

О ВЛИЯНИИ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ПОПУЛЯЦИЮ РЫБ

Канд. биол. наук М. В. ЖЕЛТЕНКОВА

Вопрос о влиянии условий откорма на популяцию рыб давно привлекал внимание исследователей, работавших в области рыбного хозяйства и продуктивности водоемов. Еще в 1854 г. К. М. Бэр определил связь между численностью рыб, скоростью созревания, плодовитостью и условиями их откорма [59].

Общее положение об определяющей роли питания подтверждалось рядом позднейших исследователей—Н. Л. Чугуновым, А. Н. Державиным и др. Зарубежные исследователи, в частности представители школ Петерсена—Блевада и Шименца—Вундша, также считали, что условия питания влияют на темп роста, упитанность и численность рыб.

В различных странах появились многочисленные работы по изучению питания и кормовой базы рыб. В монографии А. А. Шорыгина [80] дается исчерпывающий обзор работ, проведенных в этой области до 1939 г.

В нашей литературе за последние годы, помимо работ, посвященных частным вопросам откорма рыб, появился ряд статей, трактующих общий вопрос о влиянии условий откорма на численность рыб. В настоящее время по этому вопросу имеется несколько точек зрения, особенно четко оформившихся в связи с Всесоюзной конференцией по вопросам рыбного хозяйства, проведенной 17—26 декабря 1951 г., и совещанием по методике изучения кормовой базы и питания рыб, проведенным в январе 1954 г. в Москве. Результаты конференции и совещания опубликованы в специальных трудах [74, 75].

Г. В. Никольский [57], Т. Ф. Дементьева [22], Г. С. Карзинкин [36, 37], Л. А. Зенкевич [34] и многие другие считают условия откорма одним из существенных факторов, определяющих состояние популяции рыб. При этом Г. В. Никольский [57, 59] считает, что численность рыб определяется главным образом условиями откорма взрослых рыб.

Т. Ф. Дементьева [22], указывая, что колебания численности рыб могут быть как длительными, так и непродолжительными, считает, что причинами, обуславливающими общую численность вида в водоеме, являются обеспеченность пищей взрослых рыб и величина нерестового ареала. Колебания же численности поколений, вызывающие колебания уловов, определяются, согласно Т. Ф. Дементьевой, в основном условиями размножения и обеспеченностью пищей молодых рыб на ранних стадиях их развития.

Л. А. Зенкевич [34] считает, что количество корма в водоеме определяет численность имеющейся в нем рыбы и условия ее роста.

Противоположной точки зрения придерживается В. В. Кузнецов [43, 44], утверждающий, что в море нет недостатка в пище для рыб, что рыбы не имеют изблужденных пищевых организмов и потребляют всех животных, доступных им по размерам. Замена одних пищевых

организмов другими не вызывает вредных для рыб последствий и вопрос о пищевых отношениях рыб не имеет практического значения.

Ф. И. Баранов, анализируя влияние промысла на численность рыб, в своей ранней работе [2] указывает, что закономерности, определяющие запас рыб промыслового и непромыслового размера, различны. Согласно Ф. И. Баранову, запас рыб промыслового размера определяется интенсивностью промысла. Ссылаясь на исследования Иорта и Иенсена, Ф. И. Баранов считает, что определяющим фактором запаса молоди являются условия выживания ее и, в частности, условия откорма. В последующих работах Ф. И. Баранов отмечает, что количество рыбы зависит от количества ее пищи, но при анализе динамики запаса промысловых рыб Ф. И. Баранов рассматривает в качестве переменных величин только запас рыбы и интенсивность промысла [3, 4].

Таким образом, в настоящее время в нашей литературе имеется ряд противоположных точек зрения на роль условий откорма в определении численности и в конечном счете в величине улова рыбы.

Современные зарубежные исследователи специально не занимаются вопросом о влиянии питания на численность рыб, принимая за исходное положение определяющую роль питания.

Часть исследователей [85, 87, 88, 89, 90, 94, 95, 102] указывает, что питание рыб является одним из факторов, определяющих их численность или поведение. Другие [86, 99] изучают питание рыб в разрезе концепции Гетчингсона-Линдемана о трофических уровнях и устанавливают показатели использования органического вещества рыбами.

При этом, например, Ш. Д. Геркин [86] указывает, что запас пищи является одним из основных факторов, определяющих плотность населения рыб, и что одним из наиболее злободневных вопросов проблемы продуктивности является вопрос о скорости роста популяций водных организмов.

Задачей настоящей работы является попытка систематизировать факты, показывающие влияние условий откорма на состояние популяций рыб, и выяснить, хотя бы схематично, влияет ли питание и в какой мере на образ жизни рыб, имеется ли связь между количеством рыбы в водоеме и наличием в нем корма; стабильно ли количество корма в водоеме или подвержено изменениям; имеют ли рыбы избирательную способность и чем она определяется; имеют ли реальное значение для величины запаса рыб, а в конечном счете и для величины улова рыб, их пищевые взаимоотношения; в какой форме осуществляется влияние условий откорма на численность и запас рыб на разных этапах их индивидуального развития и пр. Это позволит более глубоко изучить закономерности, определяющие колебания численности и запаса рыб, дать более точные прогнозы колебания уловов рыб в связи с изменением гидрологического режима и кормовой базы водоемов и более правильно разработать мероприятия по повышению улова промысловых рыб.

Вопросы распределения, поведения и поиска рыб в связи с особенностями их питания и кормовой базы, морфологические и физиологические особенности рыб, связанные с характером их питания, а также вопросы использования органического вещества рыбами и значение особенностей откорма рыб в круговороте энергии затрагиваются лишь, поскольку это необходимо, для выяснения вопроса о влиянии условий откорма на запасы рыб.

Одним из моментов, наиболее тесно связывающих живой организм с окружающим миром, является питание, лежащее в основе обмена веществ, т. е. в основе самой жизнедеятельности. Образ жизни организмов и их видовые особенности в большой мере определяются питани-

ем. Так, например, ряд особенностей, обеспечивающих переход животных организмов от водного образа жизни к наземному, связан с характером их питания [78]. На большом количестве примеров установлено, что изменение характера пищи насекомых приводит к изменению их видовых особенностей.

ВЛИЯНИЕ ПИТАНИЯ РЫБ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ВИДОВУЮ ЧИСЛЕННОСТЬ РЫБ

Многие морфологические особенности рыб связаны с характером их питания.

Так, сельди обладают отцеживающим аппаратом, позволяющим использовать планктонные организмы; у воблы имеются глоточные зубы, а у камбалы — желваки, позволяющие использовать моллюсков; лещу и сазану свойственен выдвигающийся рот, позволяющий использовать организмы, зарывающиеся в грунт. Изменение условий откорма вызывает и изменение морфологических особенностей рыб. Так, например, Леонгардт [92] и Шильде [101] указывают, что при хороших условиях откорма возникает высокоспинная форма плотвы, при плохих — низкоспинная. У представителей вида *R.utilus*, питающихся растениями и планктоном, рот конечный, у питающихся моллюсками — рот нижний или полунижний [26].

Исследования этапности развития рыб, проведенные В. В. Васнецовым и его учениками [12], и исследования реакции рыб на пищевые объекты, проводимые А. П. Андрияшевым [1], показывают, что для понимания морфологических особенностей рыб и их поведения необходимо учитывать специфику их питания.

С особенностями питания связаны и численность, вернее биомасса многих видов рыб.

А. Н. Световидов [67], указывает, что численность и промысловое значение сельдевых зависит в первую очередь от характера их питания. Наиболее многочисленны планктоноядные сельди, так как они располагают более обширной, чем у хищных сельдей, кормовой базой. Среди планктоноядных сельдей наибольшей численности достигают виды, совершающие протяженные миграции, в течение которых они кормятся; вместе с тем эти виды обладают и наиболее прогрессивными морфологическими и биологическими признаками. Согласно П. А. Моисееву [53, 54], высокая численность трески, камбалы, наваги, минтая в северо-западной части Тихого океана объясняется высокой кормностью бентоса и планктона в этом районе.

П. Шименц [100], Е. Нейгаус [97], Р. Нейбаур [96] считали, что хорошее состояние популяций плотвы (*Rutilus rutilus* L.) наблюдается в тех водоемах, где она кормится моллюсками. Сопоставление особенностей питания, темпа роста и величины улова представителей вида *R.utilus* и кормовой базы различных водоемов показало, что наиболее высокой численности при высоком темпе роста, т. е. наиболее высокой биомассы, представители этого вида достигают в тех водоемах, которые отличаются богатством моллюсков (*Dreissena polymorpha*, *Monodacna*, *Bythinia*, *Hydrobia*) [26].

П. Меер [93] указывает, что высокая численность и хороший темп роста камбалы наблюдаются в тех водоемах острова Рюгена, где имеется много *Cardium*, *Masoma*, *Mya*, *Mytilus* и червей.

Г. В. Никольский [57] считает, что величина популяций рыб тем больше, чем выше кормовые ресурсы, которые могут быть освоены видом.

Численность, темп роста, продолжительность жизни и плодовитость, согласно С. А. Северцову [68] и И. А. Рубцову [64], являются

видовыми свойствами организмов, выработавшимися в процессе приспособления к существованию в определенных условиях. Поэтому и характер питания организмов так же должен рассматриваться, как их видовая особенность. Действительно, особенности питания рыб, тесно связанные с их морфобиологическими свойствами, вырабатывались в процессе развития соответствующего вида рыб в водоемах определенного типа, обладающих специфическими пищевыми организмами и специфическим составом ихтиофауны. Адаптированность рыбы к тому или иному виду корма, представляя собой результат эволюции взаимоотношений хищника и жертвы, при которых хищник стремится захватить жертву, жертва же стремится избежать этого захвата, откладывает отпечаток не только на морфобиологические особенности хищника, т. е. рыбы, но сказывается и на особенностях жертвы, т. е. пищевого организма рыб.

Многие особенности пищевых организмов, в частности быстрота их движения, способность зарываться в грунт или находить убежища, вертикальные миграции в толще воды, большой темп роста, развитие мощных покровов и ядовитых свойств становятся понятными, если рассматривать их с точки зрения развития способов, обеспечивающих кормовым организмам возможность избежать гибели. Все эти особенности пищевых организмов влияют на развитие соответствующих особенностей рыб, усиливая их или вызывая новые приспособления.

По мере роста рыба, как правило, переходит с потребления мелких малоподвижных организмов на потребление более крупных организмов, подвижных или обладающих твердыми покровами (моллюски). Переход на новый тип питания вызывается диспропорцией между имеющимся в водоеме и требующимся рыбе количеством корма и сопряжен с развитием у рыб новых, по отношению к предыдущей стадии развития, морфобиологических особенностей [12].

Переходу на новый тип питания предшествует понижение интенсивности питания, как это видно на примере личинок сельди [10], или интенсивности питания и калорийности пищи, как это было показано на примере речной камбалы Балтийского моря [30].

Избирательное отношение рыб к пищевым организмам

Тесная связь между морфобиологическими особенностями рыб и их пищевых организмов, т. е. адаптированность рыб к потреблению на определенном этапе их онтогенетического развития пищи определенного типа, приводит к тому, что рыбы не относятся безразлично к пищевым организмам, а обладают избирательной способностью. Причиной избирания тех или иных организмов рыбой является соответствие морфобиологических особенностей пищевых организмов и потребляющих их рыб, выработавшееся в процессе филогенеза. Рыбы предпочитают одни организмы из-за их размера, другие — в силу характера движения или особенностей распространения в грунте и толще воды, третьи — ввиду вкусовых качеств.

Имеются организмы, избираемые и избегаемые рыбами, причем степень предпочтения разных организмов оказывается различной. Степень предпочтения одних и тех же организмов рыбами может меняться в зависимости от ряда обстоятельств. Так, как указывает Г. С. Карзинкин, в аквариальных условиях плотва (*R. rutilus rutilus* L.) давались одновременно хирономиды, олигохеты, личинки насекомых, планктические ракообразные и растения. Плотва из всех этих форм предпочитала хирономиды. Во второй серии опытов давались те же организмы, за исключением хирономид. Плотва предпочитала олигохет и личинок насекомых, которые в первом случае потреблялись лишь в незначительном количестве; планктических ракообразных и растений плотва поч-

ти совершенно не использовала. Вобле (*R. rutilus caspicus* Iak.) давались мизиды, амфиподы и дрейссена, из которых вобла предпочитала мизид, при отсутствии мизид — гаммарид и только при отсутствии ракообразных потребляла моллюсков [9].

В естественных условиях основу пищи плотвы составляют водоросли, планктические ракообразные и моллюски, а основу пищи воблы — моллюски. Сопоставление характера питания плотвы и воблы в аквариальных условиях и в естественных водоемах позволяет сделать вывод, что рыбы имеют излюбленные организмы, которые им не всегда бывают доступны в естественных условиях. Причиной недоступности рыбам излюбленных организмов в природных условиях является особенность поведения пищевых организмов (например, большая подвижность мизид) и пищевые отношения представителей ихтиофауны между собой, что видно на примере вида *R. rutilus* L. [26].

Вопрос об излюбленности пищевых организмов и доступности их рыбам является чрезвычайно существенным для понимания условий существования рыб в конкретных водоемах. Г. С. Карзинкин [36] указывает, что вопрос о доступности рыбам пищевых организмов имеет большой практический интерес, так как кормность водоемов в значительной мере определяется степенью доступности пищевых организмов населяющим водоем рыбам. Г. С. Карзинкин, подробно разбирая вопрос о доступности пищевых организмов разным видам рыб, указывает вместе с тем, какие особенности организмов определяют их доступность.

Н. С. Гаевская [17], как и Г. С. Карзинкин, считает, что вопрос о доступности кормовых организмов для рыб является проблемой перво-степенной важности. Не менее важной представляется и проблема излюбленности кормов. Согласно А. А. Шорыгину [80], излюбленная пища — это пища, предпочитаемая рыбой при всех условиях; вместе с тем излюбленная пища, как показал Г. С. Карзинкин [36], потребляется рыбами в наибольших количествах и обеспечивает наилучший рост рыб.

В естественных условиях рыбы часто питаются не излюбленными, а доступными организмами.

Излюбленность — это как бы свойства, присущие рыбе в ее отношении к пищевым организмам; доступность — это свойства пищевого организма по отношению к рыбе. Излюбленность можно определить, как предпочтение рыбой пищевых организмов в силу вкусовых особенностей. В основе доступности лежат биологические и экологические особенности пищевых организмов и питающихся ими рыб. Причины доступности пищевых организмов рыбе довольно быстро выясняются при постановке биологических наблюдений. В основе излюбленности организмов рыбой лежат, вероятно, более глубокие биохимические процессы, требующие специальных методов исследования и еще мало известные.

Очевидно, что не только морфологические и экологические особенности, но и особенности обмена и биохимического состава рыб и их пищевых организмов выработались в процессе исторического развития живых организмов, поэтому для понимания излюбленности пищевых организмов рыбами следует привлекать также данные и о биохимической эволюции организмов.

Доступность пищевых организмов рыбе определяется не только их размером, как это считает В. В. Кузнецов [43], но и другими биологическими особенностями организмов (быстротой движения, глубиной зарывания в грунт, мощностью покровов, наличием ядовитых свойств и т. д.). В ряде случаев недоступность рыбе в естественных условиях излюбленных организмов объясняется не только особенностями этих

организмов, или пищевыми отношениями рыб между собой, но также гидрологическими условиями, препятствующими рыбам достичь пастбищ, где имеются эти организмы.

Имеющийся материал об особенностях питания и существования рыб позволяет считать, что численность некоторых представителей сельдевых, тресковых, камбаловых и карповых рыб определяется условиями их откорма и что рыбы, обладая избирательной способностью в отношении пищи, имеют вместе с тем излюбленные пищевые организмы, которые могут оказаться для них недоступными в естественных условиях. Избирательное отношение рыб к пищевым организмам объясняется тем, что рыбы обладают морфобиологическими особенностями, выработавшимися у них в процессе исторического развития в порядке адаптации к потреблению определенного типа корма. По мере роста рыб морфобиологические особенности их меняются и вместе с тем происходит смена состава пищи.

Потребление вынужденной пищи ведет к понижению темпа роста и численности рыб. Это явление достаточно ярко проявляется на примере отдельных популяций плотвы, темп роста и численность которых при потреблении растительной пищи и планктона оказываются низкими, а при потреблении донных животных (в частности моллюсков) — высокими [27].

Пищевая пластичность рыб и использование рыбами кормовой базы

Отличаясь специфическими морфобиологическими особенностями, обеспечивающими потребление определенного вида корма, рыбы, обладая пищевой пластичностью, способны в необходимых случаях переходить на потребление других пищевых организмов.

Величина пищевой пластичности у разных видов рыб, как показал А. А. Шорыгин [80], различна; например, вобла и осетр Северного Каспия отличаются большей пищевой пластичностью, чем лещ и судак. Этапы развития рыб также различаются по величине пищевой пластичности; так, например, лещ Азовского моря длиной менее 25 см способен потреблять каридид, длина которых не превышает 1,2 мм, остракод, хирономид и мелких червей; лещ длиной более 25 см способен, кроме этих организмов, потреблять также более крупных каридид (длиной до 5,0 мм) и более крупных червей.

Пищевая пластичность рыб особенно ярко проявляется в периоды изменения состава их кормовой базы или при изменении количества рыб — потребителей кормовых организмов.

Я. А. Бирштейн [5], А. А. Шорыгин [79], А. К. Саенкова [65], Н. Н. Спасский [70], Л. Г. Виноградов [14], Я. А. Бирштейн и Н. Н. Спасский [6] показали, что донная фауна Северного Каспия подвергается значительным годовым изменениям как в отношении качественных, так и количественных показателей. То же было показано для донного и планктонного населения Азовского моря исследованиями В. П. Воробьева [16], И. Н. Старк [72], А. Н. Новожиловой [60], Ф. Д. Мордухай-Болтовского [56], Е. А. Яблонской [81].

Исследования А. П. Кусморской [49] показали годовые изменения планктона Черного моря, а исследования Б. П. Мантейфеля [52] и Е. А. Павштык [63] — изменения планктона Баренцева моря. Аналогичные изменения, согласно Х. Блегваду [82] и П. Бойсену-Иенсену [84], характерны для донной фауны датских вод.

При изменении кормовой базы меняется и состав пищи рыб. Так, пища воблы Северного Каспия в 1935 г. более чем на 80% состояла из моллюсков; в 1937 г. количество моллюсков в пище воблы резко понизилось [27]. Лещ Азовского моря в 1950 г. в Таганрогском заливе в значительном количестве потреблял монодакту, а в 1951 г. — кардиум;

тарань Азовского моря в 1950 г. кормилась монодакной, синдесмией, дрейссеной, а в 1951 г.—гидробией и кардиумом [30].

Изменение состава пищи рыб происходит в результате изменений кормовой базы, вызываемых, в свою очередь, изменением гидрологического режима водоемов.

Изменение характера питания рыб вызывается также изменением количества рыб-потребителей, т. е. изменением пищевых отношений рыб между собой.

В 1937 г. в Северном Каспии наблюдалось явление, в котором ярко проявилось влияние пищевой пластичности на характер откорма воблы при изменении пищевых отношений воблы и леща.

В 1937 г. в Северном Каспии из-за изменений гидрологических условий резко уменьшилось количество бентических организмов, в частности моллюсков,— типичной пищи воблы Северного Каспия. Вместе с тем в 1937 г. снизилось количество леща, и вобла перешла на потребление ракообразных — типичного корма леща; ракообразные в 1937 г. составили 24,7% пищи, между тем как в 1935 г. они составляли только 5,5% пищи воблы [27].

Изменение характера питания рыб при изменении кормовой базы показывает, что при обсуждении вопросов, определяющих существование рыб, кормовая база должна рассматриваться не в качестве постоянной, а в качестве переменной величины. Некоторые закономерности изменения кормовой базы присущи самой кормовой базе, как например изменения кормовой базы под влиянием гидрологических факторов; другие закономерности связаны с закономерностями, определяющими существование рыб — потребителей кормовой базы, так как не только кормовая база определяет особенности откорма рыб, но и, наоборот, особенности откорма рыб определяют в большой степени особенности распределения и количественного развития кормовых организмов.

В. П. Воробьевым на Азовском море [16], А. А. Шорыгиным на Северном Каспии [80], А. П. Кусморской на дальневосточных морях и на Черном море [48, 49] было показано, что многие изменения кормовой базы рыб могут быть поняты только при учете выедания определенных организмов или определенных возрастных стадий организмов рыбами.

Наличие у рыб пищевой пластичности и тесная связь характера питания и кормовой базы рыб показывают, что для понимания особенностей питания рыб необходимо учитывать специфику их кормовой базы, а для понимания жизни конкретных водоемов необходимо знать питание обитающих в них рыб.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОЩНОСТИ ПОКОЛЕНИЙ РЫБ

Как было показано, характер питания и величина кормовой базы определяют для ряда рыб их общую численность в водоеме. Однако при общей высокой или низкой численности вида или отдельных его популяций в некоторые годы наблюдается изменение мощности поколений. Эти изменения в большой мере связаны с изменениями условий откорма. На мощность отдельных поколений условия откорма влияют путем изменения выживания, плодовитости и темпа роста особей.

Г. В. Никольский [57, 58] считает, что основным моментом, определяющим поголовье стада рыб, является обеспеченность популяции кормом. Увеличение обеспеченности кормом ускоряет рост рыбы, что, в свою очередь, уменьшает выедание ее хищниками (т. е. повышает выживаемость), способствует более раннему созреванию и увеличению плодовитости, а это при благоприятных условиях обеспечивает быстрое увеличение численности.

Г. В. Никольский [57] в одной из своих ранних работ указывает, что численность вида обычно лимитируется количеством корма для взрослых рыб, а не для молоди; в более поздней работе [59] он указывает, что для увеличения численности рыб важна также обеспеченность пищей и выживание молоди.

Т. Ф. Дементьева [22] считает, что колебание численности поколений, вызывающее колебание ежегодных уловов, определяется в основном интенсивностью размножения, условиями вымета и развития икры и личинок, а также обеспеченностью пищей личинок и молоди рыб на самых ранних стадиях их развития.

Таким образом, по вопросу о влиянии условий откорма на колебание численности рыб существуют две основные точки зрения — Г. В. Никольского, считающего, что численность рыб определяется обеспеченностью пищей главным образом взрослых рыб, а в некоторых случаях и молоди, и точка зрения Т. Ф. Дементьевой, считающей, как и Г. Н. Монастырский [55], что колебание численности поколений определяется обеспеченностью пищей личинок и молоди рыб на самых ранних стадиях развития.

Чтобы разобраться, в какой мере тот или иной фактор определяет улов рыб, необходимо выяснить, как влияет обеспеченность пищей на численность и мощность популяций у разных видов рыб на разных этапах их развития.

Влияние условий откорма на выживание и темп роста молоди

Согласно Х. Огильви [98], урожай сельди Северного моря определяется в период рассасывания желточного пузыря и перехода личинок сельди на активное питание, так как при отсутствии в этот период подходящей пищи личинки гибнут. На большую смертность личинок сельди при отсутствии подходящей пищи указывает и Солейн [103].

Г. Я. Зайцева [31, 32] показала, что первостепенное значение в определении численности дунайской сельди имеет наличие подходящего корма в июне — июле и хорошая обеспеченность пищей сельди на стадии личинки и малька длиной примерно до 40 мм. В дальнейшем условия откорма, как предполагает Г. Я. Зайцева, не сказываются на выживаемости сельди, а влияют только на темп ее роста и упитанность.

Р. М. Павловская [62], сопоставив условия развития черноморской хамсы и характер планктона в районе нереста хамсы, пришла к выводу, что при расхождении срока выклева личинок и срока развития планктона и при малом количестве планктонных организмов степень выживания личинок понижается. Вместе с тем Р. М. Павловская указывает, что появившиеся в 1953—1954 гг. личинки крупной ставриды являются опасным конкурентом в питании для личинок хамсы.

К. Виборг [104] указывает, что количество пищевых организмов личинок трески у берегов Северной Норвегии, как правило, на отдельных станциях было почти одинаковым, но на одной из станций, где планктонных организмов было относительно мало, в пробе имелось значительное количество мертвых личинок трески.

Д. Н. Логвинович [51] объясняет малое количество личинок судака в Таганрогском заливе в 1949—1950 гг. гибелью вследствие голодания, так как плотность планктона в заливе была относительно незначительной, вследствие чего планктон был недоступен для личинок судака. Согласно Д. Н. Логвинович, молодь судака на различных этапах развития по-разному переносит голод; старшая молодь способна голодать более длительный срок.

Н. Л. Гербильский [18] указывает, что высокая смертность личинок осетровых в момент их перехода на активное питание вызвана несоот-

ветствием качества корма функциональному состоянию пищеварительной системы.

Г. Н. Монастырский [55] считает, что после 1939 г. большая часть мальков воблы Северного Каспия из-за недостатка пищи оказалась плохо подготовленной к зимовке.

Согласно В. С. Танасийчук [73], условия нагула мальков карповых и сельдевых рыб в Северном Каспии в период 1939—1942 гг. были неблагоприятными вследствие их высокой численности и низкой температуры воды. Это привело к снижению темпа роста молоди. Молодь (сеголетки) оказалась плохо подготовленной к зимовке и в значительном количестве зимой погибла.

И. И. Кузнецова [46, 47] указывает, что в рыбхозе Танатарка (дельта реки Волги) наивысший темп роста молоди воблы наблюдался в период с 26 мая по 23 июня, когда биомасса зоопланктона и потребление его молодь воблы были максимальными. Расхождение в сроках развития зоопланктона и выхода личинок воблы привело к необеспеченности молоди пищей.

Т. Ф. Дементьева [19, 20] указывает, что выживание молоди леща Северного Каспия зависит от кормности пойменных водоемов; интенсивное питание способствует более быстрому росту, и к моменту ската в море молодь становится крепче и выносливее.

З. В. Красюкова [40] считает, что высокий темп роста, повышенная упитанность и высокая жизнестойкость молоди сазана определяются наличием пищи, требующейся данной стадии развития. При откорме молоди сазана крупными планктическими ракообразными, обладающими грубым панцирем, стенки кишечника молоди повреждаются, и она погибает.

Характер питания оказывает влияние и на физиологические показатели молоди: так, например, Б. М. Драбкина [24] показала, что при выкармливании молоди осетровых рыб олигохетами количество гемоглобина оказывается низким и молодь становится менее жизнестойкой по сравнению с молодь, живущей в естественных условиях.

Таким образом, на примере представителей сельдевых, тресковых, карповых, окуневых и осетровых видно, что условия откорма определяют в большой мере выживаемость, темп роста и упитанность молоди этих рыб. Отсутствие подходящей пищи или расхождение сроков развития молоди и ее кормовых организмов ведет к голоданию и гибели молоди, причем гибель от голодания у молоди ранних стадий развития выше, чем у более взрослой молоди.

При недостатке корма и пониженном темпе роста и упитанности молодь плохо переносит зимовку и в значительном количестве гибнет.

При достаточном откорме молодь выживает хорошо, имеет высокий темп роста и хорошую упитанность и легко переносит зимовку.

Влияние условий откорма на темп роста, плодовитость и выживание взрослых рыб

В. В. Васнецов [11, 13] указывает, что при повышении кормности водоема темп роста карповых рыб увеличивается и происходит более быстрое созревание; у молодых неполовозрелых рыб зависимость темпа роста от кормности выражена более сильно, чем у взрослых, половозрелых рыб. Согласно Г. Н. Монастырскому [55], темп роста воблы промыслового размера изменяется параллельно изменению кормовой базы; у воблы, обладающей более высоким темпом роста, повышается и темп созревания.

По Н. И. Чугуновой [77], темп роста, срок созревания и плодовитость воблы Северного Каспия зависят от условий откорма. В 1946 г., по сравнению с 1947 и 1948 гг., условия откорма воблы были лучше, соответ-

ственно этому в 1946 г. был выше темп роста воблы, что вызвало более раннее наступление половозрелости и более высокую плодовитость особей. В 1948 г. темп роста воблы в районе острова Тюленьего был выше, чем в центральном районе, где более низкой оказалась и биомасса бентоса.

О связи характера питания и темпа роста представителей плотвы имеются многочисленные данные для различных водоемов; эти данные приведены в работе М. В. Желтенковой [26] о темпе роста и питании представителей вида, поэтому приводить их здесь нецелесообразно.

Согласно Т. Ф. Дементьевой [19, 20], рост взрослого леща, как и молоди, в значительной степени зависит от условий откорма — величины кормовой базы и продолжительности нагула, связанной, в свою очередь, с температурой воды.

К. А. Земская [33], сопоставив темп роста и кормовую базу леща Северного Каспия в течение 1942—1952 гг., также пришла к выводу, что на темп роста леща влияет величина его кормовой базы. Зависимость темпа роста леща от особенностей его откорма в разных водоемах была показана А. Н. Елеонским и В. А. Мейеном [25], М. П. Сомовым [69] и Х. Х. Вундшем [106].

По данным В. П. Корниловой [39], изменение условий откорма сказывается на упитанности и весе хамсы, и, например, в 1952 г. вследствие лучших условий откорма упитанность и средние навески хамсы были выше, чем в 1951 г.

Имеются многочисленные данные о влиянии условий откорма на темп роста камбалы [93, 91].

Согласно П. А. Моисееву [53], в дальневосточных морях вес одной трески длиной менее 30 см ниже, чем в Баренцевом море, а вес трески длиной более 30 см — выше. Это связано с особенностями откорма трески разных размерных групп. В дальневосточных морях находится больше рыб, питающихся мелкими бентическими организмами, чем в Баренцевом море, поэтому условия откорма мелкой трески в этих морях хуже, чем в Баренцевом море; крупная же треска в дальневосточных морях питается объектами, которые почти не используются другими, обитающими здесь, рыбами. В результате ослабления межвидовых отношений интенсивность питания дальневосточной трески по мере ее роста возрастает, и индекс наполнения кишечника у крупной дальневосточной трески оказывается почти в два раза выше, чем у трески Баренцева моря (225‰ и 144‰). Это приводит к повышению упитанности крупной дальневосточной трески по сравнению с треской Баренцева моря.

Б. Г. Иогансен [35], разбирая в специальной работе факторы, определяющие плодовитость рыб, указывает, что хороший нагул, повышенный темп роста и высокая упитанность ведут к повышению плодовитости рыб. В качестве доказательства он приводит количество икры у рыб разного размера. Так, плодовитость сибирского ельца длиной 12,1—13,0 см равняется 2891 икринке, ельца длиной 16,1—17,0 см—6424 икринкам; плодовитость пятилетков плотвы, имевших плохой темп роста, равнялась 4293 икринкам; при хорошем росте плодовитость составляет 7697 икринок.

Согласно М. А. Летичевскому [50], у сазана обилие корма при благоприятной температуре ведет к раннему наступлению половозрелости.

А. А. Остроумов [61] указывает, что темп созревания каспийского сазана связан с его ростом и что при хорошем росте пузанок созревает раньше.

Г. В. Никольский [59] отмечает, что лещ из Узбоя отличается слабым ростом и ранним наступлением половой зрелости. Факт раннего наступления половой зрелости у плохо растущих популяций отмечает для леща и Х. Х. Вундш [106].

Согласно Н. И. Чугуновой [77], хороший откорм воблы ведет к более быстрому наступлению половой зрелости, однако у повторно мечущих рыб более быстрое созревание икры отмечается при худших условиях откорма.

Условия откорма взрослых рыб, как это видно на примере представителей карповых, сельдевых, тресковых, камбаловых семейств, влияют на темп роста, упитанность и плодовитость особей. Как правило, повышенный откорм, ведущий к повышенному темпу роста, ускоряет созревание рыб и повышает их плодовитость, однако в ряде случаев ускоренное созревание наблюдалось при плохом темпе роста или при плохих условиях откорма.

На выживание взрослых рыб условия откорма, по-видимому, влияют мало, однако имеются факты, свидетельствующие, что у некоторых видов рыб условия откорма определяют численность взрослых особей. При плохих условиях откорма хамса на длительное время задерживается осенью в Азовском море и при понижении температуры большое количество ее погибает. Н. Е. Сальников [66] указывает, что в 1952 г. наблюдалась массовая гибель хамсы Азовского моря. Вызвано это было тем, что в результате позднего выхода из икры хамса имела к осени малую упитанность и из-за теплой осени задержалась до декабря в Азовском море. Наступившее в декабре резкое похолодание вызвало гибель хамсы.

Таким образом, условия откорма взрослых рыб отражаются на темпе их роста, упитанности и плодовитости, а в некоторых случаях и на выживании во время зимовки.

Влияние численности рыб на условия их откорма и темп роста

Не только условия откорма влияют на численность рыб через изменение величины выживаемости и плодовитости и срока наступления половой зрелости, но и численность рыб влияет на условия их откорма. Влияние численности рыб на условия их откорма проявляется в том, что, выедая кормовые организмы, одни рыбы подрывают кормовую базу других рыб. Как было отмечено, ряд исследований указывает на изменение кормовой базы под влиянием выедания ее рыбами [16, 48, 49].

Согласно Т. Ф. Дементьевой [20], одной из причин, определяющих рост леща Северного Каспия, является качество его откорма, зависящее от численности леща на пастбищах. Ухудшение роста трехлеток леща в Северном Каспии Т. Ф. Дементьева объясняет увеличением плотности населения, т. е. количеством потребителей.

К. А. Земская [33] так же показала, что темп роста леща Северного Каспия с увеличением численности его стада понижается. Коэффициент корреляции между ростом и численностью леща, вычисленный на основании одиннадцатилетнего материала, равнялся — 0,53.

Н. И. Чугунова [77] объясняет хороший рост воблы Северного Каспия в 1946 г. благоприятными условиями откорма, создавшимися в результате наличия большого количества пищи при относительно разреженном рыбном населении.

В. С. Танасийчук [73] одной из причин неблагоприятных условий нагула мальков карповых и сельдевых рыб в Северном Каспии (период 1939—1942 гг.) считает их высокую численность.

Ц. Вильям [105], сравнивая скорость роста нескольких видов рыб из четырех озер Южного Мичигана, где зимой 1945 г. произошел замор, пришел к выводу, что увеличение темпа роста рыб после замора было вызвано разрежением плотности популяции; восстановление популяции и увеличение пищевой конкуренции через несколько лет вновь привело к понижению темпа роста рыб, населяющих эти озера.

Классическим объектом, на котором можно проследить влияние условий откорма на темп роста, являются камбаловые рыбы. В зависимости от интенсивности промысла средний размер камбалы сильно колеблется: темп роста камбалы увеличивается при повышении интенсивности промысла и уменьшается при снижении промысла.

В Северном море, согласно Х. Килю [91], камбала в возрасте 5,5 лет перед военным запуском (в первую мировую войну) имела длину 31 см; после запуска длина ее уменьшилась до 22 см; в Балтийском море в период, предшествовавший интенсивному промыслу, камбала этого же возраста имела длину 22 см; после периода интенсивного лова — 34,5 см. На наших дальневосточных морях, в частности в заливе Петра Великого, по данным П. А. Моисеева [53], после развития интенсивного промысла камбалы, темп роста, особенно камбалы младших возрастных групп, повысился. П. А. Моисеев объясняет увеличение темпа роста камбалы в заливе Петра Великого так же, как и увеличение темпа роста камбалы морей Западной Европы в период развития интенсивного рыболовства, улучшением условий откорма оставшихся рыб, вызванным освобождением кормовых ресурсов в результате разрежения популяции потребителей.

В ряде случаев у камбал промысловых размеров имеется четкая связь между темпом их роста и численностью популяции, но в других случаях такой зависимости не наблюдается. Как показали исследования Х. Блегвада [83], не наблюдается такой зависимости, например, для сеголетков камбалы. Для выяснения вопроса, хватает ли пищи камбале Балтийского моря, Х. Блегвад сравнил плотность популяции и темп роста сеголетков камбалы (камбалы 0 группы) в различные годы и на различных участках моря. Оказалось, что и при высокой плотности популяции сеголетков наблюдается высокий темп их роста. Аналогичное положение наблюдалось в ряде случаев и для других рыб, например, для воблы, леща и судака промысловых размеров. В Северном Каспии в 1934 и 1935 гг. популяции воблы и леща отличались большой численностью и вместе с тем хорошим темпом роста. Лещ Азовского моря в 1934 — 1935 гг. отличался высоким темпом роста и многочисленностью, в 1950—1953 гг. наблюдается понижение уловов вместе с понижением его численности [23].

Е. Г. Бойко [8], разбирая вопрос о зависимости темпа роста судака Азовского моря от его численности, указывает, что не во всех случаях имеется обратная зависимость между численностью и темпом роста судака, так как обеспеченность пищей судака зависит не только от численности самого судака, но и от запаса и распределения рыб, которыми он кормится, в частности от запаса бычков, и что в некоторые годы, например в 1936 г., при наибольшем запасе судака темп его роста оказался выше среднего.

Таким образом, обратная зависимость между численностью популяции рыб и темпом их роста не является постоянной и может быть нарушена изменениями кормовой базы, происходящими независимо от влияния на нее рыб. На это же указывает и Т. Ф. Дементьева [21], разбирая вопросы о влиянии на темп роста рыб продолжительности срока их откорма, связанного с температурными условиями, и о соотношении темпа роста и численности рыб. Т. Ф. Дементьева считает, что снижение темпа роста не всегда объясняется большой численностью рыб, и может быть вызвано недостаточным освоением кормов в связи с условиями окружающей среды.

Пищевые взаимоотношения рыб являются серьезным фактором, определяющим темп их роста, однако признание непосредственно обратной связи между численностью и темпом роста рыб возможно только в том случае, если принимается неизменность характера кормовой ба-

зы. Но, как это уже неоднократно отмечалось, величина и состав кормовой базы во многих случаях подвергаются колебаниям. В частности, К. А. Земская [33] отмечает, что относительно невысокий коэффициент корреляций между темпом роста и численностью леща Северного Каспия объясняется тем, что на темп его роста, помимо численности популяции, влияет также и величина кормовой базы. Поэтому при обсуждении вопроса о соотношении численности и темпа роста рыб необходимо учитывать изменения условий откорма, связанные с изменением кормовой базы.

Условия откорма и компенсационный рост рыб

Изменение условий откорма, связанное с изменением кормовой базы и пищевых взаимоотношений рыб, ведет к смене характера питания рыб, которое, в свою очередь, отражается на темпе их роста. Изменение темпа роста под влиянием характера откорма свойственно и молодежи и взрослым рыбам.

Понижение темпа роста взрослых рыб непосредственно отражается на улове; изменение темпа роста молодежи может вести к изменению степени ее выживания, а вместе с тем может определить и дальнейший рост поколения. Влияние роста молодежи на дальнейшую судьбу поколения имеет большое практическое значение, и по этому вопросу имеются разные точки зрения.

Н. Л. Чугунов [76], исследовав большое количество материалов по темпу роста воблы Северного Каспия, пришел к выводу, что прирост первого года определяет размеры рыб в последующие несколько лет, так как хорошо растущая в первые годы молодежь обычно и в последующие годы растет хорошо.

Н. И. Чугунова [77] также приходит к выводу, что рост воблы в первый год жизни определяет в известной степени и дальнейший ее рост, так как крупные особи более активно разыскивают и используют корм, в результате чего лучше растут.

М. Н. Кривобок и А. В. Пупырникова [42] показали, что у молодежи наблюдается явление компенсационного роста, в период которого величина пищевого рациона возрастает, а кормовой коэффициент уменьшается, т. е. возрастает способность организма более продуктивно использовать питательные вещества. Авторы указывают, что явление компенсационного роста известно также для карпа и окуня и свойственно большинству рыб.

Однако авторы отмечают, что для проявления этого свойства необходим избыток пищи, что в природных условиях бывает сравнительно редко. Крупные экземпляры в отношении откорма обычно находятся в более выгодных условиях, чем мелкие, и это приводит к еще большему разнообразию размеров разновозрастных рыб.

Таким образом, и М. Н. Кривобок и А. В. Пупырникова, так же как и Н. Л. Чугунов и Н. И. Чугунова, считают, что в естественных условиях хорошо росшие особи имеют больше возможности для дальнейшего роста, чем плохо росшие особи.

Противоположной точки зрения придерживается В. В. Кузнецов [45]. На основании анализа особенностей роста беспозвоночных и рыб В. В. Кузнецов приходит к выводу, что неблагоприятные условия для роста особей на первом году жизни обеспечивают выработку у них способности к более интенсивному росту и к лучшей выживаемости в последующие годы. В природных популяциях естественная смертность осуществляется в основном за счет особей, достигших на первом году жизни относительно крупных размеров, при этом общий улов рыб (каспийская вобла, беломорская сельдь) оказывается тем больше, чем меньше были размеры годовиков вступающего в промысел поколения.

Положения В. В. Кузнецова противоречат данным Н. Л. Чугунова, Г. Н. Монастырского [55], В. С. Танасийчук [73] и Т. Ф. Дементьевой [19, 20], что плохо росшая молодь воблы и леща оказывается плохо подготовленной к зимовке и погибает, тогда как хорошо выносят зимовку (т. е. дают больший процент выживания) хорошо росшие особи.

Проявление компенсационного роста в естественных условиях имеет, вероятно, ограниченное значение не только для рыб, но и для беспозвоночных. Автору настоящей статьи [28] при работах по исследованию продукции представителей семейства Isopoda пришлось столкнуться с явлением компенсационного роста у *Idothea baltica*. Один из рачков с наименьшим во всем выводке размером обнаружил затем чрезвычайно быстрый темп линейного роста за счет более частых линек. Явление это наблюдалось в аквариальных условиях. Известно, что мелкие особи подвержены большей элиминации под влиянием выедания хищниками, чем крупные, поэтому в естественных условиях плохо растущие особи могут быть съедены представителями других видов или более крупными представителями собственного вида, поскольку каннибализм представляет достаточно распространенное явление и встречается в частности и у *Idothea baltica*. Явление каннибализма известно и для рыб. Например, в Азовском море, у Ачуева, в 1950 г. в желудке судачков длиной 8—10 мм нередко приходилось обнаруживать более мелких судачков длиной 3,5—4,0 мм. Таким образом, в естественных условиях рост плохо росших особей продолжает ухудшаться или эти особи просто погибают.

Компенсационный рост, свойственный организмам, в естественных условиях может не проявляться, так как в ряде случаев условия откорма особей более позднего выклева оказываются хуже условий откорма особей раннего выклева. Это происходит под влиянием уменьшения кормовой базы вследствие ее выедания или других факторов, ограничивающих развитие кормовых организмов. Так, согласно М. Н. Кривобоку и А. А. Карасиковой [41], в июне в нерестово-выростном хозяйстве обитали 3 популяции сазана, отличавшиеся разными размерами: мелкий, крупный и хищный сазан. Различие объяснялось тем, что ранее выклюнувшаяся молодь кормилась за счет мощной популяции Сладосега, развитие которой вскоре прекратилось. Молодь более позднего выклева оказалась в худших кормовых условиях, и расхождение в размерах молоди раннего и позднего выклева с течением времени все больше увеличивалось. В дальнейшем, при попадании в благоприятные условия, молодь сазана, отстававшая в росте, могла бы догнать быстро растущую, так как, согласно М. Н. Кривобоку и А. В. Пупырниковой [42], плохо упитанная молодь продолжает питаться осенью при пониженной температуре, когда хорошо упитанная молодь уже перестает питаться. Однако питание молоди осенью не может долго длиться и лимитируется температурными условиями.

Т. Ф. Дементьева [21] указывает, что на длительность откорма рыб осенью влияет температура воды. Следовательно, при раннем похолодании способность рыб к компенсационному росту, даже при наличии благоприятной кормовой базы, проявляется в ограниченных размерах.

Как указывалось, для рыб характерна в течение онтогенеза смена питания. У разных видов рыб эта смена осуществляется по-разному, поэтому и связь между темпом роста в первые и последующие годы у разных рыб оказывается различной.

Сопоставление темпа роста популяций плотвы в разных водоемах показало, что соотношение условий роста молоди и старших рыб в разных водоемах различно: в некоторых водоемах, где молодь росла средне, старшая рыба росла хорошо; в других водоемах при хорошем рос-

те молоди обнаруживался плохой рост плотвы старших возрастных групп. Явление это стало понятным, когда была учтена кормовая база этих водоемов, обеспечивающая в разной степени условия откорма различных возрастных групп плотвы [26].

Согласно П. А. Моисееву [53], молодь трески Тихого океана менее упитанна, чем в Баренцевом море, старшая отличается большей упитанностью. Увеличение темпа весового прироста старшей трески Тихого океана по сравнению с треской Баренцева моря объясняется особенностями кормовой базы и пищевых отношений в этих морях.

Е. Г. Бойко [7] указывает, что в силу меняющихся условий питания судака в Азовском море поколение, отстававшее в росте в начале жизни, в дальнейшем может не только догнать, но и перегнать хорошо росших рыб. Согласно Е. Г. Бойко, изменение условий питания происходит в связи с изменением запаса бычков, составляющих основную пищу судака, и запасом самого судака.

В. В. Кузнецов [45] прав, обращая внимание на необходимость углубить исследования явления компенсационного роста; вместе с тем необходимо обратить также внимание на отмечаемую В. В. Кузнецовым разнокачественность особей, составляющих популяцию. Явление компенсационного роста должно учитываться при работах по воспроизводству рыбных запасов, где мы располагаем возможностью определять условия существования рыб.

При изучении влияния характера роста молоди на рост старших особей необходимо учитывать особенности откорма отдельных возрастных групп, связанные с их морфобиологическими особенностями и характером кормовой базы водоема, где они обитают.

При исследовании роста рыб в естественных условиях следует учитывать проявление способности к компенсационному росту не только у отдельных особей, но и у целых популяций рыб, обладающих сходными пищевыми потребностями, так как проявление свойства компенсационного роста только у целого поколения, а не у отдельных особей, может дать хозяйственно ценный эффект.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОТКОРМА НА ЧИСЛЕННОСТЬ, ВЕСОВОЙ ЗАПАС И УЛОВ РЫБ

Чтобы судить о влиянии на численность популяции рыб обеспеченности их кормом и выяснить в какой мере обеспеченность кормом молоди и взрослых рыб влияет на численность поколения, а затем на запас и улов рыбы, необходимо знать: абсолютное количество особей в популяции по отдельным стадиям развития, количество их пищи в водоеме, потребность рыб в пище, рыбопродуктивную ценность кормов, рационы рыб на разных кормах и в разное время года, кормовые коэффициенты и т. д. Для получения исходных величин имеются только фрагментарные, часто косвенные данные, часть из которых приведена выше. В конкретных случаях при решении вопроса о величине обеспеченности пищей промысловых рыб различных этапов развития или в различных водоемах приходится ограничиваться данными об их темпе роста, упитанности, величине улова, о размерном составе популяции, величине остаточной продукции кормовых организмов, о степени наполнения кишечного тракта рыб и составе их пищи, а также привлекать экспериментальные данные, полученные нередко для других видов рыб, или других возрастных групп, или при ином характере питания.

Прежде чем перейти к дальнейшему изложению материала, считаем необходимым остановиться на некоторых терминах, употребляемых при обсуждении вопроса о влиянии обеспеченности пищей на численность рыб. Часть исследователей говорит о влиянии обеспеченности

пищей на «численность рыб», другие применяют термин «запас рыб»; вместе с тем одни исследователи рассматривают влияние на численность или запас рыб «питания», другие — «кормовой базы», третьи — «условий откорма», четвертые — «обеспеченности пищей».

Не давая общих или окончательных определений этих понятий, что необходимо было бы сделать для более четкого обсуждения такого сложного вопроса, укажу, как понимаются эти термины в настоящей работе. Под «численностью» понимается выражение количества рыбы в штуках; под «запасом» — весовой запас рыб; под «кормовой базой рыб» понимаются организмы, обитающие в водоеме, которые являются или могут стать пищей рыб; под «питанием рыб» подразумевается фактическое потребление рыбой пищевых организмов, о чем мы судим по содержанию кишечного тракта рыбы; под «условиями откорма» подразумевается комплекс условий, обеспечивающих «питание рыб», т. е. наличие кормовой базы определенного состава и величины, пищевые взаимоотношения рыб, гидрологические условия. Наконец, под «обеспеченностью пищей» понимается соотношение потребной и доступной рыбе пищи.

Эти определения примерно совпадают с развернутыми определениями понятий «кормовой базы», «кормности» и «обеспеченности пищей», даваемыми Г. С. Карзинкиным [37], при этом «условия откорма» примерно соответствуют определению понятия «кормности». Понятие «остатка или резерва» в настоящей работе не используется, определение же «питания» указывается для выделения тех случаев, когда говорят о фактическом потреблении рыбой пищи, а не только об условиях, определяющих это потребление.

Согласно Г. В. Никольскому [59], обеспеченность пищей рыб в водоеме определяется не только количеством и качеством корма, доступного рыбе, но и возможностью усвоения его рыбой. Г. В. Никольский, несомненно, прав, считая, что обеспеченность пищей рыб определяется количеством и качеством, а также доступностью и усвояемостью кормов, имеющихся в водоеме; однако это определение недостаточно и должно быть дополнено, как указывает Г. С. Карзинкин [37], тем, что понятие «обеспеченности пищей» связано с понятием «удовлетворения потребностей кормящегося организма». В литературе во многих случаях под «обеспеченностью пищей» понимается «количество корма на 1 рыбу». Между тем «количеством корма на 1 рыбу», «обеспеченность пищей» не определяется, а измеряется; причем, в «количестве (и качестве) корма на 1 рыбу» будет измеряться и «потребность» популяции в пище, и «доступная» популяции пища в данном водоеме, и «обеспеченность» популяции пищей, которая в результате выразится в мощности развития популяции данного вида рыб.

Основная масса фактических сведений, которыми мы располагаем, касается питания и кормовой базы рыб, т. е. элементов, определяющих условия откорма рыб; данных об обеспеченности рыб пищей мало, поэтому в настоящей работе обсуждается в основном влияние «условий откорма» на популяцию рыб.

Попытаемся представить, как и в какой мере условия откорма определяют численность, запас, т. е. биомассу, и, наконец, промысловый улов рыб.

Как было указано выше, условия откорма определяют выживание в основном молоди рыб, темп роста молоди и взрослых рыб, срок наступления половой зрелости и величину плодовитости рыб.

Численность рыб, т. е. количество их в штуках, зависит от плодовитости рыб (связанной в свою очередь с темпом роста рыб) и от выживания молоди. Причем, если влияние степени выживания молоди, т. е. влияние условий откорма личинок и молоди, на численность популяции понятно и на каждом этапе развития влияние величины выживания

или смертности имеет определенное числовое выражение, то влияние плодовитости рыб, т. е. влияние условий откорма взрослых рыб, на численность их потомства обнаружить значительно сложнее.

Как указывает Т. Ф. Дементьева [19], количество производителей, т. е. плодовитость популяции, не всегда определяет мощность пополнения. Е. Г. Бойко [7] на примере судака и леща Азовского моря также сделал вывод, что зависимость между количеством производителей и приплодом обычно не обнаруживается.

Можно думать, судя по имеющемуся материалу, что связь между плодовитостью, величиной выживания молоди и численностью популяции у разных рыб должна проявляться неодинаково, поскольку по-разному проявляется влияние откорма взрослых рыб на численность их популяции. Мощность популяции таких рыб, как сельди, плотва, камбала, хорошо связывается с величиной кормовой базы взрослых особей; для многих же рыб такая связь отсутствует. Так, шемая и рыбец Азовского моря, представляя ценный промысловый объект, отличаются чрезвычайной малочисленностью. Взрослая шемая — хищник подобно чехони и судаку; рыбец питается разнообразной пищей: моллюсками, ракообразными и червями подобно лещу и тарани и хищничает подобно чехони и шемае. Не имея возможности дать цифровое выражение обеспеченности этих видов пищей, можно считать, что кормовая база шемаи и рыба в Азовском море достаточна, так как биомасса судака, чехони, леща, тарани, потребляющих те же виды кормов, достаточно велика. Это позволило предполагать, что кормовая база взрослых особей не ограничивает численность таких рыб, как шемая или рыбец. Считают, что фактором, ограничивающим численность этих рыб, являются условия их размножения.

Значительно более четко, чем влияние плодовитости на численности рыб сказывается влияние темпа роста, т. е. условий откорма взрослых рыб на их весовой запас, а вместе с тем и на улов. В настоящее время имеется несколько примеров влияния изменения темпа роста рыб на их улов.

Е. Г. Бойко [8] указывает, что колебания годовых приростов судака Азовского моря очень велики и имеют существенное практическое значение, так как уменьшение среднего веса четырех-пятигодовиков на 300—500 г ведет к изменению, а в некоторых случаях и к уменьшению улова этой породы на 20—30 тыс. ц.

Изменение веса судака связано с условиями его откорма, определяемыми, в свою очередь, температурными условиями в период осеннего нагула, а также численностью кормовых организмов судака и численностью самого судака. Согласно Е. Г. Бойко, условия откорма кубанского судака лучше, чем донского, и хотя в среднем за 25 лет годовой улов кубанского и донского судака по количеству экземпляров был почти одинаковым, но по весу улов кубанского судака почти в два раза превышал улов донского судака.

В 1939 г. в Северном Каспии условия откорма воблы по сравнению с 1934—1935 гг. ухудшились, что вызвало сильное понижение темпа роста воблы. Вместе с тем в 1939 г. по сравнению с 1934—1935 гг. сильно понизился и улов воблы, составив 566,0 тыс. ц вместо 1691,8 тыс. ц в 1934 г.

Пересчет веса выловленной в 1939 г. воблы путем приравнивания ее темпа роста к темпу роста воблы в 1934 г. показал, что в 1939 г. из-за понижения темпа роста, связанного с ухудшением условий откорма, было потеряно около 40% улова воблы.

Аналогичные данные имеются и для леща Азовского моря. В 1950—1953 гг. условия откорма леща по сравнению с наблюдавшимися в

1934—1935 гг., когда питание леща исследовал В. П. Воробьев [15], резко ухудшились. Это выразилось в уменьшении индексов наполнения кишечника леща длиной менее 30 см в Таганрогском заливе и леща длиной более 30 см в Азовском море; вместе с уменьшением индексов наполнения кишечника леща изменился и состав его пищи, в частности увеличилось значение моллюсков [30]. Условия откорма леща ухудшились из-за уменьшения биомассы бентоса и изменения его состава, вызванного изменением солености и характера грунта в связи с изменением величины стока реки Дона, а также уменьшением ареала распространения леща из-за повысившейся солености [71, 72, 81].

В результате повышения солености крупный лещ не смог выйти в море и в большем количестве, чем обычно, держался в Таганрогском заливе, что ухудшило условия откорма и темп роста леща младших возрастных групп. Таким образом, в период 1950—1953 гг. условия откорма леща старших возрастных групп Азовского моря по сравнению с 1934—1935 гг. ухудшились из-за понижения биомассы кормовых организмов и уменьшения ареала его распространения, связанного с изменением солености. Условия откорма леща младших возрастных групп (длиной 10—25 см) также ухудшились вследствие ухудшения кормовой базы и изменения пищевых отношений с лещом старшего возраста.

В результате ухудшения условий откорма леща в 1950—1951 гг. было потеряно около 30% его улова. На ухудшение темпа роста леща в связи с ухудшением его кормовой базы указывает и И. Н. Тимофеев. Согласно И. Н. Тимофееву, пониженный темп роста привел к потере примерно 20% улова.

Т. Ф. Дементьева [23] на основании анализа темпа роста леща пришла к выводу, что ухудшение условий откорма леща произошло ранее 1950 г.; она отмечает, что недоучет ухудшения условий откорма, а вместе с тем и снижения навески леща, привело в 1953 г. к ошибке в прогнозе величины улова.

Для леща Азовского моря были проведены расчеты обеспеченности его пищей в 1950 и 1951 гг. [30]. Расчеты были составлены исходя из численности леща различных возрастных групп, распределения их на акватории моря в течение сезона откорма, величины индексов наполнения кишечника, состава пищи и вычисленной на основании состава пищи величины суточного рациона. Оказалось, что популяции леща требовалось в 1951 г. 2106,4 тыс. ц пищи, а потребил он 1211 тыс. ц. Сопоставить величину потребности леща с величиной корма, имевшегося в водоеме, не представляется возможным, так как для других рыб, потребителей тех же организмов, таких данных не было. Можно было только сравнить количество пищи, потребленное всеми видами рыб, с количеством пищи, продуцированным в море в 1951 г. Оказалось, что донным рыбам требовалось 41 771 тыс. ц пищи, тогда как ее имелось, согласно И. Н. Старк, 150 112 тыс. ц.

Результаты подсчета обеспеченности пищей леща в 1951 г. совпадают с выводом об ухудшении условий его существования, сделанном на основании характера питания, темпа роста и кормовой базы леща, и показывают, что между обеспеченностью пищей леща, темпом его роста и уловом имеется определенная связь, которая при наличии соответствующих данных может получить числовое выражение.

Аналогичные данные о падении улова в связи с ухудшением условий откорма имеются и для хамсы Азовского моря. А. Ф. Карпевич, сопоставив биомассу планктона и улов хамсы в Азовском море, показала, что уменьшение биомассы планктона, наблюдаемое в последние годы, отразилось на изменении улова хамсы¹.

¹ Доклад А. Ф. Карпевич на юбилейной сессии МОИПа 20—24 декабря 1955 г

Влияние изменения условий откорма на улов рыб, вызванное изменением темпа роста взрослых особей, показывает, что условия откорма взрослых рыб должны приниматься во внимание не только при объяснении видовой численности рыб, но и при прогнозировании колебания численности рыб и связанного с этим колебания уловов.

Недоучет изменений условий откорма взрослых рыб и изменения темпа роста рыб может при прогнозировании (как это видно на основании приведенных данных) вызвать ошибку в 20—40%.

Согласно академику К. М. Бэру, между кормовой базой и количеством рыб существует непосредственная и прямая связь: при улучшении условий откорма рыба скорее созреет и будет более плодovитой. Вместе с тем, чем меньше рыбы окажется на пастбище, тем лучше она будет кормиться.

Имеющийся материал показывает, что закономерность, установленная академиком К. М. Бэром, имеет лишь общее значение, причем в ней не находят отражение многие существенные элементы, связывающие величину плодovитости производителей с промысловым значением их потомства. При хорошей плодovитости выживание молоди может оказаться из-за неблагоприятных гидрологических или кормовых условий низким, т. е. результаты хороших условий откорма взрослых рыб будут сняты плохими условиями существования молоди. Условия откорма рыб меняются не только в зависимости от количества кормящихся рыб, но и от изменений количества и состава пищи, которые происходят независимо от рыбы. В формулировке связи откорма и количества рыбы, данной академиком К. М. Бэром, отсутствует положение, показывающее влияние условий откорма не только на число, но и на вес, а следовательно и на улов рыб.

Как нам теперь известно, характер откорма рыб зависит от видовых их особенностей, кормовой базы, пищевых взаимоотношений рыб, гидрологических условий. В разных случаях влияние этих элементов сказывается по-разному.

В пище воблы Северного Каспия в 1937 г. резко понизилось по сравнению с 1935 г. значение моллюсков и возросло значение ракообразных [27]. Изменение характера питания воблы было вызвано изменением кормовой базы и численности леща — конкурента воблы. В 1937 г. в Северном Каспии биомасса бентоса (в частности биомасса моллюсков) резко уменьшилась; в это же время резко понизилась по сравнению с 1935 г. и численность леща. Вобла в силу своей высокой пищевой пластичности перешла на потребление ракообразных — типичной пищи леща. Темп роста воблы в 1937 г. оказался хорошим; согласно Т. Ф. Дементьевой [21], этот год характеризовался затяжной осенью, что вызвало удлинение срока откорма и повышение темпа роста воблы. Таким образом, в 1937 г. условия откорма воблы, несмотря на уменьшение ее типичной пищи — моллюсков, оказались относительно благоприятными из-за уменьшения численности леща и затяжной осени. В какой мере каждый из этих элементов условий откорма определил темп роста воблы в 1937 г. сейчас сказать трудно; несомненно только, что увеличение калорийности корма и удлинение срока откорма должно было отразиться на темпе роста воблы. Вместе с тем благоприятные температурные условия могли сказаться на нагуле только в результате наличия в водоеме кормовых для воблы организмов. Соотношения между температурными условиями и продолжительностью нагула рыб, как это показывает работа М. Н. Кривобока и А. В. Пупырниковой [42], в свою очередь, достаточно сложны, так как плохо упитанные рыбы продолжают кормиться при температурах, при которых хорошо упитанные рыбы не кормятся, т. е. тем самым на продолжительность осеннего нагула рыб влияет не только температура воды, но и степень откорма рыб в летний период.

Условия откорма, в частности характер питания и пищевых отношений рыб и их влияние на биологические показатели рыб, должны приниматься во внимание и при разработке мероприятий по рациональной постановке рыбного хозяйства наших морей.

Детальное изучение годовой динамики веса, упитанности, коэффициента зрелости и других биологических показателей аральского леща [38] показало, что они претерпевают годовые изменения, связанные с годовым ходом питания и размножения леща.

Вес леща во втором квартале года оказался на 15—40% ниже, чем в четвертом и первом кварталах. Это дало основание считать целесообразным перебазировать промысел аральского леща на четвертый и первый кварталы года.

По мере роста речной камбалы Балтийского моря [29] состав ее пищи меняется. Молодь камбалы вначале питается планктическими, затем донными ракообразными, а взрослая переходит на потребление моллюсков.

Учет богатства латвийских вод Балтийского моря моллюсками, в частности *Muscula baltica*, и пищевых взаимоотношений рыб, населяющих эту область Балтийского моря, позволил сделать вывод, что существовавший до 1950 г. минимальный промысловый размер речной камбалы надо увеличить до 24 см (от вершины рыла до конца хвостового плавника), так как только при достижении этой величины речная камбала становится полноценным потребителем моллюсков. Вылов слишком мелкой камбалы ведет к тому, что кормовые ресурсы латвийских вод Балтийского моря оказываются недоиспользованными.

Знание соотношения отдельных элементов, определяющих численность и улов рыб, позволяет не только объяснить состояние популяции рыб, но и правильно прогнозировать изменение этого состояния и разрабатывать мероприятия по рациональному использованию природных ресурсов водоемов.

Закономерности, определяющие численность и уловы рыб, могут быть выяснены только при согласованной работе по определению темпа роста, упитанности, численности, питания и других биологических показателей состояния отдельных возрастных групп рыб, по выявлению кривой смертности различных видов рыб, а также при изучении кормовой базы рыб и факторов, определяющих условия их откорма. Исследования отдельных элементов, определяющих состояние популяции рыб, должны проводиться в их взаимосвязи с учетом того, что каждый из них подвергается, в свою очередь, различным изменениям.

ВЫВОДЫ

1. Многие морфобиологические особенности рыб и особенности их поведения связаны с характером их питания.

2. Мощность популяции рыб, в частности сельдей, плотвы, камбалы, определяется в большой мере характером кормовой базы водоемов, в которых рыбы обитают.

3. Особенности питания рыб, а также характер смены состава пищи по мере их роста выработались в процессе эволюционного развития в порядке адаптации рыб к использованию кормовой базы водоемов определенного типа.

4. Соответствие морфобиологических особенностей рыб и их кормовых организмов, выработавшееся в процессе филогенеза, приводит к тому, что рыбы относятся избирательно к пищевым организмам и имеют излюбленные корма. В естественных условиях излюбленные пищевые организмы часто бывают рыбе недоступны.

5. Условия откорма определяют выживание и темп роста молоди и плодовитость, срок созревания и темп роста взрослых рыб. При хоро-

шем откорме наблюдается повышенная выживаемость, более высокий темп роста, повышенная плодовитость, а тем самым и большая численность рыб.

6. Условия откорма рыб, определяя их численность и темп роста, оказывают значительное влияние на величину их промыслового улова.

7. Особенности откорма рыб зависят от видовых особенностей рыб, кормовой базы, пищевых отношений рыб и гидрологических условий.

8. Кормовая база рыб подвергается значительным изменениям под влиянием гидрологических условий и под действием выедания организмов рыбами.

9. Отличаясь избирательным отношением к пищевым организмам, рыбы ввиду присущей им пищевой пластичности способны в известных пределах при изменении условий откорма изменять состав своей пищи.

10. Изменение условий откорма взрослых рыб, ведущее к понижению темпа их роста, в некоторых случаях снижает улов рыб на 20—40%.

11. Характер условий откорма взрослых рыб должен приниматься во внимание при прогнозировании численности и улова рыб и при разработке мероприятий по рациональной постановке рыбного хозяйства морских водоемов.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П., Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

2. Баранов Ф. И., К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства, Известия отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований, т. 1, вып. 1, Петроград, 1918.

3. Баранов Ф. И., К вопросу о динамике рыбного промысла, «Бюллетень рыбного хозяйства», 1925, № 8.

4. Баранов Ф. И., Изучение интенсивности рыболовства, «Рыбное хозяйство», 1947, № 1.

5. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.

6. Бирштейн Я. А. и Спасский Н. Н., Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*, Сборник «Акклиматизация нереис в Каспийском море», Изд. МОИП, 1952.

7. Бойко Е. Г., Основные причины колебания запасов и пути воспроизводства донского судака и леща, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.

8. Бойко Е. Г., Колебания роста судака Азовского моря, Труды Азчерниро, вып. 16, Крымиздат, 1955.

9. Бокова Е. Н., Потребление и усвоение корма воблой, Труды ВНИРО, т. XI, ч. 2, Пищепромиздат, 1940.

10. Бокова Е. Н., Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1954.

11. Васнецов В. В., Рост рыб как адаптация, Бюллетень МОИП, вып. 1, Москва, 1947.

12. Васнецов В. В., Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития, (ред.), Изд. АН СССР, 1948.

13. Васнецов В. В., О закономерностях роста рыб, Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд. АН СССР, 1953.

14. Виноградов Л. Г., О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия, Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологии, т. LX(6), Изд. Московского университета, 1955.

15. Воробьев В. П., Питание леща Азовского моря, «Зоологический журнал», т. XIV, вып. 1, 1937.

16. Воробьев В. П., Бентос Азовского моря, Труды Азчерниро, вып. 13, Крымиздат, 1949.

17. Гаевская Н. С., Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

18. Гербельский Н. Л., Прения по докладам, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

19. Дементьева Т. Ф., Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.

20. Дементьева Т. Ф., Биологический цикл северокаспийского леща, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.

21. Дементьева Т. Ф., Рост рыб в связи с проблемой динамики численности, «Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 4, 1952.

22. Дементьева Т. Ф., Закономерности колебания численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, Москва, 1953.

23. Дементьева Т. Ф., Изменение в распределении и темпе роста леща в Азовском море перед зарегулированием стока р. Дона, Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.

24. Драбкина Б. М., Физиологическая оценка молоди осетровых, выращиваемой на рыбоводных заводах Азербайджана, Труды конференции по вопросам производства рыбных запасов реки Куры в связи со строительством Мингечаурского гидроузла, Изд. АН АзССР, Баку, 1954.

25. Елеонский А. Н. и Мейен В. А., Питание и рост леща в подмосковных бассейнах, Труды Царицынской опытной озерной станции, вып. 1, Изд. Моск. земельного отдела, 1924.

26. Желтенкова М. В., Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.), «Зоологический журнал», т. XXVIII, № 3, 1949.

27. Желтенкова М. В., О пищевой пластичности воблы, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.

28. Желтенкова М. В., Некоторые данные о размножении и росте *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda) в Черном море, Труды Карадагской биологической станции, Изд. АН УССР, вып. 11, 1951.

29. Желтенкова М. В., Речная камбала как основной потребитель моллюсков Балтийского моря, Труды ВНИРО, т. XXVI, Пищепромиздат, 1954.

30. Желтенкова М. В., Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.

31. Зайцева Г. Я., Питание дунайской сельди, Труды Института гидробиологии АН СССР, № 28, 1953.

32. Зайцева Г. Я., Питание дунайской сельди (*Alosa kessleri pontica*—Eichwald), Автореферат диссертации, АН УССР, Институт зоологии, Изд. АН УССР, 1954.

33. Земская К. А., Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности (печатается в этом сборнике).

34. Зенкевич Л. А., Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.

35. Иоганзен Б. Г., Плодовитость рыб и определяющие ее факторы, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.

36. Карзинкин Г. С., Основы биологической продуктивности водоемов, Пищепромиздат, 1952.

37. Карзинкин Г. С., Биологическая продуктивность водоемов, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.

38. Константинова Н. А., О динамике основных биологических показателей леща северной части Аральского моря, Автореферат диссертации, Изд. МГУ, Москва, 1955.

39. Корнилова В. П., Состояние запаса и биология азовской хамсы до зарегулирования стока рек, Труды ВНИРО, том XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.

40. Красюкова З. В., Прения по докладам, Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, 1955.

41. Кривобок М. Н. и Карасикова А. А., Особенности питания и роста популяций молоди сазана в нерестово-вырастном хозяйстве Горелый, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

42. Кривобок М. Н. и Пупырикова А. В., Компенсация роста у молоди щуки, Труды ВНИРО, т. XIX, Пищепромиздат, 1951.

43. Кузнецов В. В., Что такое проблема биологической продуктивности и как следует работать над ее решением, «Зоологический журнал», т. XXX, вып. 2, 1951.

44. Кузнецов В. В., Прения по докладам, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, АН СССР, 1953.

45. Кузнецов В. В., Влияние условий первого года жизни на формирование биологических свойств взрослых особей, Третья Экологическая конференция, Тезисы докладов, ч. II, Киев, 1954.

46. Кузнецова И. И., Опыт разведения воблы, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

47. Кузнецова И. И., Экология нереста воблы, Труды ВНИРО, т. XXIV, Пищепромиздат, 1953.

48. Кусморская А. П., Влияние сардины на распределение биомассы планктона в Японском море, ДАН, т. LX, № 6, 1948.

49. Кусморская А. П., Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. VI, Изд. АН СССР, 1955.

50. Летичевский М. А., Половое созревание сазана дельты Волги в зависимости от условий откорма, «Зоологический журнал», т. XXXIII, № 1, 1954.

51. Логвинович Д. Н., Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща (*Abramis brama* L.) и судака (*Lucioperca lucioperca* L.), Труды ВНИРО, т. XXXI, вып. 2, Пищепромиздат, 1955.
52. Мантейфель Б. П., Планктон и сельдь в Баренцевом море, Труды ПИНРО, 7, Пищепромиздат, 1941.
53. Моисеев П. А., Треска и камбала дальневосточных морей, Известия ТИНРО, т. XV, Владивосток, 1953.
54. Моисеев П. А., Особенности образа жизни и распределения донных и придонных рыб в дальневосточных морях, «Вопросы ихтиологии», вып. 3, 1955.
55. Монастырский Г. Н., Динамика численности промысловых рыб, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
56. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Влияние гидротехнической реконструкции Дона на биологию Азовского моря, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. V, Изд. АН СССР, 1953.
57. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, «Зоологический журнал», т. XXIX, вып. 6, 1950.
58. Никольский Г. В., О динамике численности рыб, «Рыбное хозяйство», 1952, № 5.
59. Никольский Г. В., О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Труды конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
60. Новожилова А. Н., Изменение в зоопланктоне Азовского моря в условиях меняющегося режима, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
61. Остроумов А. А., Темп полового созревания каспийского пузанка, «Зоологический журнал», т. XXVIII, вып. 5, 1949.
62. Павловская Р. М., Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития, Труды Азчерниро, вып. 16, Крымиздат, 1955.
63. Павштикс Е. А., Сезонные изменения в планктоне и кормовые миграции сельдей, Труды ПИНРО, вып. 9, Пищепромиздат, 1956.
64. Рубцов И. А., Исторические факторы в динамике численности организмов, Журнал Общей биологии, т. VIII, № 3, 1947.
65. Саенкова А. К., Сезонные изменения бентоса в зоне летнего откорма воблы в Волго-Каспийском районе, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
66. Сальников Н. Е., Хамса в Азовском море, «Природа», 1954, № 10.
67. Световидов А. Н., О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых, Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства, Изд. АН СССР, 1953.
68. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, Изд. АН СССР, 1941.
69. Сомов М. П., К вопросу о питании и темпе роста леща в различных водоемах, Известия прикладной ихтиологии и научных пром. исследований, т. 2, 1924.
70. Спасский Н. Н., Состояние и изменение бентоса Северного Каспия в период с 1940 по 1945 г., «Зоологический журнал», т. XXVII, вып. 3, 1948.
71. Старк И. Н., Состояние кормовой базы бентосоядных рыб северо-восточной части Азовского моря, Труды Азчерниро, вып. 15, Крымиздат, 1951.
72. Старк И. Н., Изменения в бентосе Азовского моря в условиях меняющегося режима, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
73. Танасийчук В. С., К вопросу о причинах колебания численности леща и воблы в Северном Каспии, Труды ВНИРО, т. XXI, Пищепромиздат, 1952.
74. Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства Академии Наук СССР, Москва, 1953.
75. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд. АН СССР, Москва, 1955.
76. Чугунов Н. Л., Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района, Труды Астраханской научной рыбохозяйственной станции, т. VI, вып. 4, Астрахань, 1928.
77. Чугунова Н. И., Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма, Труды ВНИРО, т. XVIII, Пищепромиздат, 1951.
78. Шмальгаузен Н. И., Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (*Ichtyostegidae*), Труды Института зоологии АН СССР, т. XXI, 1955.
79. Шорыгин А. А., Изменения количества и состава бентоса Северного Каспия, «Зоологический журнал», т. XXIV, вып. 3, 1945.
80. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.
81. Яблонская Е. А., Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек, Труды ВНИРО, т. XXXI, Пищепромиздат, 1955.
82. Vlegvad H., Quantitative Investigations of Bottom Invertebrates in the Limfjord 1910—1927 with Special Reference to the Place-Food, Rep. of the Dan. Biol. St., XXXIV, 1928.

83. Blegvad H., On the Flounder (*Pleuronectes Flesus* L.) and the Danish Flounder Fishery in the Baltic., Rapp. et Procès Verbaux des Reunions, Vol. LXXVIII, 1932.

84. Boysen Jensen P., Valuation of the Limfjord I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917. Rep. of the Dan. Biol. St., XXVI, 1919.

85. Brown W. W. and Cheng G., Investigations into the food of the cod (*Gadus callarias* L.) off Bear Island and of the cod and haddock (*G. aeglefinus* L.) off Iceland and the Murman Coast. Hull., Bull. of Marine Ecology., Vol. III, No. 18, 1946.

86. Gerking Sh. D., The food turnover of a bluegill population, Ecology, Vol. 35, No. 4, 1954.

87. Hartley P. H., Food and feeding relationships in a community of fresh-water fishes, Journ. of Animal Ecology, Vol. 17, No. 1, 1948.

88. Homans R. E. C. and Needler A. W. H., Food of the haddock, Proceed. of the Nova Scotian Instit. of Science, Halifax, Vol. XXI, p. 1 and 2, 1946.

89. Hynes H. N. W., The food of freshwater sticklebacks (*Casterosteus aculeatus* and *Pigosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food fishes, Journ. of Animal Ecology, Vol. 19, No. 1, 1950.

90. Kow Th. A., The food and feeding relationships of the fishes of Singapore Straits, Fishery Public., Vol. 1, No. 1, 1950.

91. Kyle H. M., Die Statistic der Seefischerei Nord Europas, Handbuch der Seefisch. Nordeuropas, 1928.

92. Leonhardt E., Die Plötze (*Leuciscus rutilus* L.), Fischerei-Zeitung. Bd. 10, Heft 1—2, 1907.

93. Meyer P., Untersuchungen über die Flounder in den Haifen, Bodden und Wieken der Ostsee, Zeitschrift für Fischerei, B. XXXIX, 1, 1941.

94. McIntyre A. D., The Food of Halibut from North Atlantic Fishing Grounds, Marine Research., No. 3, 1952.

95. Morris R. W., Some Considerations Regarding the Nutrition of Marine Fish Larvae., Journ. du Conseil, Vol. XX, No. 3, 1955.

96. Neubaur R., Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna im Stettiner Haff und seinen Nebengewässern. Zeitschrift für Fischerei, B. XXXII, 1934.

97. Neuchaus E., Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässern. IV Untersuchungen über die Plötze, Zeitschrift für Fischerei, B. XXXIV, Heft 1, 1936.

98. Ogilvie H., Observations on the food of post larval herring from the scottish coast fisheries, Scotland Sci. Invest, No. 1, 1927.

99. Ricker W. E., Production and utilization of fish populations, Ecological Monographs, Vol. 16, No. 4, 1946.

100. Schiemenz P., Die Nahrung unserer Süßwasserfische, Die Naturwissenschaften, Bd. 12, H. 26, 1924.

101. Schilde W., Das Wachstum der Plötze (*Leuciscus rutilus* L.) in norddeutschen Seen, Zeitschrift für Fischerei, Bd. XXIV, H. 4, 1936.

102. Scheibourn I. E., The feeding habits of plaice postlarvae in the Southern Bight, Journ. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom, Vol. XXXII, No. 1, 1953.

103. Solein, Causes of rich and poor yearclasses of Herring, Rep. on Norveg. Fish and Marine Invest., Vol. VII, No. 2, 1942.

104. Wiborg K. F., Investigations on Cod Larvae in the Coastal Waters of Northern Norweg, Rep. on Norveg. Fishery and Marine Investig., Vol. IX, No. 3, 1948.

105. William C., Bechman, Changes in growth rates of fishes following reduction in population densities by winterkill, Trans. Amer. Fisch. Soc., 78, 1948.

106. Wundsch H. H., Das Wachstum des Bleis (*Abramis brama* L.) in den Seen der Oberspree und Dahme. Zeitsch. für Fischerei B. XXXVII, H. 4, 1939.

ON THE EFFECT OF FEEDING CONDITIONS ON A FISH POPULATION

M. V. ZHELTENKOVA

The aim of this paper is to determine in what form and, if possible, to what extent the feeding conditions affect the abundance of a fish population and the catch.

The available facts show that in young fishes the feeding conditions determine survival and growth rate; in adult fishes they determine fecundity, time of sexual maturation and rate of growth, i. e. the abundance and the biomass of a fish population and, in the long run, the catch.

The specific feeding conditions of a species in a water body have formed in the course of evolutionary development as an adaptation to the utilization of particular food organisms; these conditions are also governed by the intra- and interspecific food relationship of fishes, the food resources, and the hydrological conditions in the water body.

In analysing the effect of feeding conditions on a population of fishes a special notice should be taken of their ability to select food objects and to change over from one food item to another as well as of the phenomenon of compensating growth at different stages of development.

An estimate is given showing that in 1939 the catch of Caspian roach in the northern Caspian Sea was about 40% less due to the worsening of feeding conditions of this fish resulting in a decrease in the rate of growth of adult fishes; in the Asov Sea in 1950—1951 the catch of bream was about 30% less due to the same cause.

The specific feeding conditions of fishes should be taken into account in catch forecasting and in fisheries regulations.

Some terms are discussed in the paper, among them «availability» and «preference» of food organisms; «abundance» and «stock»; «food resources», «feeding», «feeding conditions» and «food supply».
