лова.

Сразу после подъема улова на борт, из первой порции проанализированных ихтиологами рыб, берется проба в 15—20 экземпляров одного вида. При наличии в уловах большого колебания размеров этого вида берутся пробы крупной, средней и мелкой рыбы, каждой по 10—15—20 штук. Если нельзя взять полную пробу при малом улове, берется все наличное количество рыб, даже единичные экземпляры. Если визуальный анализ содержимого желудочно-кишечных трактов на месте не указывает на большие различия в составе пищи, количество рыб в пробе с 15—20 экз. можно уменьшить до 10 экз.

Если при массовом ихтиологическом анализе пойманных рыб будет обнаружено, что процент питающихся особей очень мал, следует, кроме обычной взятой пробы трактов, отметить в журнале количество рыб с пустыми кишечниками и, кроме того, отобрать из пробы для анализа содержимого лишь наполненные пищей желудочно-кишечные тракты.

В местах значительных зимних скоплений рыбы, как например на зимовке хамсы в Черном море (Чаянова, 1954), атлантической сельди в Норвежском море и др., количество рыб или их пищеварительных трактов, вследствие слабого зимнего питания, берется не менее 50 экз., особенно если не производится тщательного анализа всего желудочно-кишечного тракта на месте лова рыбы.

Мелкая рыба (килька, шпрот, молодь сельдей, укляя, корюшка и др.) для изучения питания фиксируется целиком. У крупных рыб (сельдь разных видов, разные виды сиговых, синец, пестрый толстолобик и др.) извлекается весь пищеварительный тракт, перерезается у глотки (возможно ближе к ротовому отверстию) и у ануса так, чтобы пища из кишечника

не выпадала. Более подробно методика сбора кишечных трактов изложена в главе II (стр. 19).

Каждый экземпляр рыбы или пищеварительный тракт с номером рыбы (№ по пищевому журналу) завертывается отдельно в квадратный кусочек (12 × 12 см) марли, а затем все 15—20 экземпляров, уложенных в два ряда, помещаются в большой (25 × 25 см) кусок марли, куда вкладывается общая этикетка. Образец этикетки приведен в табл. 2 в общей части.

Завернутая проба перевязывается суровой ниткой (не туго) и убирается в металлический ящик или банку в 10%-ным раствором формалина. Для более быстрого нахождения нужной пробы при более подробной обработке следует к ней привязывать номер, соответствующий нумерации пробы по журналу.

Журнал необходимо вести тщательно, отмечая в нем каждую пробу и все наблюдения, связанные с ловом рыбы. Образцы записей в пищевом журнале см. табл. 3 и 27—28.

Следует также собирать планктоноядных рыб, попадающих в качестве прилова в другие орудия лова (крупноячейные трапы, конусные сети и др.) или встречающихся в желудках хищных рыб, а также в желудках только что убитых птиц (чайки, глупыши, битоны и др.). Нередко сохранность заглоченных рыб и особенно их пищеварительных трактов бывает очень хорошая. Такие сборы важны особенно для открытых районов моря, где существующие орудия лова обычно плохо улавливают пелагических планктофагов.

При помощи сборов на суточных станциях или на основании данных отдельных проб, собранных в разные часы суток, желательно ориентировочно установить периодику питания и затем брать пробы преимущественно в часы интенсивного питания рыбы.

МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ

Обработка материалов в полевых условиях

Детальная качественная и количественная обработка содержимого желудочно-кишечных трактов производится только в лаборатории на берегу. Во время экспедиции или на наблюдательном пункте нередко бывает необходимо провести некоторый минимум обработки трактов помимо зафиксированной пробы для того, чтобы ориентироваться в основных показателях питания рыб в данном месте или в данном районе (по нескольким пробам). Особенно это важно при поиске рыбы. Следует учитывать при этом, что содержание пищеварительного тракта нередко может служить показателем того, на какой глубине

держится и питается рыба. Так, например, при наличии массового количества фитопланктона в воде присутствие или отсутствие водорослей в желудке и кишечнике рыб может показать, где держится рыба — в слое цветения или ниже.

Количественная обработка. Для количественной обработки материала в полевых условиях необходимо следующее оборудование.

При применении весового метода обработки необходимы: крупные аптекарские весы или техно-химические (с точностью до 0,01 г), разновесы (комплект), предварительно взвешенные часовые стекла и чашки Петри (диаметром от 5 до 8 см), воронка стеклянная и металлическая, куски шелкового газа и фильтровальная бумага. При применении объемного метода обработки необходимы мерные сосуды.

Методика обработки следующая. У отобранных из улова 10—15 штук рыб производится индивидуальное взвешивание выделенного и обсушенного на фильтровальной бумаге (до исчезновения влаги) пищевого комка или определяется его объем путем вытеснения жидкости. В последнем случае в мерный сосуд наливается вода, примерно до половины, и отмечается уровень; затем в сосуд опускается содержимое желудка или кишечника, предварительно обсушенное на фильтровальной бумаге так, чтобы не оставалось на ней влаги, но пищевой комок оставался бы во влажном состоянии. Объем вытесненной воды и будет объемом пищевого комка.

Затем крупные организмы (высшие раки, *Sagitta*, медузы и др.) выбираются из пищевого комка, подсчитываются, и определяется тем же путем их вес или объем. Вес или объем оставшихся мелких организмов определяется путем исключения веса или объема крупных из веса или объема всего пищевого комка.

Качественная обработка. Просматривается в чашке Петри и определяется видовой состав пищи с указанием преобладающего вида организма, его стадии развития и степени переваренности.

Количественные соотношения видового состава пищи по возможности определяются визуально по шкале: масса, много, порционно, мало, единично. В журнале следует отметить, каким условно количествам соответствуют эти обозначения.

Определяется степень переваренности организмов по следующей шкале:

1) организмы хорошей сохранности, без всяких признаков разрушения, т. е. только что заглоченные;

2) организмы слегка переварены — тело не развалилось на части, но хитин, например, у *Copepoda*, слегка размягчен, внутренности целы, но заметно деформированы и отошли со сторо-

ны спины, у некоторых отпала фурка; видовое определение и подсчет вполне возможны;

3) полупереваренные организмы — частично переваренные (разрушены на части головные сегменты, головогрудь без абдомена, без фурки, конечности отпали от головогрудь); целые рачки отсутствуют, но если и есть, то от прикосновения распадаются; определение и подсчет по фрагментам возможны;

4) сильно переваренные — совершенно разрушенные организмы, но определяемы иногда по глазам, ножкам, клешням, отолитам, каудам и другим частям;

5) неопределимая масса, без наличия форменных элементов.

Определение степени переваренности особенно важно при обработке суточного сбора рыбы; оно позволяет судить о том, как часто происходит прием пищи в течение суток, на каких скоплениях кормовых организмов рыба кормилась; например, если желудок полон организмами однородной сохранности, значит, питание происходило в очень короткий промежуток времени и при массовом скоплении организмов достаточной плотности, что указывает на хорошие кормовые условия в данном районе.

Так, в Придунайском районе (Черное море) желудки шпрота были заполнены в одном случае исключительно мизидами (100%), в другом — мелкими копеподами (*Eurytemora offinis* ♀♀ и ♂♂ VI стадии развития); и те и другие были хорошей сохранности (Чаянова, 1958).

Обработка материалов в лабораторных условиях

Методика обработки материалов по питанию планктоноядных рыб может, конечно, значительно изменяться в соответствии с поставленной перед исследователем задачей, но можно считать, что наиболее полно освещает питание рыб количественный метод изучения пищеварительных трактов. Этот метод подсчета и взвешиваний заключается в следующем.

Фиксированные формалином пробы рыб или их желудки и кишечники перед обработкой должны быть отмочены в пресной воде в течение полусуток.

Выписываются все сведения из этикеток (табл. 2) или из пищевого журнала (табл. 3), а также данные из ихтиологического журнала (табл. 1) по длине, весу, полу, зрелости половых продуктов, возрасту и жирности на индивидуальную карточку (табл. 4).

Вскрытие рыбы, если она зафиксирована целиком, производится ножницами со стороны брюшка, делается разрез глотки в верхней ее части и разрез кишки у ануса и осторожно извлекается пищеварительный тракт.

Определяется степень наполнения желудка и кишечника по следующей схеме в баллах: 0 — желудок или кишечник пустой, 1 — в желудке или кишечнике единичные кормовые организмы, 2 — наполнение желудка или кишечника малое, 3 — наполнение желудка или кишечника среднее, 4 — желудок или кишечник полон, 5 — желудок или кишечник растянут, пища просвечивает через его стенки. Степень наполнения пищеварительного тракта отмечается на карточках в соответствующей графе, как это указано в главе II (стр. 33).

Затем тонкими ножницами вскрывается пищеварительный тракт. Содержимое из желудка и пилоруса (у желудочных планктофагов) извлекается пинцетом так, чтобы не захватить слизи со стенок желудка; содержимое кишечника можно и выдавливать. После изъятия основной массы пищи желудок вывертывается, и отмываются в чашке Петри с водой все оставшиеся в желудке организмы. Обработка желудка и кишечника производится отдельно. У безжелудочных планктофагов целесообразно обрабатывать отдельно передний, средний и задний отделы кишечника (см. главу II).

Взвешивание пищи производится на торсионных, аптекарских или техно-химических весах после того, как содержимое желудка или кишечника слегка обсушено на фильтровальной бумаге. Если видно, что пищевой комок состоит из двух массовых видов организмов, например, крупных раков (*Mysidae*, *Amphipoda*, *Decapoda*) и мелких раков (*Copepoda*, *Cladocera* и др.), то крупные следует отделить и взвесить отдельно.

Подсчет видового состава пищи у желудочных планктофагов производится главным образом в желудке, содержимое кишечника просматривается только качественно. В случае отсутствия пищи в желудке просмотр кишечника производится более тщательно, а если позволяет сохранность, то организмы подсчитываются. У безжелудочных планктофагов (*Cyprinidae*) просчет целесообразно вести отдельно в переднем, среднем и заднем отделах кишечника.

Для подсчета и определения видового состава смоченный пищевой комок располагается на предметном стекле цепочкой шириной в поле зрения оптического прибора или подсчет производится в камере Богорова.

Крупные организмы (*Amphipoda*, *Mysidae*, *Sagitta* и др.) по возможности измеряются.

При большом содержании пищи в желудке или кишечнике просчитывается весовая или объемная часть всей пищи, для чего после взвешивания всей пищи берется часть, составленная из порций, взятых в разных местах пищевого комка, так как не всегда видовой состав организмов бывает однороден во всем желудочно-кишечном тракте.

При применении объемного метода в обработке пищевой комки после выборки крупных организмов хорошо размешивается в сосуде с определенным количеством воды, и при помощи штемпель-пипетки или порционной пипетки Богорова берутся для обработки две порции, в которых, так же как это делается при обработке проб планктона, количества организмов определяются и подсчитываются с последующим пересчетом на весь объем или вес.

При том и другом методе количественной обработки подсчет крупных видов организмов (*Mysidae*, *Amphipoda*, *Sagitta*, личинок и мальков рыб и др.) следует произвести во всем содержимом пищеварительного тракта, а не только в просмотренной части пробы. В случае значительного разрушения (переваренности организмов) подсчет мизид, эуфазиид и личинок декапод производится по глазам, амфипод — по головам или тельсонам, сагитт — по шкуркам (при наличии щетинок), копепод и кладоцер — по каудам, личинок и мальков рыб — по жаберным костям и т. д.

Встречающиеся иногда в трактах чешуя рыб, песчинки и другие непищевые объекты в вес пищи не входят, а лишь отмечаются в карточке.

Масса из сильно разрушенных организмов, не поддающихся подсчету, что часто имеет место, особенно в пилорусе, взвешивается отдельно, и по возможности указывается групповая принадлежность или вес массы просто делится пропорционально весу определенных организмов.

При более однородном составе пищи (в смысле видового и размерного состава организмов) для сокращения трудоемкости индивидуальной обработки желудочно-кишечных трактов применяется групповой способ обработки. После определения степени наполнения пищеварительных трактов и веса пищевого комка и выделения крупных организмов содержимое нескольких желудков и кишечника или отделов кишечника (у безжелудочных рыб) от рыб по возможности одинакового размера хорошо смешивается в определенном объеме воды, и обрабатывается часть пробы, как было указано выше. Подсчитывается по видам общее количество организмов по всей пробе и затем среднее в одном желудке или кишечнике.

Полученные данные — вес, состав и количество разных видов организмов — заносятся на индивидуальную карточку (табл. 4), где в примечании указывается степень переваренности организмов. Для сильно переваренной части пищевого комка необходимо определить на глаз его процентное отношение к остальной пищевой массе и особенно в отношении неопределимой сильно переваренной части.

Сбор и обработка материала по суточному ходу питания планктоноядных рыб

Результаты обработки тщательно собранного материала в течение суток позволяют выяснить динамику и интенсивность питания исследуемой рыбы — количество потребленного ею корма за сутки. Изучение суточного рациона рыб и темпа переваривания даст возможность решить и некоторые промысловые вопросы, например результаты суточного хода питания в сопоставлении с величиной уловов и другими наблюдениями (поведением кормовых организмов, освещением, и другими факторами внешней среды) могут показать, в какое время суток поведение рыбы в связи с питанием является наиболее благоприятным для промысла.

Кроме этого, выяснение суточного хода питания рыбы даст более правильное представление о характере данных, полученных при обработке отдельных проб рыб, выловленных в разных местах в разное время, так как по существу эти отдельные пробы не являются мерилем степени интенсивности питания, они выражают лишь накормленность рыбы к моменту ее вылова.

Для получения материала по суточному ходу питания лов рыбы должен производиться активным орудием лова (разноглубинным тралом и др.) в одном пункте района в течение 28—32 часов (один или два лова придутся на следующие сутки и будут контрольными).

Ловы производятся через установленные промежутки времени. При их определении следует учитывать поведение рыбы: время ее миграции, распределение по горизонтам (поведение рыбы хорошо прослеживается при помощи гидроакустических приборов — эхолотов и др.), а также и поведение основных кормовых организмов — распределение их и их миграции в течение суток и, главным образом, в утренние и вечерние часы.

В то же время следует иметь в виду, что часы ловов и сроки между ловами рыбы в течение суток не могут быть стандартными для всех сезонов года, так как скорость физиологических процессов в сильной степени зависит от факторов внешней среды (пищеварение у рыб при различной температуре идет с разной скоростью), от возраста и состояния организма. Например, чтобы выяснить рацион рыбы в период высоких температур летом, ловы рыбы должны производиться чаще, чем в другие сезоны, так как пища быстрее переваривается.

Каждая проба должна состоять из 20 пищеварительных трактов от рыб по возможности одного размера, чтобы исключить момент возрастных изменений в питании. При наличии в улове разных размеров, следует брать по 15—20 штук каждо-

го размера, резко отличающихся один от другого (крупные, средние, мелкие).

При сборе материала в течение суток из ставных или дрейфтерных сетей необходимо, чтобы сети (одна или две), из которых намечено брать пробы в определенное время суток, очищались от попавшей рыбы каждый раз полностью.

Фиксация проб производится немедленно по поднятию рыбы на борт судна для того, чтобы получить правильное представление о состоянии переваренности пищи к моменту вылова. В журнале и этикетках (табл. 2 и 3), помимо других данных, необходимо указывать точно время начала и конца лова рыбы.

Одновременно со сборами материала по изучению суточного хода питания рыб производится лов планктона и проводятся наблюдения за условиями освещенности. Степень освещенности определяется путем замера подводной освещенности при помощи фотометров. За неимением аппаратуры (фотометров и др.) следует давать хотя бы субъективную оценку освещенности, отмечая при этом положение солнца в течение дня — над головой, под углом столько-то градусов и т. д. Методика лова планктона была приведена выше (стр. 217).

Для выяснения поведения кормовых организмов исследуемой рыбы в разные часы светлого времени вертикальные ловы планктона следует делать через каждые 10 метров, чтобы уточнить те горизонты, в которых днем держатся рачки (мигранты — основные кормовые организмы планктоноядных рыб), а также определить плотность их распределения и горизонт максимального нахождения рачков.

Наблюдения за показаниями гидроакустических приборов, записи ими нахождения рыбы в том или ином горизонте воды днем и тем более лова рыбы в этих горизонтах покажут, в какой взаимосвязи находятся рыба и ее кормовые организмы, какова доступность кормовых организмов для питания.

Обработка цифрового материала и литературная обработка

Методика обработки цифрового материала, полученного в результате анализа желудочно-кишечных трактов, а также способы графического изображения результатов обработки подробно изложены в главе II общей части руководства (стр. 44) и в главе VI (стр. 137)

На основании полученных качественных и количественных данных, внесенных в индивидуальные пищевые карточки (табл. 4), вычисляется весовое значение различных видов организмов, на основе весовых данных, полученных в результате

взвешивания организмов из одновременных планктонных проб, или уже существующих данных, принятых для каждого вида при изучении планктона (особенно в морях); эти весовые данные берутся из таблиц средних весов, опубликованных в ряде работ (основная литература по средним весам приводится на стр. 134). Процентное соотношение отдельных пищевых компонентов при изучении питания планктоноядных рыб (особенно морских) принято вычислять по реконструированному весу.

На основании данных по весу пищевого комка, занесенных в индивидуальную пищевую карточку, вычисляется индекс наполнения желудочно-кишечного тракта каждой рыбы (см. главу II, стр. 46). Для вычисления индекса берется фактический вес всего пищевого комка пищеварительного тракта, определенный в результате непосредственного взвешивания. Таким образом, получается индекс, показывающий накормленность рыбы к моменту ее вылова.

Средний индекс наполнения для всей пробы должен включать и рыб с пустыми трактами, т. е. определяется отношение веса содержимого всех желудочно-кишечных трактов к весу всех просмотренных рыб, вне зависимости от того, обнаружена ли в них пища или нет. Однако для получения среднего индекса наполнения для всей пробы рыб не всегда нужна индивидуальная обработка рыб. Можно пищу взвешивать целиком из трактов всех рыб пробы, относя ее к суммарному весу всех рыб, включая и рыб с пустыми желудками и кишечниками. Но если основной задачей работы является изучение поведения рыб, то совершенно необходимо вычислять индивидуальные индексы.

При индивидуальной обработке кишечников выясняется как количественная, так и качественная стороны питания, показывающие различия питания внутри популяции.

На основании индивидуальных карточек выводятся средние данные по питанию для рыб пробы, района, сезона, пола, возраста и т. д. (см. главу II).

Для сравнения пищи рыбы с количеством планктона нужно сравнивать процентное значение данного компонента в планктоне и в пищевом комке. При этом необходимо учитывать, что обычно применяемые методы лова недостаточно улавливают крупный планктон, тогда как планктоноядные рыбы, особенно сельдь, иногда явно предпочитают криль (*Euphausiidae*, *Mysidae* и др.) другим организмам. Процентное значение вычисляется по количеству (а не по весу) экземпляров в пище и в планктоне в том случае, если необходимо уяснить значение выедания пищевых компонентов по стадиям или по размерам (например, особенно массового вида *Coepoda*).

Результаты цифровой обработки материалов представляются в таблицах и графиках различной формы (см. стр. 52).

Наиболее достоверное представление о питании планктоноядных рыб получается в результате сочетания их биологических данных (роста, зрелости, половых продуктов и пр.) с данными о характере питания (по составу и количеству), состояния кормовой базы, доступности кормовых организмов для использования рыбами и данными по гидрологическому режиму водоема (температура, освещенность, газовый режим и проч.) в период исследования.

Глава IX

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ РАСТИТЕЛЬНояДНЫХ РЫБ

Прежде чем говорить о методике изучения питания растительных рыб, необходимо внести ясность в самое понятие «растительные рыбы». По этому вопросу в литературе наблюдаются некоторые разногласия. Если в отношении рыб, питающихся только фитопланктоном (например, представители рода *Nurrophthalmichthys*) или только высшей водной растительностью (например, представители рода *Stenopharyngodon*), нет никаких разногласий и все авторы считают их растительными рыбами, то этого нельзя сказать о рыбах, основной пищей которых является детрит. Одни авторы относят детритофагов к растительным рыбам, другие причисляют их к бентосоядным. Нам кажется, совершенно неправильно причислять рыб, питающихся детритом, к бентофагам только потому, что их пища находится на дне водоема. Характер питания определяется не местом кормежки рыб, а составом потребляемой ими пищи. Следовательно, прежде чем решать, в какую группу следует отнести детритофагов, необходимо выяснить природу детрита. Основная масса детрита водоемов, особенно пресноводных, представляет собой продукт распада фитопланктона и макрофитов. Если же к этому еще добавить большое количество бактерий, принимающих большое участие в процессах разложения отмерших растений и детрита и заглатываемых рыбами вместе с ними, то станет совершенно ясным, что рыбы, питающиеся детритом, должны быть причислены к группе растительных, а не бентосоядных рыб.

Органический детрит может быть использован рыбами из донных отложений, из обрастаний или из толщи воды. К детритофагам, видимо, следует отнести следующие категории рыб,

у которых детрит является основной пищей за весь период жизни взрослых особей или только в отдельные сезоны.

а) собственно детритофагов, заглатывающих детрит со дна водоема; вместе с детритом заглатывается большее или меньшее количество грунта. Таких рыб иногда называют грунтоедками (например, представителей сем. *Mugilidae*, некоторые роды сем. *Syringidae* и др.);

б) рыб, питающихся обрастаниями (перифитофагов), которые они соскребают со свай, подводных камней, макрофитов и проч. Подобные обрастания нередко содержат, кроме водорослей и мелких животных организмов, значительное количество детрита и грунта, особенно в водоемах, в сестоне которых много органического и минерального триптона, т. е. взвешенных частиц органического и минерального происхождения, впоследствии оседающих на дно и обрастания. Такая картина наблюдается, например, в бассейне рек Средней Азии, Амура, Янцзы и других рек муссонного климата. В эту категорию относятся представители родов *Xenocypris*, *Plagiognathops*, *Discognathus*;

в) рыб, заглатывающих детрит из толщи воды вместе с планктоном. Как правило, детрит в пище таких рыб не играет большой роли, но в водоемах, богатых триптоном, в некоторые сезоны, когда сестон состоит почти исключительно из триптона, значение его сильно повышается. Подобная картина наблюдается в питании обыкновенного толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), когда у этого типичного фитопланктофага осенью кишечник бывает наполнен детритом на 100%. Типичными триптофагами, т. е. рыбами, питающимися детритом из сестона, возможно, подобно некоторым беспозвоночным животным, являются также некоторые глубоководные океанические рыбы;

г) рыб, заглатывающих грунт, содержащий, кроме детрита, большое количество бактерий. Исключительно бактериальное питание имеет место, по-видимому, в некоторых пещерных водоемах, где до 25% грунта по объему может состоять из автотрофных бактерий (Бирштейн и Боруцкий, 1950).

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЫБ

Отличительной чертой всех растительных рыб является то, что они обладают очень длинным кишечником, обычно значительно превышающим длину тела рыбы. В некоторых случаях, например у толстолобика, длина кишечника превосходит длину тела в 10 раз [Чонг Чунг-лин (Tchang Chung-lin, 1931); Боруцкий, 1950; Беригин, 1950], а у индийского вида *Labeo fimbriatus*

brigata — даже в 22 раза [Дас и Моитра, 1958; Аликуни и Нарарадж Рао (Alikuhni and Nagaraj Rao, 1957)].

У молоди на ранних стадиях развития длина кишечного тракта обычно не превышает длины тела; его передний отдел более расширен и несколько напоминает желудок хищных и других рыб, обладающих желудком; кишка от «желудка» отходит под углом. Такое строение молоди кишечника несомненно связано с зоофагией — питанием личинок планктонными животными организмами. По мере роста рыб и перехода их на питание другими кормами (растительными) кишечник постепенно удлиняется, различие в толщине канала в передней и задней части сглаживается, и кишечный тракт образует определенное для вида количество петель, которые заполняют всю брюшную полость рыбы (рис. 4). Такое строение пищеварительного тракта растительноядных рыб семейства карповых, у которых желудок отсутствует.

У представителей других семейств, потребляющих растительную пищу, строение пищеварительной системы может быть более сложным, так например сем. Mugilidae, представители которого питаются детритом и во взрослом состоянии наряду с длинным кишечником, превышающим длину тела в 4—4,5 раза, обладают хорошо развитым желудком. Последний состоит из двух отделов — способного растягиваться конусообразного мешка, или фундуса, и мускулистого желудка. В задней части желудок образует воронкообразное углубление, за которым следует кишечник. Имеются пилорические придатки [Антониу (A. Antoniu, 1934); Томазо, 1938; Пиллей (Pillay, 1953)]. У растительноядных видов сем. Cichlidae также наряду с длинным кишечником имеется желудок.

Строение пищеварительной системы показывает черты приспособления к характеру питания. Так, типичному фитопланктофагу — обыкновенному толстолобику — особенности анатомического строения — верхний мягкий рот, мягкое нёбо, отсутствие зубов, мягкий глоточный аппарат, очень длинный пищеварительный канал и высокая специализация в строении жаберных дуг — не позволяют питаться другим кормом, кроме фитопланктона (Веригин, 1950, 1957). У белого амура, питающегося высшей водной растительностью, сильно зазубрены глоточные зубы, видимо, приспособленные для размельчения жестких водных и прибрежно-водных растений. Однако длина кишечного тракта амура только в 2,5—3 раза превышает длину тела (Боруцкий, 1952). У перифитофагов (например, у *Xenopodus*, *Plagiognathops*, *Discognathus* и др.) нижняя губа выступает вперед подобно скрепку и приспособлена для соскребывания обрастаний с подводных предметов (Боруцкий, 1950а).

МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА ПО ПИТАНИЮ РАСТИТЕЛЬНЮДНЫХ РЫБ

Методика сбора материала по питанию растительнюдных рыб ничем существенно не отличается от методики сбора по рыбам с иным характером питания, изложенной в главе II, раздел I. Исключение составляет лишь методика сбора материала для изучения усвоения пищи растительнюдными рыбами в естественных условиях, которая излагается ниже в соответствующем разделе данной главы, на стр. 240.

МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ СОДЕРЖИМОГО КИШЕЧНОГО ТРАКТА РАСТИТЕЛЬНЮДНЫХ РЫБ

До последнего времени изучению питания растительнюдных рыб почти совершенно не уделялось внимания. В имеющихся немногочисленных работах отмечалась только качественная сторона питания. Работ, в которых содержались бы количественные данные, чрезвычайно мало. Можно назвать работу Г. И. Томазо (1938) о питании кефалей в Черном море, работы Е. В. Борущкого (1950, 1950а, 1950б, 1952, 1955) о питании амурского толстолобика, белого амура, амурского подуста, мелкочешуйчатого желтопера и карася, который в бассейне Амура является в значительной степени детритофагом, работу Дас и Моитра (1958) о питании некоторых растительнюдных рыб Индии, Чеко и Бенкотраман (P. Y. Chako and R. S. Benkatraman, 1945) — о питании индийских видов кефалей и некоторые другие работы. О питании растительнюдных рыб упоминается и в монографии Чанг Чунг-лин (1931) о рыбах Янцзы. В этих исследованиях были сделаны попытки дать количественную сторону питания.

Довольно сносно разработанная и успешно применяемая при изучении питания хищных, бентосоядных и зоопланктоноядных рыб методика количественного учета пищевых объектов с последующим восстановлением веса заглоченных организмов по остаткам в кишечнике совершенно неприемлема при изучении питания растительнюдных рыб, за исключением, может быть, фитопланктофагов.

Изучение питания растительнюдных рыб требует разработки и применения специальной методики.

Ввиду крайне разнообразного характера пищи растительнюдных рыб, от бактерий до макрофитов, методика обработки кишечника, естественно, не может быть одинаковой для всех фитофагов и имеет свои особенности в зависимости от состава пищи.

Фитопланктофаги

Типичным представителем фитопланктофагов является обыкновенный толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.).

Поскольку содержимое кишечника рыб, питающихся фитопланктоном, представляет собой отфильтрованный своеобразным жаберным аппаратом концентрированный и спрессованный сестон, методика изучения пищевого кома таких рыб представляет, по существу, методику обработки проб сестона.

Одновременно с определением степени наполнения пищей отдельных отделов пищеварительного тракта по пятибалльной системе (см. главу II, стр. 33) отмечается цвет и оттенок содержимого кишечника. В случае наполнения отделов кишечника только фитопланктоном пищевой ком имеет зеленый цвет, оттенок которого (светло-зеленый, темно-зеленый и т. д.) зависит от видового состава водорослей. В случае наполнения только триптоном кишечник приобретает темно-коричневую окраску. Различные соотношения фитопланктона и триптона в пищевом коме дают различные оттенки между зеленым и коричневым цветом.

После соответствующей обработки кишечника, согласно правилам, изложенным в главе II, разделе 2 (стр. 31), определенную навеску в сыром весе пищевого комка из трех отделов кишечника (переднего, среднего и заднего) разбалтывают в определенном количестве дистиллированной или водопроводной воды и затем обрабатывают качественно и количественно как обычную планктонную пробу. Объем воды берется в зависимости от размера навески. Методику обработки планктона указывают соответствующие руководства (Рылов, 1931; Яшнов, 1934; Усачев, 1935; Богоров, 1947; Киселев, 1950, 1956, 1956а, и др.)

Для получения данных по усвояемости пищи в пробах из каждого отдела кишечного тракта просчитывают количество целых клеток водорослей с хлорофиллом, целых клеток без хлорофилла и разрушенных клеток. Сравнение полученных цифровых данных дает некоторое представление о количественном выражении усвоения пищи. В пищевом комке находится спрессованный планктон, который почти ничем не отличается от планктона водоема в момент кормежки; почти все водорослевые клетки с разрушенными хлорофилловыми зернами; все планктонные животные коловратки, инфузории, корненожки совершенно целы. По мере продвижения пищи от глотки к анусу наблюдается постепенное разрушение организмов (Боруцкий, 1950).

В тех случаях, когда пища представлена исключительно одним фитопланктоном, можно оперировать общими индексами наполнения кишечника, так как пища на всем протяжении пи-

щеварительного тракта однородна. Однако при обработке содержимого кишечника фитопланктофагов нередко приходится сталкиваться с одним обстоятельством, которое сильно усложняет обработку. Дело в том, что к фитопланктону в большинстве водоемов примешивается большее или меньшее количество триптона, вследствие чего кишечники содержат, кроме фитопланктона, некоторое, иногда очень значительное, количество детрита. Таким образом, при изучении питания фитопланктофагов оказываются налицо те же затруднения, которые встречаются при обработке сестона,— затруднения количественного определения объема и веса фитопланктона и триптона в отдельности.

Для определения объема и веса отдельных пищевых компонентов и определения частных индексов наполнения кишечника фитопланктофагов обычно пользуются методом количественного учета клеток водорослей и изредка встречающихся мелких планктонных животных и методом определения их объема путем приравнивания к объемам близких геометрических фигур с последующим определением по объему сырого веса или пользуются уже имеющимися в литературе средними весами отдельных видов водорослей и других организмов планктона (корненожки, инфузории, коловратки, личинки ракообразных). Полученные данные объема и веса пересчитывают на всю навеску или на весь пищевой ком. Объем и вес триптона определяют путем вычитания из общего объема и веса комка соответствующие величины для планктона. Но эта методика очень трудоемка и несовершенна, так как возможны значительные ошибки при определении объема и веса водорослей.

Не менее трудоемок и столь же неточен рекомендуемый М. В. Рыловым (Rylov, 1931) метод количественного учета триптона путем подсчета частиц детрита различного размера и объема, который можно применять и при обработке кишечника.

Наиболее удобен и прост метод визуального определения содержания фитопланктона и детрита в пищевом комке в процентах по объему, который применялся Е. В. Боруцким (1950) при изучении питания толстолобика. Просчитывают 10—20 полей зрения под микроскопом методом обработки как бы «планктонной» пробы в счетной камере. Так как удельный вес планктона и триптона можно считать одинаковым, то процентные соотношения по весу будут такие же, как и по объему. Зная общий вес пищевого кома, можно получить отдельные веса планктона и триптона. Такая методика объемной и весовой обработки пищевого кома несколько приближается к точечному методу Суиннертона и Уортингтона, Фрост и др. (см. стр. 41), так как при просчете пищевых компонентов учитывается также и объем их. Эта методика очень проста, удобна и быстра,

но страдает существенным недостатком — различной степенью точности визуального определения процентных отношений различными исследователями. Более точные данные можно получить, применяя предложенный Н. С. Гаевской планиметрический метод, описание которого дается ниже, но он более сложен.

Дальнейшие усилия в разработке быстрого и точного метода количественной обработки содержимого кишечника фитопланктофагов целесообразно направить по пути использования колориметрии. Поскольку фитопланктофагами, как показали исследования, используется почти исключительно один хлорофилл водорослей, то представляется заманчивой разработка колориметрического метода определения количества заглоченного хлорофилла с водорослями. Подобные исследования с целью определения количества фитопланктона по количеству содержащегося в нем хлорофилла уже проводились, и имеется несколько разработанных методов, описания которых приводятся у И. А. Киселева (1956) и у К. А. Гусевой (1956).

Как отмечает И. А. Киселев (1956, стр. 243), «метод определения содержания хлорофилла как одного из существенных компонентов живых растительных клеток — метод, отличающийся большой точностью, быстротой и чуткостью к мелким колебаниям величины биомассы фитопланктона. Ввиду того что пресноводные водоросли, кроме хлорофилла, часто содержат и другие пигменты, определение содержания хлорофилла в фитопланктоне пресных вод труднее, нежели в море, но трудности эти преодолимы благодаря применению красного светофильтра, оптически элиминирующего хлорофилл от влияния других пигментов, содержащихся в ацетоновой и спиртовой вытяжках. Метод покоится на фотометрическом измерении абсорбции света раствором, содержащим среди прочих пигментов также хлорофилл, причем это измерение производится в той части спектра, которая абсорбирует только хлорофилл (Kozminski, 1938). Годнев и Калишевич (1936) предлагают производить определение хлорофилла с помощью фотоэлектроколориметра Ланге».

Методика определения содержания хлорофилла в планктоне описана в статьях Т. Н. Годнева, С. В. Калишевича и Т. Ф. Захарича (1950) и Т. Н. Годнева и В. М. Терентьева (1950). Другой метод описан Г. Г. Винбергом и Т. Н. Сивко (1953) и Г. Г. Винбергом (1960).

Однако при использовании хлорофильного метода для определения количества заглоченного фитопланктона рыбой не следует забывать, что величины, выражающие общее содержание хлорофилла в пищевом коме, являются до некоторой степени условными, так как различен качественный состав фитопланктона. Поэтому данные, полученные этим методом, необходимо

дополнять данными, полученными путем качественного анализа компонентов фитопланктона и некоторого количественного анализа, хотя бы методом частоты встречаемости отдельных форм.

Перифитофаги

Типичный представитель перифитофагов — амурский подуст (*Xenocypris macrolepis* Bl.).

Поскольку пищевой ком рыб, питающихся растительными обрастаниями, в основном состоит из водорослей с примесью некоторого количества детрита, методика изучения их питания мало отличается от методики изучения питания фитопланктофагов.

Применяют ту же методику, что и при изучении питания фитопланктоноядных рыб. Незначительная специфика заключается лишь в том, что из водорослей значительную роль играют нитчатки, которые отсутствуют в пищевом рационе типичных фитопланктофагов. Определенную пищевую навеску, предназначенную для анализа, разбалтывают в определенном количестве воды, пинцетом извлекают со дна нитчатки, которые обычно образуют разного рода комки, тщательно ополаскивают их в той же воде в сосуде, обсушивают и взвешивают. Остальную «планктонную» пробу обрабатывают вышеуказанным способом для получения данных по количеству, объему и весу отдельных пищевых компонентов.

Если пищевой ком перифитофага содержит в основном детрит, а не водоросли, то к обработке его следует применить методику, применяемую к типичным детритофагам.

Макрофитофаги

Типичный представитель макрофитофагов — белый амур [*Stenopharyngodon idella* (Val.)].

Кишечники макрофитофагов, питающихся в основном высшей водной и прибрежно-водной растительностью, обычно туго набиты зеленой массой, содержащей пережеванные остатки макрофитов, некоторое количество обрастаний и детрит. Крупные части растений, находящиеся в навеске, разболтанной в определенном количестве воды в сосуде, извлекают пинцетом, промывают в том же сосуде, определяют по возможности до вида, затем обсушивают и взвешивают. Определению растений по остаткам значительно помогает знание водной флоры водоема, из которого взяты пробы на питание. Для определения количества, объема и веса водорослей, мелких остатков макрофитов и детрита пользуются методикой, применяемой для изучения питания фитопланктофагов и детритофагов.

Детритофаги

Типичный представитель детритофагов—кефаль (Mugilidae)

Обработка кишечников детритофагов наиболее затруднительна. В состав их пищевого кома обычно входят, кроме основного компонента — детрита,— грунт и некоторое количество животных и растительных организмов, которые случайно заглатываются рыбой вместе с детритом. Более или менее удовлетворительную качественную оценку пищи можно дать путем микроскопического анализа содержимого кишечника и использования полученных данных для выяснения частоты встречаемости компонентов в пище рыб. Для получения же количественной оценки питания надо преодолеть большие трудности в дифференциации грунта, детрита и бактерий.

При изучении питания бентосоядных рыб большинство исследователей совершенно не учитывало количество грунта и детрита, полагая, что они попадают в кишечники случайно вместе с донными организмами и не имеют никакой пищевой ценности. Нередко о наличии в кишечнике грунта или детрита совершенно не упоминается. Ряд исследователей по питанию карася (Боруцкий, 1950б; и др.) показали, что у рыб со смешанным питанием основным содержимым кишечника нередко бывают детрит и грунт. В некоторых случаях количество животных и растительных организмов в пищевом коме настолько ничтожно, что скорее детрит следует считать основным кормом, а животных — случайным. После того как было установлено, что многие рыбы питаются только детритом, что детрит усваивается и имеет определенную пищевую ценность, стало нельзя не считаться с этим фактом, и детриту приходится придавать количественную оценку.

Наиболее грубая и простая оценка пищи детритофагов — это применение метода частоты встречаемости пищевых компонентов и количественная оценка их по баллам (см. главу II, стр. 33). Менее грубая, но также несовершенная методика — это определение объемов компонентов на глаз и определение по объему их веса. Но полученные таким методом данные не могут быть использованы без оговорки при сравнении с данными других авторов, полученными такой же методикой.

На данном этапе развития изучения питания детритофагов и вообще всех рыб, у которых детрит приобретает первенствующее значение (хотя бы и случайное), можно применять следующую методику, дающую хорошие результаты. Методика в значительной степени заимствована у микробиологов.

Берут навеску пищевого кома в 1 г и определяют ее объем в волюмометре Б. С. Грезе или другом каком-либо приборе

для измерения объема [описание приборов и работы с ними см. в статье Б. С. Грезе (1948) или И. А. Киселева (1956)]. Затем воду из волюмометра сливают вместе с пробой пищевого кома в мерный сосуд объемом 250—300 см³, в котором имеется отметка на 200 см³. До этой отметки в сосуд доливают воды, тщательно размешивают пищевой ком до тех пор, пока не будут разбиты все комки грунта и детрита, и в дальнейшем обрабатывают счетным методом как «планктонную» пробу. Размешанную пробу взбалтывают, штемпель-пипеткой объемом в 5 см³ берут пробу и выливают в малую чашку Петри. В последней под бинокулярной лупой или под микроскопом при малом увеличении просматривают 10—20 полей зрения, в которых просчитывают все мелкие бентосные и планктонные организмы.

Просчитывать следует только целые организмы, так как их фрагменты в большинстве случаев являются не остатками заглоченных и переваренных живых организмов, а частью заглоченного детрита. Это касается микроскопических организмов, крупные же животные и растительные объекты (если они окажутся) могут быть просчитаны и взвешены при просмотре всего осадка пробы. Учетное количество организмов пересчитывается соответствующим образом на 1 г пищевого кома.

Для определения объема и веса пищевых компонентов содержимого кишечника можно применять следующую методику.

После определения объема навески кома в 1 г в волюмометре содержимое волюмометра выливают в градуированную пробирку, тщательно перебалтывают путем многократного перевертывания пробирки вверх дном в течение 5—10 мин., после чего центрифугируют или дают отстаиваться. При центрифугировании или отстаивании в первую очередь на дно оседают более тяжелые частицы неорганического происхождения — мелкие камешки, песчинки и др., над которыми будут осаждаться более легкие глинистые или илистые частицы и частицы детрита, причем они располагаются слоями в зависимости от размера и удельного веса. В результате ком пищи в сосуде разделится на различной толщины слои, которые будут отличаться один от другого окраской и размерами составных частиц: самый нижний слой будет состоять из неорганических частиц, самый верхний — из бактерий и мельчайших частиц грунта и детрита. Объем каждого слоя определяют по делениям в пробирке.

Если объем каменистых и песчаных частиц (если таковые будут в пищевом коме) легко определить, то остальные фракции кома требуют дальнейшей обработки, так как включают частицы грунта, детрита и микроорганизмы.

Пробирку с навеской, разбавленной двойным объемом фильтрованной или дистиллированной воды, опять тщательно взбалтывают и дают отстояться в течение 1 мин., после чего суспензию, собравшуюся над осевшей массой, сливают в другую градуированную пробирку; затем опять к содержимому первой пробирки прибавляют воды в первоначальном объеме взятой навески, вновь перемешивают, дают отстояться в течение 30—40 сек., взвесь сливают в ту же пробирку, куда была слита первая порция ее. Пробирку с суспензией взбалтывают в течение 3—5 мин., дают отстояться в течение 1 мин. и воду с взвесью над отстоявшимся содержимым переливают в третью градуированную пробирку. Затем вода во всех трех пробирках доводится до утроенного первоначального объема взятой навески.

Для разделения пищевого кома на отдельные пищевые компоненты можно применять планиметрический метод, предложенный Н. С. Гаевской. Из полученных фракций после предварительного тщательного перемешивания берут пробу пипеткой и капают на счетную пластинку, где «сестон» равномерно распределяют по пластинке; к капле прибавляют немного глицерина и накрывают покровным стеклом. «Пластинка с каплей кладется на подвижный столик микроскопа, тубус которого откинут на 90° и освещается с помощью очень сильной лампы. Зеркало, прикрепленное к тубусу микроскопа, отбрасывает изображение на горизонтально положенный лист белой бумаги. Затем планиметром обводятся контуры отдельных организмов и частиц грунта и детрита, дающие представление о величине занимаемых ими площадей. Сумма площадей отдельных компонентов принимается за 100%, и определяется, какой процент занимает каждая группа организмов, грунт, детрит в общем объеме или весе навески. Обработывая таким образом 3—4 препарата из каждой пробы, можно получить более или менее точное представление о соотношении пищевых компонентов» (Барышева, 1938).

Подобные же данные можно получить путем применения микрофотографии. С полученных негативов достаточного количества полей зрения делают увеличенные снимки. Соотношение площадей, занимаемых отдельными компонентами, определяют или планиметром, или, за неимением такового, путем вырезания и взвешивания фигур из бумаги каждого компонента с последующим выведением процентных соотношений и определением объема и веса каждого пищевого компонента в каждой фракции.

Для получения количественных данных по содержанию бактерий в пищевом коме из полученных фракций после тщательного перемешивания каждой фракции берется мерной (1 см³)

пипеткой проба для препарата. Набрав в пипетку «болтушку», быстро капают одну каплю на обезжиренное предметное стекло. Объем капли этой пробирки предварительно определяется. Сюда же добавляют каплю 0,5—2-процентного стерильного и профильтрованного агара. Капля с агаром равномерно размазывается иглой на определенной площади предметного стекла, для чего удобно подкладывать под стекло миллиметровую бумагу. Каплю из каждой фракции размазывают на 6 см², причем, если капли «болтушки» не хватит на размазывание, можно добавить еще каплю дистиллированной воды. Более крепкий агар (2⁰/о) нужно употреблять только при сильной примеси песка в пищевом коме, в большинстве же случаев, особенно для третьей фракции, достаточно 0,5-процентного агара.

Затем мазки проводят через 70° спирт для удаления формалина и окрашивают 5-процентным эритрозином на карболовой воде (5%) в течение 30 мин. Эритрозин окрашивает белковые структуры в интенсивно-красный цвет. Затем окрашенный мазок подвергают промыванию в воде до тех пор, пока агар-агар и частицы грунта не освободятся от краски. Бактерии просчитываются с трех параллельных стекол каждой фракции при иммерсионной системе *oc4* в 40 полях сечтатого окуляра. Расчет количества бактерий во фракции ведется по формуле:

$$X = \frac{a \cdot b \cdot c \cdot d}{40e},$$

где *a* — площадь мазка в микронах, *b* — среднее количество бактерий в 40 полях зрения, *c* — количество капель в 1 см³ пипетки, которой бралась проба, *d* — количество см³ болтушки в пробирке, *e* — площадь сетки в микронах. Для получения объема и веса бактерий пользуются стандартными весами, которые можно найти в статье А. Г. Родиной (1956).

Эти же препараты можно использовать для учета и прочих микроорганизмов в пищевом коме (*Rotatoria*, *Gastrotricha*, *Tartrigrada*, *Protozoa*, *Algae*), причем коловратки, гастротрихи и тихоходки просчитываются в четырех параллельных стеклах (*ob 3*, *os 4*), корненожки и водоросли (*Diffugia*, *Pinnularia*, *Surirella* и др.) — с трех параллельных стекол по одной четверти мазка каждого (*ob 7*, *os 4*). Объем и вес организмов вычисляется путем применения формул сходных геометрических фигур или путем использования уже имеющихся в литературе средних весов этих организмов (Киселев, 1956).

Эти же препараты можно использовать и для планиметрического или фотографического метода определения объема и веса отдельных пищевых компонентов кома.

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ УСВОЕНИЯ ПИЩИ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Одна из особенностей питания растительноядных рыб — это в высшей степени однообразная пища, однообразный состав пищевых компонентов на всем протяжении кишечника. Такое однообразие объясняется тем, что рыба до отказа наполняет его однообразным кормом в одном и том же месте кормежки. Это обстоятельство позволяет определять усвоение пищи в полевых условиях, т. е. непосредственно в водоеме, и давать оценку корма. Имеется в виду методика, которая была применена Е. В. Боруцким (1950, 1950а, 1952) при изучении питания растительноядных рыб Амура.

Методика сбора материала следующая. Из уловов отбирается необходимое количество рыб. Из разных отделов кишечника (переднего, среднего, заднего) у предварительно обработанных на биологический анализ особей извлекают содержимое и подвергают просушке на чистом обезжиренном стекле. Высушенный пищевой ком счищают с стекла скальпелем или бритвой, помещают в чистую пробирку и этикетировуют.

Дальнейшая обработка собранных материалов ведется в химической лаборатории. Определяя химический состав содержимого различных отделов кишечника, можно получить картину усвоения данного корма рыбой в естественных условиях: разница химического состава пищевого кома в переднем и заднем отделах кишечника покажет количество усвоенных рыбой питательных веществ (в абсолютных величинах или в процентах на 1 г сухого заглоченного корма). Следует отметить, что этой методикой, конечно, нельзя получить абсолютно точных данных, так как в анализируемых пробах, кроме пищевого кома, несомненно попадает некоторое количество желудочного сока, а также и кишечный эпителий. Лучшие данные по усвоению можно получить, сравнивая результат химических анализов содержимого пищевода и прямой кишки.

Этот метод позволяет определять не только количество усвоенного вещества за время прохождения пищевого кома по кишечному тракту, но и определять, в каких частях и отделах кишечника происходит усвоение пищи.

В зависимости от целей исследования пробы на химический анализ можно брать суточные, сезонные, для изучения питания по возрастам и др. (см. главу II, раздел I).

Все пробы на химический анализ должны обязательно сопровождаться соответствующими пробами на качественный и количественный анализ состава пищевых компонентов. Оба метода должны дополнять один другой.

В зависимости от целей исследования определяют содержание общего азота в пищевом коме и выясняют усвоение пищи

по общему азоту или проводят более детальные химические анализы.

Материалы по химическому анализу обрабатывают так же, как и для биологического анализа — методом индивидуальной или групповой обработки.

Для примера приведем опубликованные результаты анализов содержимого трех видов амурских растительноядных рыб: фитопланктофага — толстолобика, макрофитофага — белого амура и детритофага — амурского подуста (Боруцкий, 1952, 1955). На первом месте по усвоению питательных веществ стоит толстолобик — 38,4% (или 17,1 мг из 30,5 мг на 1 г сухого вещества) общего азота, содержащегося в 1 г сухого амурского фитопланктона, заглоченного рыбой, на втором месте — белый амур — 56% (или 8 мг из 14,3 мг на 1 г сухого вещества) общего азота, содержащегося в 1 г сухой высшей водной растительности Амура, на третьем месте — подуст — 2% (или 0,28 мг из 14,6 мг на 1 г сухого вещества) общего азота, содержащегося в 1 г сухих заглоченных рыбой обрастаний с детритом. Приблизительно такая же картина наблюдается с усвоением редуцирующих веществ. Полученные данные по усвоению питательных веществ хорошо согласуются с темпом роста и упитанностью этих видов рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование питания рыб является одним из способов вскрытия закономерностей их онто- и филогенеза, а также закономерностей их численности и использования ими кормовых ресурсов водоемов. Исследование питания рыб имеет и теоретическое и практическое значение, и без знания особенностей питания рыб невозможна правильная постановка рыбного хозяйства как в части эксплуатации имеющихся, так и в части создания новых рыбных ресурсов.

Задачи, стоящие перед исследователем, определяют выбор методики обработки материала по питанию рыб. Различные приемы и способы исследования отличаются различной точностью результатов, различной трудоемкостью и различной степенью пригодности для решения поставленной задачи. Чтобы выбрать методику наиболее эффективную в смысле глубины решения поставленной задачи и затраты времени, исследователь должен четко представить себе конечную цель изучения конкретного вида рыб в конкретном водоеме. Вместе с тем при обработке конкретного материала приходится принимать во внимание особенности пищеварительного тракта рыб и состава их пищи. У разных видов рыб, в разных частях пищеварительного тракта и при потреблении разного рода пищи степень сохранности пищевых компонентов оказывается разной, что ведет к необходимости применять различные приемы и способы для определения значения отдельных компонентов. Однако, несмотря на необходимость при выборе методики обработки материала исходить из поставленных задач и особенностей конкретных видов рыб и их пищи, все же имеются общие принципы, которых следует придерживаться. Наиболее достоверное представление о питании рыб дают данные о содержимом их пищеварительных трактов в сочетании с данными о кормовой базе и гидрологическом режиме водоема и с данными о тем-

пе роста, численности и распределении популяций рыб. Наиболее полное представление о содержимом пищеварительного тракта рыб дает тщательное, до вида, определение состава их пищи с учетом количества экземпляров и размера потребляемых организмов и установлением их веса.

Наиболее рациональной методикой первичной обработки материалов по питанию рыб является весовой анализ содержимого желудочно-кишечных трактов рыб с последующим вычислением общих и частных индексов — методика Зенкевича — Брочкой. Обзор исследований питания различных видов рыб и различных возрастных групп рыб, появившихся как в отечественной, так и в зарубежной литературе с 1939 г. (после сводки А. А. Шорыгина, 1939) по настоящее время, позволяет считать, что этот вывод не утратил своего значения и сейчас и что весовой анализ пищевого комка с последующим вычислением индексов наполнения желудочно-кишечных трактов действительно является наиболее рациональным способом первичной обработки содержимого пищеварительных трактов рыб, кормившихся в естественных условиях. Характеристика питания рыб в относительных весовых показателях, какими являются частные и общие индексы, позволяет связать данные о питании рыб в естественных условиях с экспериментальными данными по питанию рыб, а также данными по калорийности и усвояемости пищевых организмов и перейти от данных о питании рыб к данным об использовании рыбами кормовой базы водоема и выходе рыбной продукции.

При исследовании питания рыб в естественных водоемах следует всячески использовать данные экспериментальных работ по физиологии питания, обмену, пищевым отношениям рыб, результаты исследований морфобнологических особенностей рыб, определяющих особенности их питания (Карзинкин, 1952; Пегель, 1950; Ивлев, 1955; Винберг, 1956; Васнецов, 1948; Андрияшев, 1955), а также исследования поведения рыб в связи с поведением их кормовых организмов, как это было сделано, например, И. П. Канаевой (1956) для перкарины.

Представляется, что эти принципы должны лежать в основе исследования питания всех рыб с любым характером питания. Это даст возможность получить полное представление об особенностях питания рыб на разных этапах их развития и сравнимый материал о питании разных видов рыб в одном водоеме или представителей одного вида рыб в разных водоемах, а также об использовании рыбами кормовой базы водоема. Знание же условий существования рыб, одним из элементов которого являются условия их откорма, позволяет определять пути рационального использования природных ресурсов водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- А лекин О. А. 1941. Руководство по химическому анализу вод суши. Гидрометеоиздат.
- А лекин О. А. 1959. Методы исследования физических свойств и химического состава воды. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. 2. Изд-во АН СССР.
- А лешин Г. В. 1939. Материалы по сигу и ряпушке, акклиматизированных в озерах Урала.— Труды Уральск. отд. ВНИОРХ, т. I.
- А мелина Л. Г. 1937. Питание молодых карповых в пойменных водоемах дельты Волги.— Труды ВНИРО, т. XVI.
- А мосов В. А. 1960. Изменение веса и размеров рыбы при фиксации формалином и отмочке в воде. — Вопросы ихтиологии, вып. 3.
- А ндрievская Л. Д. 1957. Летние миграции тихоокеанских лососей и их питание в морской период жизни. — Известия ТИНРО, т. XLIV.
- А ндрияшев А. П. 1944. О методике функционального морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб. — Зоол. журнал, т. XXIII, вып. 6.
- А ндрияшев А. П. 1944а. Способ добывания пищи у морского ерша. Журнал общей биологии, т. V, № 1.
- А ндрияшев А. П. 1945. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных рыб. — Природа, № 2.
- А ндрияшев А. П. 1948. Роль глоточного аппарата в питании кефали. Сборник памяти академика С. А. Зернова. Изд-во АН СССР.
- А ндрияшев А. П. 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб.— Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Изд-во АН СССР.
- А ндрияшев А. П. и А рнольд Л. В. 1945. О биологии питания некоторых донных рыб Черного моря. Журнал общей биологии, т. VI, № 1.
- А нохина Л. Е. 1960. Материалы по питанию синца в северной части Рыбинского водохранилища.— Труды Дарвинского гос. заповедника, вып. VI.
- А ристовская Г. В. 1954. Питание рыб бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения.— Труды Татарского отд. ВНИОРХ, № 7.
- А рнольд Л. В. 1929. Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан. — Труды Севанской озерн. станции, т. II, вып. 2.
- А рнольд Л. В. и Ф ортунова К. Р. 1937. К экспериментальному изучению питания рыб Черного моря. Доклады АН СССР, т. XV, № 3.
- Ба гуи О. Л. 1948. Живления леща на средней течей р. Днiпра.— Труды Ин-та гидробиологии АН УССР, № 2.
- Б алабай П. П. 1951. Наблюдения над питанием пескоройки.— Доклады АН СССР, новая серия, т. LXXVII.

- Балабай П. П. 1956. Морфология и филогенетическое развитие группы бесчелюстных. Изд-во Львовского филиала АН УССР. Киев.
- Баркалова Л. М. 1940. Зоопланктон Черного моря у берегов Крыма.— Зоол. журнал, т. XIX, вып. 1.
- Барышева К. П. 1938. Смена населения и динамики биомассы Раздоринских полей дельты Волги.— Труды Московск. техн. ин-та рыбн. хозяйства и промышленности им. А. И. Микояна, т. I.
- Барышева К. П. 1951. Питание обыкновенной кильки в Среднем Каспии.— Труды Московск. техн. ин-та рыбн. хозяйства и промышленности им. А. И. Микояна, т. IV.
- Белогуров А. А. 1939. Питание осетровых рыб в Каспийском море. — Зоол. журнал, т. XVIII, вып. 2.
- Белогуров А. А. 1939а. К вопросу о различии пищеварительного тракта у осетровых рыб в связи с питанием.— Доклады АН СССР, новая серия, т. XXII, вып. 4.
- Беляев Г. М. 1952. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии. Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд-во МОИП.
- Берлянд Т. Б. 1957. О направленном формировании запасов карповых рыб в южных морях СССР и промышленном разведении кутума. — Труды Конференции по рыбоводству. Изд-во АН СССР.
- Бирштейн Я. А. 1952. Питание бентосоядных рыб Каспия кроме осетровых в 1948—1949 гг. и использование ими *Nereis*. Сб. работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд-во МОИП.
- Бирштейн Я. А. и Боруцкий Е. В. 1950. Жизнь в подземных водах. Жизнь пресных вод СССР, т. III. Изд-во АН СССР.
- Близняк Е. В. 1952. Водные исследования. Изд-во Мин. речн. флота СССР, М.
- Богоров В. Г. 1934. Исследования питания планктоноядных рыб.— Бюллетень ВНИРО, № 1.
- Богоров В. Г. 1934а. Инструкция по сбору и обработке материалов по исследованию питания планктоноядных рыб. Изд-во ВНИРО.
- Богоров В. Г. 1947. Инструкция для проведения гидробиологических работ в морях (планктон и бентос). I, М.—Л. Изд-во Главсевморпути, вып. 18.
- Богоров В. Г., Мантейфель В. П., Павлова А. П. 1939. Питание песчанки (*Ammodytes tobianus*) в Мурманских водах.— Труды ВНИРО, т. IV.
- Богоров В. Г., Преображенская Е. Н. 1934. Весовая характеристика планктеров Баренцова моря. II. *Sopropoda*. — Бюллетень ВНИРО, № 2.
- Бокова Е. Н. 1938. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. — Рыбное хозяйство, № 6.
- Бокова Е. Н., 1939. Потребление и усвоение корма воблой. Труды ВНИРО, т. XI.
- Бокова Е. Н. 1946. Кормовая ценность бентоса Северного Каспия.— Зоол. журнал, т. XXV, вып. 6.
- Бокова Е. Н. 1954. Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря.— Труды ВНИРО, т. XXVI.
- Бокова Е. Н. 1955. Методика изучения питания рыб в естественных условиях на ранних этапах развития.— Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Бокова Е. Н. 1955а. Пищевые взаимоотношения молоди тюльки Азовского моря в условиях зарегулирования стока.— Вопросы ихтиологии, вып. 4.
- Бокова Е. Н. 1955б. Питание азовской хамсы на разных этапах ее развития. — Труды ВНИРО, т. XXXI, № 1.

- Болдовский Г. В. 1941. Пища и питание сельдей Баренцова моря. — Труды ПИНРО, т. VII.
- Болдовский Ю. В. 1944. Питание норвежской пикши в Баренцовом море. — Труды ПИНРО, т. VIII.
- Борисов П. Г. 1924. Ряпушка озера Переславского. — Труды Научного ин-та рыбн. хоз-ва, т. I.
- Борисов П. Г. и Богданов А. С. 1955. Сырьевая база рыбной промышленности СССР. Часть II. Пищепромиздат.
- Боруцкий Е. В. 1934—1935. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. II, III, IV. V — Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 17, 1934; вып. 18, 1934а; вып. 19, 1935; вып. 19, 1935а.
- Боруцкий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. — Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 22.
- Боруцкий Е. В. 1939а. Динамика общей биомассы бентоса профундали Белого озера. — Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 22.
- Боруцкий Е. В. 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.). — Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Боруцкий Е. В. 1950а. Материалы о питании амурского подуста (*Xenopsyrus macrolepis* Bleek.). — Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Боруцкий Е. В., 1950б. Материалы о питании карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) в бассейне Амура. — Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Боруцкий Е. В. 1952. Материалы по питанию белого амура (*Stenopharyngodon idella* (Val.) и мелкочешуйчатого желтопера (*Plagiognathops microlepis* (Bl.) в бассейне Амура. — Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. III.
- Боруцкий Е. В. 1955. Методика изучения питания растительноядных рыб. — Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Боруцкий Е. В. 1960. К методике определения размерно-весовой характеристики беспозвоночных организмов, служащих пищей рыб. I. — Вопросы ихтиологии, вып. 11.
- Боруцкий Е. В. 1959. Методика изучения динамики биомассы макрофитов водохранилищ. — Труды VI Совещания по проблемам биологии внутренних вод. М., Изд-во АН СССР
- Боруцкий Е. В. 1959а. К методике определения размерно-весовой характеристики беспозвоночных организмов, служащих пищей рыб. II. — Вопросы ихтиологии, вып. 12.
- Боруцкий Е. В. 1959б. О кормовой базе рыб. — Труды Института морфологии животных АН СССР, вып. 13.
- Боруцкий Е. В. 1960. К методике определения размерно-весовой характеристики беспозвоночных организмов, служащих пищей рыб. III. — Вопросы ихтиологии, вып. 14.
- Боруцкий Е. В. 1960а. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по остаткам в кишечниках рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Брагинский Л. П. 1957. Размерно-весовая характеристика руководящих форм прудового зоопланктона. — Вопросы ихтиологии, вып. 9.
- Брискина М. М. 1939. Питание не промысловых рыб Баренцова моря. — Труды ВНИРО, т. IV.
- Брискина М. М. 1947. Новые данные о питании осетровых рыб в юго-восточной части Каспийского моря. — Рыбное хозяйство, № 12.
- Брискина М. М. 1951. Изменение характера питания леща в Северном Каспии в 1941 г. по сравнению с 1935 г. — Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Брискина М. М. 1954. Типы питания промысловых рыб Черного моря

- (ставриды, скумбрии, барабули, черноморской пикши, кефали). — Труды ВНИРО, т. XXVIII
- Бродский К. А. и Янковская А. И. 1935. О питании дальневосточной сардины. — Вестник Дальневост. филиала АН СССР, № 13.
- Броцкая В. А. 1939. Инструкция для сборов и обработки материалов по питанию бентосоядных рыб. Пищепромиздат.
- Бруевич С. В. и Деменченко С. К. 1944. Инструкция по производству химических исследований морской воды. М., Изд-во Главсевморпути.
- Булычева А. И. 1948. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана. — Труды Мурманск. биол. станции, т. 1.
- Бурмакин Е. В. 1941. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin) бассейна Гыданского залива. — Труды научно-исслед. ин-та полярного земледелия и промысл. хоз-ва, вып. 15.
- Быков К. В., Владимиров Г. Е., Делов В. Е., Конради Г. П. и Слоним А. Д. 1955. Учебник физиологии. Медгиз.
- Васнецов В. В. ред. 1948. В сб.: «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воibly и сазана на всех стадиях развития». М., Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В. 1953. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР.
- Вашкевичюте А. Р. 1958. Роль зоопланктона в питании мальков рыб залива Куршью-Марес. — Труды Академии наук Литовской ССР, серия биол., т. 1.
- Верещагин Г. Ю. 1930. Методы полевого гидрохимического анализа в их применении к гидрологической практике. М., Изд-во Гос. гидр. ин-та.
- Веригин Б. В. 1950. Возрастные изменения молоди толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) в связи с ее биологией. — Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. 1.
- Веригин Б. В. 1957. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа амурского толстолобика. — Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. 4.
- Вернидуб М. Ф. 1951. Морфологические этапы в развитии яиц и личинок осетровых рыб и их значение для рыбоводства. — Ученые записки ЛГУ, серия биол. наук, вып. 29.
- Вернидуб М. Ф. и Гузева М. И. 1950. О морфофизиологических этапах в развитии личинок рыб. — Доклады АН СССР, т. XXI, № 3.
- Веселов Е. А. 1959. Методы изучения газообмена у рыб и водных беспозвоночных. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. 2.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Научные труды Белорусск. гос. ун-та.
- Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР.
- Винберг Г. Г. и Сивко Т. Н. 1953. Определение содержания хлорофилла в планктоне. — Известия АН БССР, № 3.
- Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почвы. Проблемы и методы. М., Изд-во АН СССР.
- Владимиров В. И. 1953. Биология личинок дунайской сельди и их выживаемость. — Труды Института гидробиологии АН УССР, вып. 28.
- Воноков Н. К. 1952. Питание мальков карповых в дельте реки Волги. — Труды Каспийск. бассейнового филиала ВНИРО, т. XII.
- Воробьев В. П. 1938. Питание леща в Азовском море. — Зоол. журнал, т. XVI, вып. 1.
- Воробьев В. П. 1938а. Распределение леща в Азовском море. — Труды АзЧерНИРО, вып. 11.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря. Труды Азовско-Черноморского филиала ВНИРО, вып. 13.
- Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыб-

- ного хозяйства.— Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Гейнрих А. К. 1950. Питание синца-сопы (*Abramis ballerus*) и белоглазки (*A. sara*). Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, т. II.
- Герд С. В. 1951. Особенности питания подвыдов *Coregonus lavaretus* Онежского озера.— Труды Карело-Финск. отделения ВНИОРХ, т. III.
- Годнев Т. Н., Калишевич С. В., Захарич Т. Ф. 1950. О содержании хлорофилла в пресноводном планктоне.— Доклады АН СССР, т. LXXIII, № 5.
- Годнев Т. Н. и Терентьев В. М. 1950. О количественном определении хлорофилла и некоторых каротиноидов.— Труды Института физиол. растений, т. VII.
- Горбунов Г. П., Тарасов Н. И., Ушаков П. В. 1931. Исследования зообентоса континентального плато. Инструкция по биологическим исследованиям вод. Часть I. Биология морей, раздел А. Исследование бентоса, вып. 1, 2.
- Гордеева К. Т. 1952. О питании трески северной части Берингова моря.— Известия ТИНРО, т. XXXVII.
- Грандильевская-Дексбах М. Л. и Троицкая В. И. 1951. Питание и рост ладожского рипуса в озере Шарташ, Свердловской области.— Зоол. журнал, т. XXX, вып. 3.
- Грандильевская-Дексбах М. Л. 1957. Питание чудского сига, рипуса и их гибридов, акклиматизированных в озерах Урала.— Известия ВНИОРХ, т. XXXIX.
- Грезе В. С. Материалы по продуктивности зоопланктона Валдайского озера.— Известия ВНИОРХ, т. XXVI, вып. 2.
- Грезе И. И. 1953. Питание рыб Таймырского озера.— Труды Иркутск. гос. ун-та, т. VII, вып. 1—2.
- Гриб А. В. 1937. Глоточный аппарат у вьюновых рыб.— Ученые записки ЛГУ, серия биол., вып. 15.
- Гриб А. В. и Красюкова З. В. 1949. Пищеварительный канал карповых рыб.— Ученые записки ЛГУ, серия биол., вып. 21.
- Гусева К. А. 1956. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. Жизнь пресных вод СССР. М., Изд-во АН СССР, т. IV, ч. 1.
- Дас С. Н. и Моитра С. К. 1958. О вариациях пищеварительного тракта в зависимости от пищи у пресноводных рыб Индии.— Вопросы ихтиологии, вып. 10.
- Дементьева Т. Ф. 1953. Закономерности колебания численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов.— Труды Всесоюз. конференции по вопросам рыбн. хоз-ва. М., Изд-во АН СССР.
- Дементьева Т. Ф. и Ильин Б. С. 1938. Инструкция по сбору и первичной обработке ихтиологических материалов. Пищепромиздат.
- Державин А. Н. 1916. Питание воблы (*Rutilus rutilus caspicus*).— Труды Астраханск. ихтиол. лаборатории, т. III, вып. 4 (1).
- Державин А. Н. 1918. Питание леща (*Abramis brama L.*). Труды Астраханск. ихтиол. лаборатории, т. IV, вып. 3.
- Дехтярева А. 1931. Питание пикши.— Доклады I сессии Гос. Океанологическ. ин-та, № 4.
- Дмитриев Н. А. 1931. Лещ Азовского моря (биология и промысел).— Труды Азовско-Черноморской промысл. экспедиции, вып. 6.
- Догель В. А. 1932. Паразитарные заболевания рыб. М.—Л., Сельхозгиз.
- Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф. 1926. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова и их хозяйственное значение.— Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна, вып. X, полум 1.
- Драчев С. Н., Разумов А. С., Бруевич С. В., Скопинцев Б. А., Голубева М. Т. 1953. Методы химического и бактериологического анализа воды. М., Медгиз.

- Дукляна В. В. 1957. К методике определения биомассы зоопланктона.— Труды научно-исслед. ин-та биологии и биологического фак. Харьковск. гос. ун-та, т. XXX.
- Дуплаков С. Н. 1933. Материалы к изучению перифитона.— Труды Лимнол. станции в Косине, вып. 16.
- Елеонский А. Н. 1936. Рыбоводство в естественных и искусственных водоемах. М.—Л., КОИЗ.
- Екатерининская Н. Г. и Изосимов В. В. 1945. О питании сельди черноспинки и пузанка в посленерестовый период в р. Волге.— Труды Об-ва естествоисп. при Казанск. ин-те, т. 57, вып. 1—2.
- Егоров А. М. Н. 1952. Материалы по питанию касатки-плети (*Liocassis ussuriensis* Dub.) и касатки Герценштейна (*Liocassis herzensteini* Berg.) в бассейне Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. III.
- Есипов В. К. 1941. Ряпушка (*Coregonus sardinella* Val.) северной части Обской губы и Гыданского залива.— Труды Научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, серия промысл. хоз-ва, вып. 15.
- Есипов В. К. 1941а. Муксун (*Coregonus muksua* Pall.) Гыданского залива.— Труды Научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, серия промысл. хоз-ва, вып. 15.
- Есипов В. К. 1941б. Корюшка Гыданского залива.— Труды научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, серия промысл. хоз-ва, вып. 15.
- Есипов В. К. 1949. Ершоватка, лиманда — *Limanda limanda* L. Атлас промысловых рыб СССР.
- Жадин В. И. 1950. Изучение донной фауны водоемов. В помощь работающим на защитных лесных полосах. М., Изд-во АН СССР.
- Жадин В. И. 1956. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Желтенкова М. В. 1938. Питание воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) Северного Каспия.— Зоол. журнал, т. XVII, вып. 1.
- Желтенкова М. В. 1939. Питание воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) в северной части Каспийского моря.— Труды ВНИРО, т. X.
- Желтенкова М. В. 1939а. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия.— Зоол. журнал, т. XVIII, вып. 5.
- Желтенкова М. В. 1949. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* L.— Зоол. журнал, т. XXVIII, вып. 3.
- Желтенкова М. В. 1951. О пищевой пластичности воблы.— Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Желтенкова М. В. 1951а. К вопросу о питании осетра в северной части Каспийского моря.— Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Желтенкова М. В. 1951б. Откорм воблы на морских пастбищах в зависимости от состава донной фауны и ихтиофауны.— Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Желтенкова М. В. 1954. Речная камбала (*Pleuronectes flesus trachurus* Dunkl.) как основной потребитель моллюсков Балтийского моря.— Труды ВНИРО, т. XXVI.
- Желтенкова М. В. 1955. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях.— Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Желтенкова М. В. 1955а. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря.— Труды ВНИРО, т. XXXI.
- Желтенкова М. В. 1957. К вопросу о прогнозировании условий

- откорма бентосоядных рыб в Азовском море.— Вопросы ихтиологии, вып. 9.
- Желтенкова М. В. 1958. О влиянии условий откорма на популяцию рыб.— Труды ВНИРО, т. XXXIV.
- Желтенкова М. В. 1960. О пищевых отношениях плотвы и леща в Курском заливе.— Труды ВНИРО, т. XLII.
- Задульская Е. С. и Смирнов К. С. 1939. Суточный ход питания трески в промысловых районах Баренцова моря.— Труды ВНИРО, т. IX.
- Замриборщ Ф. С. 1957. Строение и функция наджаберного органа амурского толстолобика.— Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. 4.
- Захарова Л. К. 1950. Возрастные изменения в строении и характере питания китайского окуня-аухи (*Siniperca chuatsi Basilewsky*).— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Зацепин В. И. 1939. Питание пикши (*Melanogrammus aeglephinus*) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной.— Труды ПИНРО, вып. 5.
- Зацепин В. И. и Петрова Н. С. 1939. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцова моря по наблюдениям 1934—1938 гг.— Труды ПИНРО, вып. 5.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. М., Изд-во «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I. М., Изд-во «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1953. Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами.— Труды Всесоюз. конференции по вопросам рыбн. хоз-ва. М., Изд-во АН СССР.
- Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А. 1931. Материалы по питанию рыб Баренцова моря.— Доклады I сессии гос. Океанолог. ин-та, № 4.
- Зиновьев А. Ф. 1937. Планктон покоев и ильменей дельты Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб.— Труды Волго-Каспийск. рыбохоз. станции, т. IX, вып. 1.
- Зубов Н. Н. и Шулейкин В. В. 1931. Океанографические таблицы. Гидрометеиздат.
- Ивлев В. С. 1934. Метод калорической оценки кормовых запасов водоема.— Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 18.
- Ивлев В. С. 1939. Метод определения калорийности гидробиологических проб. Научно-методические записки Главного Управления по заповедникам, вып. 7.
- Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Идельсон М. С. 1930. К вопросу о питании промысловых рыб в Баренцовом море.— Гидробиол. журнал, т. VIII, вып. 10—12.
- Иоффе Ц. И. 1949. К методике изучения сноса бентических организмов рекой и его роль в заселении водохранилищ.— Известия ВНИОРХ, т. XXIX.
- Исаев А. И. и Кожин М. И. 1957. Рыбоводство в Китайской Народной Республике.— Рыбное хозяйство, № 1.
- Казанова И. И. 1958. Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов.— Труды ВНИРО, т. XXVI.
- Казанский В. И. 1925. Этюды по морфологии и биологии личинок рыб нижней Волги.— Труды Астраханск. ихтиол. лаборатории, т. V, вып. 3.
- Калганов В. М. 1949. О смене зубов у щуки.— Природа, № 8.
- Канаева И. П. 1956. Суточные изменения в питании азовской перкарини.— Вопросы ихтиологии, вып. 7.

- Карзинкин Г. С. 1932. К изучению физиологии пищеварения рыб.— Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 15.
- Карзинкин Г. С. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 2. Изучение физиологии питания сеголеток зеркального карпа.— Труды Лимнолог. станции в Косине, вып. 19.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С. и Кривобок М. Н. 1961. Методы постановки балансовых опытов по азотистому обмену у рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Карлевич А. Ф. 1936. Об изменении реакции пищеварительных соков во время пищеварения у морских рыб.— Физиол. журн., т. XXI.
- Карлевич А. Ф. 1941. Скорость пищеварения у некоторых рыб Черного моря.— Зоол. журнал, т. XX, вып. 2.
- Карлевич А. Ф. 1953. Экологическое обоснование прогноза изменения ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря.— Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2.
- Карлевич А. Ф. 1957. Возможные изменения в фауне Азовского моря при зарегулировании стока р. Дона и пути повышения запасов ценных рыб.— Вопросы экологии, т. I. Киев.
- Карлевич А. Ф. 1958. Потребление кислорода морскими рыбами при различном их физиологическом состоянии.— Вопросы ихтиологии, вып. 10.
- Карлевич А. Ф. и Бокова Е. Н. 1936. Темп переваривания у морских рыб. Часть 1.— Зоол. журнал, т. XV, вып. 1.
- Карлевич А. Ф. и Бокова Е. Н. 1937. Темп переваривания у морских рыб. Часть 2.— Зоол. журнал, т. XVI, вып. 1.
- Катанская В. М. 1956. Методика исследования высшей водной растительности. «Жизнь пресных вод СССР», т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Кизеветтер В. М. 1942. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб.— Зоол. журнал, т. XXXV, вып. 2.
- Киналев Н. М. 1937. Питание бычков (Gobiidae) в Северном Каспии.— Зоол. журнал, т. XVI, вып. 4.
- Киселев И. А. 1950. Изучение планктона водоемов. Серия: В помощь работающим на защитных лесных полосах, вып. 9. М., Изд-во АН СССР.
- Киселев И. А. 1956. Методы исследования планктона. «Жизнь пресных вод СССР», т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Киселев И. А. 1956а. Методы исследования нейстона. «Жизнь пресных вод СССР», т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Клумов С. К. 1937. Сайка и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики.— Известия АН СССР, № 5.
- Ключарев Р. В. 1948. К вопросу о размножении и развитии некоторых веслоногих раков Черного моря.— Доклады АН УССР, № 1.
- Ключарева О. А. 1956. О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб.— Зоол. журнал, т. XXXV, вып. 2.
- Ключарева О. А. 1960. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища.— Труды Дарвинского заповедника, т. VI.
- Ковалев И. Н. 1958. Справочные материалы по определению веса и длины тела некоторых видов рыб дельты Волги по ниже-глоточным и ниже-челюстным костям.— Труды Астраханск. заповедника, вып. IV.
- Кожов М. М. 1934. К вопросу о питании омуля и других рыб Байкала.— Известия Биол.-геог. ин-та при Восточно-Сибирск. ун-те, т. VI, вып. 1.
- Комарова И. В. 1939. Питание камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides*) в Баренцовом море в связи с кормовыми ресурсами.— Труды ВНИРО, т. IV.

- Комарова И. В. 1951. Питание леща в Северном Каспии, Аральском и Азовском морях.— Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Комарова И. В. 1951a. Питание леща в Северном Каспии. Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Константинов А. С. 1950. Хиროномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб.— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Константинов А. С. 1953. Некоторые итоги комплексного рыбохозяйственного обследования выростных прудов Тепловского рыбопитомника.— Труды Саратовск. отделения ВНИРО, т. II.
- Константинов А. С. 1954. О количественном учете хиროномид в пище рыб. 2. Методика определения реконструктивного веса.— Труды Саратовск. отделения ВНИРО, т. III.
- Константинов А. С. 1956. О количественном учете хиროномид в пище рыб. 3. Методика определения веса личинок по их длине.— Труды Саратовск. отделения ВНИОРХ, т. IV.
- Константинов А. С. 1958. Биология хиროномид и их разведение.— Труды Саратовск. отделения ВНИОРХ, т. V.
- Корнилова В. П. 1955. Питание азовской хамсы.— Труды ВНИРО, т. XXXI, № 1.
- Корнилова В. П. 1955a. Наблюдения за ростом личинок и молоди азовской хамсы в 1953 г.— Труды АзЧерНИРО, т. XVI.
- Костюченко В. А. 1955. Биология и состояние промысла осетровых рыб Азовского моря перед зарегулированием стока рек.— Труды ВНИРО, т. XXXI, № 2.
- Костюченко В. А. 1955a. Распределение бычка-кругляка в Азовском море в связи с распределением его кормовой базы.— Труды АзЧерНИРО, т. XVI.
- Костюченко В. А. 1956. Характеристика состояния запасов бычков Азовского моря, условий их миграций, нереста, нагула и промысла в 1955 г.— Сборник аннотаций к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г.
- Краснова В. К. 1952. Питание годовиков воблы и леща в Северном Каспии.— Труды Каспийск. бассейнового филиала ВНИРО, т. XII.
- Кривобок М. Н. 1953. Использование пищи молодью сазана в нерестово-выростном хозяйстве Азово-Долгий.— Труды ВНИРО, т. XXIV.
- Кривобок М. Н. и Дьякова Г. П. 1957. Использование кормовой базы молодью сазана и леща в опытных нерестово-выростных хозяйствах Дона.— Труды ВНИРО, т. XXXIII.
- Крогиус Ф. В. и Крохин Е. М. 1948. Об урожайности молоди красной (*Oncorhynchus nerca* Walb.).— Известия ТИНРО, т. XXVIII.
- Крохин Е. М. 1957. Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехглазой колюшки.— Известия ТИНРО, т. XLIV.
- Крыжановский С. Г., Дислер Н. Н. и Смирнова Е. Н. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневых.— Труды Института морфологии животных АН СССР, вып. 10.
- Кублицкас А. К. 1957. Питание некоторых бентосоядных рыб в заливе Куршю-Марес.— Труды АН Литовск. ССР, серия Б, т. II.
- Кудринская О. И. 1955. Питание *Hydracarina* и некоторые черты их биологии.— Труды Мосрыбвуза, биол. сборник, вып. VII.
- Кузнецов В. В. 1951. Что такое проблема биологической продуктивности и как следует работать над ее решением?— Зоол. журнал, т. XXX, вып. 2.
- Кузнецова И. И. 1952. К методике изучения питания личинок и мальков карповых.— Труды Каспийск. бассейн. филиала ВНИРО, т. XII.
- Кун М. С. 1949. Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива.— Известия ТИНРО, т. XXIX.

- Куп М. С. 1955. Выступление в прениях по докладам.—Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Кусморская А. П. 1948. Распределение зоопланктона в открытых частях Черного моря в летний период 1948 г. Рукопись ВНИРО.
- Ланге Н. О. 1948. Развитие кишечника сазана, воблы и леща. В сб.: «Морфологические особенности, определяющие питание леща, сазана и воблы на всех стадиях развития». М., Изд-во АН СССР.
- Лебедев Н. В. 1936. Способ нахождения мест концентрации осетровых рыб в северо-западной части Черного моря.—Рыбное хозяйство, № 9.
- Лебедев Н. В. 1946. Элементарные популяции рыб.—Зоол. журнал, т. XXV, вып. 2.
- Лебедев Н. В. 1950. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откорма.—Вестник МГУ, № 2.
- Лишев М. Н. 1950. К методике изучения состава пищи хищных рыб.—Известия ТИНРО, т. XXXII.
- Лишев М. Н. 1950а. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура.—Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. I.
- Логвинович Д. Н. 1949. Питание трески в Охотском море у западных берегов Камчатки.—Известия ТИНРО, т. XXIX.
- Логвинович Д. Н. 1951. К вопросу пищевых взаимоотношений некоторых планктоноядных рыб Азовского моря.—Труды АзЧерНИРО, т. XV.
- Логвинович Д. Н. 1955. Материалы по биологии личинок и мальков донских судака и леща и годовиков перкарины.—Труды АзЧерНИРО, т. XVI.
- Логвинович Д. Н. и Фельдман В. А. 1951. О питании личинок азовской тюльки.—Труды АзЧерНИРО, т. XIV.
- Лубны-Герцык Е. А. 1953. Весовая характеристика основных представителей зоопланктона Охотского и Берингова морей.—Доклады АН СССР, т. XCI, № 4.
- Лукин А. В. 1949. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге.—Труды Татарск. отделения ВНИОРХ, вып. 5.
- Луконина Н. К. 1957. Кормовая база для планктоноядных рыб в Аральском море. Сборник аннотаций по работам ВНИРО.
- Луконина Н. К. 1960. Динамика популяции *Diaptomus salinus* Daday в Аральском море.—Зоол. журнал, т. XXXIX, вып. 2.
- Ляйман Э. М. 1957. Болезни рыб. М., Пищепромиздат.
- Маккавеева И. И. 1956. Питание молоди щуки Рыбинского водохранилища. Вопросы ихтиологии, вып. 7.
- Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море.—Труды ПИНРО, т. VII.
- Мантейфель Б. П. 1943. Сайка и ее промысел. Мурманск.
- Мантейфель Б. П. 1952. Планктонология и научно-промысловая разведка пелагических рыб.—Доклады ВНИРО, новая серия, вып. 1.
- Мантейфель Б. П. 1959. Вертикальные миграции кормовых организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона.—Труды Института морфологии животных АН СССР, вып. 13.
- Мантейфель Б. П. 1959а. Адаптическое значение периодических миграций водных организмов.—Вопросы ихтиологии, вып. 13.
- Мантейфель Б. П. и Никольский Г. В. 1953. Задачи морской гидробиологии в области разработки проблемы освоения рыбных ресурсов открытых морей.—Вопросы ихтиологии, вып. 1.
- Маркевич А. П. 1950. Методика и техника паразитологического обследования рыб. Изд-во Киевского гос. ун-та.
- Маркевич А. П. 1950а. Основы паразитологии. Вид. Рад. школа. Київ.

- Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд-во АН УССР.
- Мартин Ю. Ю. 1948. Промысловая разведка рыбы. М., Пищепромиздат.
- Мартин К. В. и Карапеткова М. С. 1957. Числовой учет пищевых взаимоотношений у рыб.— Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. 2.
- Микулич Л. В. 1949. Некоторые данные по питанию минтая.— Известия ТИНРО, т. XXIX.
- Микулич Л. В. 1954. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и южных Курильских островов.— Известия ТИНРО, т. XL.
- Мионов Г. И. 1940. Определение удельного веса планктонных организмов Черного моря. Сборник авторефератов АН СССР.
- Моисеев П. А. 1953. Треска и камбала Дальневосточных морей. Известия ТИНРО, т. XXXIX.
- Монастырский Г. Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб.— Труды ВНИРО, т. XXI.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона.— Труды проблемных и тематических совещаний, вып. 2. М., Изд-во АН СССР.
- Небольсина Т. К. 1952. Материалы по питанию мальков карповых в Волжской авандельте.— Труды Каспийского бассейна филиала ВНИРО, т. XII.
- Ни Да-шу. 1957. Методы выращивания белого амура, черного амура, толстолобика и пестрого толстолобика. Доклад на конф. МГУ.
- Никитин В. Н. 1946. Питание хамсы (*Engraulis encrassicholus* L.) в Черном море у берегов Грузии.— Труды Зоол. ин-та АН ГрузССР, т. VI.
- Никитинский В. Я. 1929. Питание некоторых озерных рыб в нерестовой период.— Русск. гидробиол. журнал, т. VIII, № 6—7.
- Николаев И. П. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение.— Зоол. журнал, т. XXIX, вып. 6.
- Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Изд-во МОИП.
- Никольский Г. В. 1944. Биология рыб. М., Изд-во «Советская наука».
- Никольский Г. В. 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве.— Известия АН СССР, серия биол., № 1.
- Никольский Г. В. 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб.— Бюллетень МОИП, отделение биол., т. IV, вып. 1.
- Никольский Г. В. 1953. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1950. 1954. Частная ихтиология. М., Изд-во «Советская наука», изд. 1 и 2.
- Никольский Г. В. 1955. О биологическом значении стан у рыб.— Труды Совещания по вопросам поведения и разведки рыб (в 1953 г.). М., Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М., Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В. 1960. Экология рыб. М., Изд-во «Советская наука».
- Никольский Г. В. и Пикулева В. А. 1958. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов.— Зоол. журнал, т. XXXVII, вып. 7.
- Новикова Н. С. 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях.— Вестник МГУ, № 9.
- Новикова Н. С. 1951. Определение суточного рациона воibly Северного Каспия непосредственно в море.— Вестник МГУ, № 5.

- Новикова Н. С. 1956. Поведение воблы Северного Каспия на местах откорма.— Вопросы ихтиологии, вып. 7.
- Окул Е. С. 1941. Питание планктоноядных рыб Азовского моря.— Зоол. журнал, т. XX, вып. 4—5.
- Олифан В. И. 1945. Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги.— Известия АН СССР, отделение биол. наук, № 1.
- Омелянский В. Л. 1949. Основы микробиологии. М., Изд-во АН СССР.
- Остроумов А. А. 1947. Питание долгинской сельди *Caspialosa brashnikovi* (Bog.) и большеглазого пузанка *Caspialosa saposhnikovii* (Grimm) в Северном Каспии.— Труды Волго-Каспийск. научной рыбохоз. станции, т. IX, вып. 1.
- Панкратова В. Я. 1948. Материалы по питанию волжских рыб.— Труды ЗИН АН СССР, т. VIII.
- Паракецов И. А. 1958. О защитном значении колючек и шипов у рыб.— Журнал общей биологии, т. XIX, № 6.
- Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб.— Труды Томского гос. ун-та. Томск.
- Перцов Н. А. 1952. Массовые беспозвоночные литорали Белого моря, как компоненты питания рыб и птиц и методика определения их средних размеров и весов.— Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. IV.
- Петипа Т. С. 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря.— Труды Севастопольск. биол. станции АН СССР, т. IX.
- Петрова-Гринкевич Н. С. 1944. О пищевой конкуренции между пикшей и треской в Баренцовом море.— Труды ПИНРО, вып. VIII.
- Пихулева В. А. 1952. Питание пестрого коня (*Hemibarbus maculatus Blelek.*) и коня-губаря (*Hemibarbus labeo (Pallas)* в бассейне Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. III.
- Пихулева В. А. 1952а. Питание косатки-скрипуна (*Pseudobagrus fulvidraco Rich.*) и малой косатки (*Liocassis brashnikovi Berg*) в бассейне Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. III.
- Пирожников П. Л. 1950. О питании сиговых в приустьевых районах.— Зоол. журнал, т. XXIX, вып. 2.
- Пирожников П. Л. 1953. Инструкция по сбору и обработке материалов по питанию рыб. Изд-во ВНИОРХ.
- Пирожников П. Л. 1955. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых.— Вопросы ихтиологии, вып. 2.
- Покровский В. В. 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Госиздат Карело-Финск. ССР, Петрозаводск.
- Полутов И. А. и Ершикова И. И. 1951. Питание трески в Авачинском заливе.— Известия ТИНРО, т. XXXV.
- Поляков Г. Д. 1939. Суточные ритмы дыхания водных животных и их роль в определении пищевых потребностей респирационным методом.— Доклады на конференции по экологии и физиологии рыб и водных беспозвоночных. Киев.
- Поляков Г. Д. 1958. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа.— Зоол. журнал, т. XXXVII, вып. 3.
- Правдин И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Ленинград.
- Прозоровская М. Л. 1952. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике.— Доклады ВНИРО, вып. 1.
- Протасов В. Р. 1957. Реакция некоторых черноморских рыб на свет.— Вопросы ихтиологии, вып. 9.
- Пчелкина Н. В. 1939. Распределение сельди в связи с составом зоопланктона.— Труды ПИНРО, вып. 4.
- Радаков Д. В. 1958. О приспособительном значении стайного поведения молоди сайды (*Pallachius virens L.*). Вопросы ихтиологии, вып. 11.

- Разумов А. С. 1947. Методы микробиологических исследований воды. М., Изд-во ВОДГЕО.
- Расс Т. С. 1933. Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. Изд-во Гос. океаногр. ин-та.
- Расс Т. С. 1939. Инструкция по сбору икрынок и мальков рыб. М., Пищепромиздат.
- Рагинский Г. Н. 1954. Выращивание молоди леща совместно с молодью судака, в нерестово-выростных хозяйствах. Кандидатск. диссертация, Московск. техн. ин-та рыбн. хоз-ва и пром. им. А. И. Микояна.
- Родина А. Г. 1956. Методы микробиологического исследования водоемов. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Романова Г. П. 1948. Питание рыб в нижнем Енисее.—Труды Сибирск. отделения ВНИОРХ, т. VII, вып. 2.
- Романова Г. П. 1949. Питание пойменно-речных рыб среднего течения Оби.—Труды Барабинского отделения ВНИОРХ, т. III.
- Романова Г. П. 1956. Питание судака Рыбинского водохранилища.—Труды Биол. станции «Борок», т. III.
- Румянцев А. И. 1946. Мойва Японского моря.—Известия ТИНРО, т. XXII.
- Румянцев А. И. 1947. Сайра Японского моря.—Известия ТИНРО, т. XXV.
- Рылов В. М. 1931. Инструкция для полевого исследования пресноводного планктона. Серия: «Инструкция по биологическому исследованию вод», II. Изд-во Гос. гидрол. ин-та.
- Саенкова А. К. 1947. О пищевой конкуренции воблы и леща в Северном Каспии.—Доклады ВНИРО, т. VIII.
- Сальдау М. П. 1953. Кормовые ресурсы и питание рыб в пресноводных водоемах как факторы, оказывающие влияние на акклиматизацию рыб.—Известия ВНИОРХ, т. XXXII.
- Световидов А. Н. 1950. О параллельном изменении некоторых признаков у каспийских и черноморско-азовских форм *Caspialosa caspia*.—Доклады АН СССР, новая серия, т. LXXII, № 2.
- Световидов А. Н. 1957. О причинах различия в росте каспийских и черноморских сельдевых.—Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. II.
- Северцев С. А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР.
- Семко Р. С. 1955. Методика определения выедания хищниками мальков тихоокеанских лососей на ранних стадиях развития.—Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Соколова Н. Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Negeis succinea*. Сборник работ по акклиматизации *Negeis succinea* в Каспийском море. Изд-во МОИП.
- Сомов М. П. 1924. К вопросу о питании и темпе роста леща в различных водоемах: Сб. по рыбному хоз-ву. М., Главрыба.
- Сушкина А. П. 1940. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге.—Труды ВНИРО, т. XIV.
- Суворов Е. К. 1948. Основы ихтиологии. Изд. 2. М., Изд-во «Советская наука».
- Суховерхов Ф. М. 1953. Прудовое рыбоводство. М., Сельхозгиз.
- Сычева А. В. 1955. О суточном ходе питания пеляди (*Coregonus peled* (Gmelin)).—Вопросы ихтиологии, вып. 4.
- Таманская Г. Г. 1957. Воспроизводство судака и тарани в Кубанских лиманах.—Труды Совещания по рыбоводству. М., Изд-во АН СССР.
- Томазо Г. И. 1938. Питание кефали (*Mugilidae*) в северо-восточной части Черного моря.—Труды Новороссийск. биол. станции им. В. М. Арнольди, т. II, вып. 2.

- Труды Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, 1957. вып. 17. В сб.: «Работы по этапности развития костистых рыб».
- Гурпаев Т. М. 1941. К вопросу о приспособлении пищеварительной системы рыб к роду пищи.— Бюллетень эксперим. биол. и медицины, т. XII, вып. 1—2.
- Тюрин П. В. 1954. Биологические обоснования регулирования состава рыб во внутренних водоемах. Материалы Совещания по проблемам повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск.
- Тюрин П. В. 1957. Биологические основания реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР.— Известия ВНИОРХ, т. XL.
- Уломский С. Н. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер.— Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. III.
- Уломский С. Н. 1955. Планктон внутренних водоемов Крыма и его биомасса.— Труды Карадагск. биол. станции, вып. 13.
- Уломский С. Н. 1958. Материалы по сырому весу низших ракообразных из водоемов Урала.— Научно-техн. бюллетень ВНИОРХ, № 6.
- Уломский С. Н. 1958а. Сырой вес ракообразных рисовых полей Таджикистана.— Труды АН ТаджССР, т. 89.
- Усачева П. И. 1935. Инструкция по сбору планктона и обработке его в полевых условиях. Изд-во ВНИРО.
- Фесенко Е. А. 1953. Питание личинок судака и кормовая база в реке Дон и восточной части Таганрогского залива.— Доклады АН СССР, новая серия, т. ХСIII, № 3.
- Фесенко Е. А. 1955. Питание молоди судака и леща в низовьях Дона.— Труды ВНИРО, т. XXXI.
- Фортунатова К. Р. 1933. Форели озера Эйзенам.— Труды Севанской озерной станции, т. III, вып. 2.
- Фортунатова К. Р. 1940. К методике количественного изучения питания рыб.— Доклады АН СССР, т. XXIX, № 3.
- Фортунатова К. Р. 1940а. Питание *Scograea roscus* L.— Доклады АН СССР, т. XXIX, № 3.
- Фортунатова К. Р. 1950. Биология питания морского ерша.— Труды Севастопольск. биол. станции АН СССР, т. VII.
- Фортунатова К. Р. 1951. Методика изучения питания хищных рыб. 1.— Зоол. журнал, т. XXX, вып. 6.
- Фортунатова К. Р. 1955. Методика изучения питания хищных рыб. 2.— Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Фортунатова К. Р. 1957. Некоторые данные о влиянии хищников на размерный состав популяции рыб.— Зоол. журнал, т. XXXVI, вып. 4.
- Фортунатова К. Р. 1959. Доступность колюшки для питания хищных рыб дельты Волги.— Зоол. журнал, т. XXXVIII, вып. 11.
- Харин Н. Н. 1948. Зоопланктон Манычских водоемов.— Ученые записки Ростовск. гос. ун-та, т. XII.
- Хорошко П. Н. 1952. Питание молоди воблы, выращиваемой в рыбах дельты Волги.— Труды Каспийск. бассейн. филиала ВНИРО, т. XII.
- Чаянова Л. А. 1939. Питание беломорской сельди (по материалам 1932 г.). Сб. посв. научн. деятельности Н. М. Книповича (1885—1939).
- Чаянова Л. А. 1940. Питание каспийского лузанка *Caspiolosa caspia* (Eichw.).— Труды ВНИРО, т. XIV.
- Чаянова Л. А. 1951. Питание кильки (*Clupeonella delicatula caspia*).— Чаянова Л. А. 1954. Питание черноморской хамсы.— Труды ВНИРО, т. XXVIII.
- Чаянова Л. А. 1958. Питание черноморского шпрота.— Труды ВНИРО, т. XXXVI.

- Чванкина М. А. 1955. Питание молодежи промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Автореферат Московск. пед. ин-та им. Потемкина.
- Черфас Б. И. и Орлова П. И. 1933. Смешанная посадка карпа в выростных и нагульных прудах.— Рыбное хозяйство, № 3.
- Чугунов Н. Л. 1918. Изучение питания молодежи рыб в Каспийско-Волжском районе.— Труды Астраханск. ихтиол. лаборатории, т. III, вып. 6.
- Чугунов Н. Л. 1926. Предварительные исследования продуктивности Азовского моря.— Труды Азовско-Черноморск. научно-промысл. экспедиции, вып. 1.
- Чугунова Н. И. 1951. Рост и созревания воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма.— Труды ВНИРО, т. XVIII.
- Чугунова Н. И. 1952. Методика изучения возраста и роста рыб. М., Изд-во «Советская наука».
- Чугунова Н. И. 1958. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Шапошникова Г. Х. 1940. Питание омуля (*Coregonus autumnalis*) из Обской губы.— Труды научно-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, вып. 10.
- Шатуновский М. И. 1960. Некоторые особенности питания молодежи салаки Рижского залива.— Доклады высшей школы (печатается).
- Шеханова И. А. 1952. Материалы по питанию и росту мальков некоторых карповых рыб бассейна Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., т. III.
- Шорыгин А. А. 1939. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия. Докторская диссертация МГУ.
- Шорыгин А. А. 1939а. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря.— Зоологич. журнал, т. XVIII, вып. 1.
- Шорыгин А. А. 1946. Количественный способ изучения пищевой конкуренции у рыб.— Зоологич. журнал, т. XXV, вып. 1.
- Шорыгин А. А. 1946а. Сезонная динамика пищевой конкуренции у рыб.— Зоологич. журнал, т. XXV, вып. 5.
- Шорыгин А. А. 1948. Годовая динамика пищевой конкуренции у рыб.— Зоологич. журнал, т. XXVII, вып. 1.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф. 1948. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Крымиздат.
- Щербинин И. А. 1955. К методике обработки содержимого кишечника некоторых рыб.— Вопросы ихтиологии, вып. 4.
- Элькина Б. Н. 1952. Методика обработки питания молодежи леща и воблы Северного Каспия.— Доклады ВНИРО, вып. 1.
- Элькина Б. Н. 1952а. О суточном ритме питания воблы и сазана в рыбхозе «Горель» в дельте реки Волги.— Доклады ВНИРО, вып. 1.
- Эттингер М. М. ред. 1940. Стандартные методы химического и бактериологического исследования воды. КОИЗ.
- Яблонская Е. А. 1953. Бентос нерестово-выростного хозяйства Азово-Долгий.— Труды ВНИРО, т. XXIV.
- Яблонская Е. А. 1955. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек.— Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 1.
- Янковская А. И. 1937. Зоопланктон и питание иваси в северо-западной части Японского моря.— Вестник Дальневост. филиала АН СССР, № 27.
- Яшнов В. А. 1934. Инструкция по сбору и обработке планктона. Изд-во ВНИРО.
- Alikuhni K. N. and Nagaraj R. 1957. On the bionomics, development

- and growth of the Cauvery carp. *Labeo kontius* Jordan.—Res. Indian Museum, vol. XLIX.
- Allen K. R. 1938. Some observations on the biology of the trout (*Salmo trutta*) in Windermere.—*J. Anim. Ecol.*, vol. VI.
- Allen K. R. 1941. Studies of the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits.—*J. Anim. Ecol.*, vol. X.
- Antoniu A. 1934. Note sur l'anatomie du tube digestif chez quelques espèces du genre *Mugil*.—*Annals sci. de l'univers. de Jassy*, t. XIX.
- Baikov A. D. 1935. Now to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions.—*Trans. Americ. Fish. Soc.*, vol. LXV.
- Battle H. J. 1934. Temperature and «clearing» time for the sardine.—*Prog. Rep. J. Biol. Board of Canada*, vol. XI.
- Battle H. J., Huntsman A. C., Jeffers A. M., Jeffers Cr. W. and McNairn. 1936. Fatness, digestion and food of Passamaguody young herring.—*J. Biol. Board of Canada*, vol. 11, No 4.
- Blegvad H. 1916. On the food in the Danish waters within the Skaw.—*Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XXIV.
- Blegvad H. 1928. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910—1927 with special reference to the place-food.—*Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XXXIV.
- Blegvad H. 1930. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattgat with special reference to the place-food.—*Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XXXVI.
- Blegvad H. 1932. On the flounder (*Pleuronectes flesus* L.) and the Danish Flounder fishery in the Baltic.—*Rapp. et procès verbaux du Cons. Internat. pour l'explor. de la mer.*, vol. LXXVIII.
- Boysen-Yensen P. 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909—1917.—*Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XXVI.
- Brown W. W. and Cheng G. 1946. Investigations into the food of the cod (*Gadus collaris* L.) of Bear Island, and of the cod and haddock (*G. aeglefinus* L.) of Iceland and the Murman coasts.—*Hull. Bull. of Mar. Ecol.* vol. III, No 18.
- Clark. 1954. Elements of ecology. London.
- Chako P. Y. and Benkatraman R. S. 1945. On the Food of Mulletts.—*Curr. Sci.*, vol. XIV (79).
- Daiber F. C. 1956. A comparative analysis of the winter feeding habits of two bentic stream fishes.—*Copeia*, No 3.
- Fang P. W. 1928. Notes on the gill-rakers and their relation structures of *Hypophthalmichthys nobilis* and *H. molitrix*.—*Contr. Biol. Labor. Sci. Soc. China*, vol. IV, No 15. Nanking.
- Forbes S. A. 1880. On the food of young fishes.—*Bull. Illinois Natur. Hist. Survey*, vol. I, No 3.
- Forbes S. A. 1883. The food of the smaller fresh-water fishes.—*Bull. Illinois Natur. Hist. Survey*, vol. I.
- Forbes S. A. 1888. On the food relations of freshwater fishes. A summary and discussion.—*Bull. Illinois Natur. Hist. Survey*, vol. II, No 8.
- Forbes S. A. 1888a. The food of the fishes of the Mississippi Valley.—*Trans. Americ. Fish. Soc.*, vol. XVII.
- Frost W. E. 1939. River Liffey Survey. II. The Food consumed by the brown trout (*Salmo trutta* Linn.) in acid and alcalin waters.—*Proc. R. Irish Acad.*, vol. XLV, B.
- Frost W. E. 1943. The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*.—*J. Anim. Ecol.*, vol. XII.
- Frost W. E. and Went A. E. 1940. River Liffey Survey. III. The growth and food of young salmon.—*Proc. R. Irish Acad.*, vol. XLVI, B.
- Gong H. 1925. Der Futterwert der natürlichen Fischennahrung.—*S. f. Fischerei*, Bd. XXIII.

- Godnew T. und Kalischewich S. 1936. Die quantitative Bestimmung des Chlorophylls vermittels des lichtelektrischen Kolorimeters von Lange.— *Planta*, Bd. XXV.
- Hardy A. C. 1924. The food and feeding habits of the herring.— *Fish. Investig.*, ser. 2, vol. VII, No 3.
- Hartley P. H. T. 1948. Food and feeding relationships in a community of freshwater fishes.— *J. Anim. Ecol.*, vol. XVII, No 1.
- Hertling H. 1928. Untersuchungen über Ernährung von Meeresfischen I. Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Pleuronectiden und einigen anderen Fischen der Ostsee.— *Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresunters.* N. F., Bd. IV, No 2.
- Hertling H. 1939. Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Schellfischen (*Gadus aeglefinus*), Wittlingen (*Gadus merlangus*) und Dorschen (*Gadus morhua*) aus dem Nordsee unter besonders Berücksichtigung des Warmwerters der Nahrung.— *Ber. Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresforsch.* N. F., Bd IX, No 2.
- Hertling H. 1957. On the dynamic of explated fisch population. London.
- Hessle Ch. 1930. The young bottom stages of flounders (*Pleuronectes flesus* L.) at Färön and the nothern part of Gotland.— *Svenska Hydrogr.-biol. Komm. Skrifter*, Bd I, No 4.
- Homans R. E. S. and Needler A. W. H. 1946. Food of the haddock.— *Proc. of the Nova Scotian Inst. of Sci.*, vol. XXI, p. 1 & 2. Halifax.
- Hykes O. V. et Moravek F. 1933. Influence du regime alimentaire sur la longueur du tube digestif des poissons.— *Compt. rendu Soc. Biolog.*, vol. CXIII.
- Hynes H. B. N. 1950. The food of fresh-water stickle backs (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes.— *J. Anim. Ecol.*, vol. XIX, No 1.
- Jespersen P. 1928. Investigations on the Food of the herring in Danish waters.— *Medd. fra Kon. f. Hav. s. Plankton*, vol. II, No 2.
- Kozminski Z. 1938. Über die Chlorofyllverteilung in einigen Seen von Nordost-Wisconsin(USA).— *Arch. hydrobiologji i rybastwa*, t. XI, No 1—2.
- Kow T. 1950. The food and feeding relationships of the fishes of Singapore Straits.— *Colonial Office Fishery Public.*, vol. I, No 1.
- Kutkuhn J. H. 1955. Food and feeding habits of some fishes in a dredget Jowa Lake.— *Proc. Jowa Acad. Sci.*, vol. LXII.
- Kyle H. M. 1928. Die Statistik der Seefischerei Nord Europas. Handbuch der Seefischerei Nordeuropas. Leipzig.
- Larsen K. 1936. The distribution of the invertebrates in the Dydso-Ejord, their biology and their importance as fish food.— *Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XLI.
- Lebour M. V. 1918—1920. The food of post-larval fish.— *J. Mar. Biol. Assoc.*, vol. XI, No 4, 1918; vol. XII, No 1, 1919; vol. XII, No 2, 1920.
- Lebour M. V. 1921. The food of young clupeids.— *J. Mar. Biol. Assoc.*, vol. XII, No 3.
- McIntire A. D. 1953. The food of Halibut from North Atlantic fishing ground.— *Mar. Res.*, No 3. Edinburgh.
- Mc Hugh J. K. 1940. Food of the Rocky Mountain whitefish [*Prosopium williamsoni* (Girard)].— *J. Fish. Res. Board. Canada*, vol. V.
- Meyer P. 1941. Untersuchungen über die Flounders in den Haffien, Badden und Wieken des Ostsee.— *Zs. f. Fischerei*, Bd XXXIX, No 1.
- Moen T. 1955. Food of the freshwater drum *Aplodinotus grunniens* Rafinesque in four Dickinson County, Jowa Lakes.— *Proc. Jowa Acad. Sci.*, vol. LXII.
- Mulički Z. 1947. The food and the feeding habit of the flounder (*Pleuronectes flesus* L.) — *Arch. hydrob. i rybastwa*, t. XIII.

- Naill R. M. 1938. The food and feeding of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to the organic environment.—*Trans. Roy. Soc.*, vol. LIX, Edinburgh.
- Nie Dae-shu and Chang Shieh-chin. 1954. Notes on the food habits of cyprinoid fishes *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*.—*Acta Zool. Sinica*, vol. VI, No 1.
- Petersen C. G. J. 1918. The sea bottom and its production of fish food (A survey of the work done in connection with valuation of the Danish waters from 1883—1917).—*Rep. Danish Biol. Sta.*, vol. XXV.
- Pillay T. V. R. 1951. A critique of the methods of study of the food of fishes.—*J. Zool. Soc. India*, vol. IV, No 2.
- Pillay T. V. R. 1953. Studies on the food, feeding habits and alimentary tract on the grey mullet, *Mugil tade* Forsk.—*Proc. Nat. Inst. Sci. India*, vol. XIX, No 6.
- Plizka Er. 1953. Dynamika stosunków pokarmowych ryb jeziora Harsz.—*Polskie Archiwum Hydrobiologie*, t. I (XIV).
- Radforth J. 1940. The food of the grayling (*Thymallus thymallus*) flounder (*Platichthys flesus*), roach (*Rutilus rutilus*) and gudgeon (*Gobio fluviatilis*), with special reference to the Tweed watershed.—*J. Anim. Ecol.*, vol. IX.
- Reimann. 1955. Odżywianie się i pokarm młodocisnego dorsza (*Gadus collarius* L.) Południowego Baltika.—*Prace Morskiego Instytutu Rybackiego w Gdyni*, No 8.
- Ricker W. E. 1937. The food and good supply of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca* Walbaum) in Cultus Lake, British Columbia.—*J. Biol. Board Canada*, vol. III.
- Roux P. J. 1956. Feeding habits of the young of four species of *Tilapia*.—*South Afric. J. Sci.*, vol. LIII, No 2.
- Rylov W. M. 1931. Über das Tripton-Problem.—*Verh. d. Intern. Ver. Limnol.*, Bd V.
- Savage R. E. 1926. The plancton of a herring ground.—*Fishery Investig. ser. 2*, vol. IX, No 1.
- Savage R. E. 1931. The relation between the feeding of the herring and the plancton of the surrounding waters.—*Fishery Investig.*, ser. 2, vol. XII, No 3.
- Schiemenz P. 1905. Über die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische.—*Deutsch. Fischerei-Zeitung*, No 23—26.
- Schiemenz P. 1922. Über Nahrungsuntersuchungen bei Wassertieren, insbesondere Fischen.—*Zs. f. Fischerei*, Bd XXI, No 1—2.
- Schiemenz P. 1924. Die Nahrung unserer Süßwasserfische.—*Die Naturwissenschaften*, Bd XII, No 26.
- Schmidt-Nielsen K. 1939. Comparative studies on the food competition between the brown trout and the char.—*Kgl. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, No 4.
- Scholz S. 1932. Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungswertung des ein- und zweisömmerigen Hechtes.—*Zs. f. Fischerei*, Bd XXX.
- Scott A. 1920. Food of Port Erin Mackerel in 1919.—*Lancashire Sea-Fish Laboratory*, vol. XXVIII (1919).
- Smith M. W. 1947. Food of killifish and white perch in relation to supply.—*J. Fish. Res. Board Canada*, vol. VII.
- Someren van V. D. 1946. A note of the food of young blue gill sunfish, *Lepomis macrochirus*, in Kenya colony.—*J. East Afric. Uganda Nat. Hist. Soc.*, vol. XIX.
- Southern R. 1935. Reports from the Limnological Laboratory. III. The food and growth of brown trout from Lough Derg and the river Shannon.—*Proc. Roy. Irish. Acad.*, vol. XLII, B.

- Strodtman. 1897. Über die Nahrung einiger Wildfische.—Zs. f. Fischerei, Bd V.
- Strom H. 1784. Om Silde-eller Rod-Aat.—Norske Videnskaps-Selskop. Skrifter. N. S., Bd I, B. Kjobenhavn.
- Svördson G. 1949. Competition between trout and char (*Salmo trutta* and *Salmo alpinus*).—Inst of Freshwater Res. Drottingholm Rep., No 29.
- Swynnerton G. H. and Worthington E. B. 1940. Note on the food of fish in Haweswater (Westmorland).—J. Anim. Ecol., vol. IX.
- Tchang Tchung-lin. 1931. Cyprinides du bassin du Yangtze. Contribution a l'étude morphologique, biologique et taxonomique. Paris.
- Vonk H. D. 1927. Die Verdaung bei den Fischen. Zeitung vergl. Physiol., Bd V.
- Welch P. S. 1948. Limnological methods. New York.
- Westphalen Fr. 1956. Vergleichende Wachstums- und Nahrungs-untersuchungen an Plötzen holsteinischer Seen.—Zs. f. Fischerei, N. F Bd X, No 1—2.
- Wiborg K. F. 1948. Investigations on Cod larvae in the coastal water of Northern Norway.—Rep. on Norweg. Fishery and Mar. Investig., vol. IX, No 5.
- Wundsch H. H. 1939. Das Wachstum des Bleis (*Abramis brama* L.) in den Seen des Oberspree und Dahme.—Zs. f. Fischerei, Bd. XXXVII, No 4.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	
<i>Глава I.</i> Строение пищеварительной системы рыб	8
<i>Глава II.</i> Методика исследования питания рыб	18
1. Сбор материала по питанию рыб	19
2. Обработка содержимого желудочно-кишечных трактов рыб	31
3. Цифровая обработка материалов по питанию рыб	38
4. Литературная обработка материалов по питанию	52
<i>Глава III.</i> Методика изучения суточных рационов рыб	59
<i>Глава IV.</i> Методика изучения пищевых отношений рыб	85
СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	
<i>Глава V.</i> Методика изучения питания личинок рыб	125
<i>Глава VI.</i> Методика изучения питания хищных рыб	137
<i>Глава VII.</i> Методика изучения питания бентосоядных рыб	188
<i>Глава VIII.</i> Методика изучения питания планктоноядных рыб	213
<i>Глава IX.</i> Методика изучения питания растительноядных рыб	228
Заключение	242
Литература	244

**Руководство по изучению питания рыб
в естественных условиях**

*

*Утверждено к печати
Ихтиологической комиссией Академии наук СССР*

*

Редактор издательства *Т. Б. Саблина*
Технический редактор *Н. Д. Новичкова*

*

РИСО АН СССР № 113-58В. Сдано в набор 20/X 1960 г.
Подписано к печати 31/I 1961 г. Формат 60×92¹/₁₆.
Печ. л. 16¹/₂ 15,8. уч.-издат. л. Тираж 2200 экз.
Т-01381. Изд. № 4963. Тип. зак. 1134

Цена 1 руб. 21 коп.

Издательство Академии наук СССР
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства АН СССР
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
76	Таблица, графа 1	S%	S⁰/₁₀₀
93	{ 17 сн. 14 сн.	(Gelegenheitsnahrung)	(Gelegenheitsnahrung)
99		(Nedennahrung)	(Nebennahrung)
110	11—12 св.	рационе в кормовой	рационе или в кормовой
152	Рис. 13	$\frac{a_1 + a_1}{b}$	$\frac{a_1 + a_2}{b}$
158	20 св.	(гр. 12×100 : 1 гр. 8)	[(гр. 12×100) : гр. 8]
165	Табл. 30, графа 11, 2 сн.	—	/
181	{ Табл. 34, графа 7, 1 сн. Табл. 34, графа 15, 1 сн.	—	2
		—	4
184	17 св.	(1955, табл. 44)	(1955) (табл. 44)
196	9 сн.	органического	ограниченного
257	Табл. 46, графа 1, 2—3 св.	Pletessa	Pleugonectes
257	21 св.	Усачева П. И.	Усачев П. И.
257	5 сн.	caspia).—	caspia).— Труды ВНИРО, т. XVIII.