

597.0+577.472

**МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЫБ ПИЩЕЙ  
В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ**

М. В. ЖЕЛТЕНКОВА

Обеспеченность рыб пищей рассматривается как один из существенных моментов, определяющих их численность. Об актуальности этого вопроса свидетельствует и последнее совещание по динамике численности рыб, на котором многие доклады были посвящены влиянию обеспеченности пищей на формирование рыбной продуктивности морей [69].

Обеспеченность пищей во многих случаях позволяет понять причины, обуславливающие видовую численность и особенности роста рыб, численность популяций и колебания численности отдельных поколений того или иного вида в одном водоеме [27, 30, 51].

Сущность проблемы численности по Риккеру [64] заключается в выяснении степени влияния различных факторов внешней среды на величину популяции рыб. В связи с этим решение вопроса об обеспеченности рыб пищей должно помочь понять закономерности формирования рыбных богатств водоемов, дать возможность прогнозировать состояние запасов промысловых рыб и указать пути наиболее рационального использования природных ресурсов водоемов.

Термин «обеспеченность пищей», введенный в советскую ихтиологическую литературу Г. В. Никольским [55, 56], получил в последнее время широкое распространение.

Однако по существу этот вопрос привлекал внимание исследователей издавна. Особенно большое внимание уделялось ему в озерном и прудовом хозяйстве. Исследования датской школы (Блевад, Петерсен, и др.) представляют собой тщательнейшую разработку вопросов, связанных с обеспеченностью рыб пищей. Бэр, считавший, что в водоеме может водиться только такое количество рыб, «которое может найти себе пропитание», связывал богатство водоемов с обеспеченностью рыб пищей. В частности, разбирая вопрос о якобы происходящем вымирании моллюсков Каспийского моря, Бэр [5] полагал, что моллюски Каспия не вымирают, а, наоборот, представлены многочисленными, ныне живущими видами и что нет причин «отнимать у наших детей и внуков надежду есть икру». Считая моллюсков основной пищей осетра, Бэр непосредственно связывал (употребляя современную терминологию) видовую численность осетра с обеспеченностью его пищей.

По Г. В. Никольскому [55, 56], обеспеченность пищей определяется не только количеством и качеством доступного корма, но и возможностью его усвоения. Г. С. Карзинкин [39] дополняет это положение, связывая понятие «обеспеченность пищей» с понятием «удовлетворение потребностей питающегося организма», таким образом, выраже-

ние «обеспеченность рыб пищей» представляет собой краткую формулировку выражения «обеспеченность потребностей рыб в пище».

Представляется, что исходя из такой формулировки, мерой «обеспеченности пищей» должно быть различие между потребной рыбе и реально используемой ею пищей.

Об обеспеченности рыб пищей судят по состоянию популяции рыб: численности, темпу роста, упитанности, изменчивости признаков и т. п., по характеру кормовых ресурсов водоема \* и по условиям нагула \*\*.

Обеспеченность рыб пищей значительно колеблется, поскольку условия нагула рыб, от которых в основном зависит обеспеченность их пищей, чрезвычайно лабильны и подвержены пространственным и временным изменениям в зависимости от гидрологических условий (температуры, солености), пищевых отношений рыб и др. [76, 19, 26, 71].

Понятие «обеспеченность рыб пищей» комплексное, представляющее функцию по крайней мере трех величин: кормовых ресурсов водоема, потребности рыб в пище и условий, обеспечивающих удовлетворение этих потребностей. Поэтому судить о величине обеспеченности пищей рыб какого-либо водоема на основании только одного из этих показателей недостаточно.

Методики получения показателей обеспеченности рыб пищей весьма разнообразны. По существу все основные показатели, получаемые при исследовании биологического состояния популяции рыб и кормовых ресурсов водоемов, привлекаются для суждения об обеспеченности рыб пищей.

Приводить все эти методики невозможно да и нецелесообразно, поскольку это уже сделано в специальных исследованиях и в инструкциях. Поэтому мы остановимся здесь только на показателях обеспеченности пищей, связанных с особенностями питания рыб и использования ими кормовой базы, ограничиваясь в других случаях лишь ссылкой на соответствующие инструкции. Попытаемся, прежде всего, оценить, что дает тот или иной показатель для решения вопросов, связанных с проблемой динамики численности рыб и в какой мере достоверны выводы, сделанные на основании полученных разными методиками показателей. В настоящей работе использована отечественная литература. Зарубежная литература, как уже отмечалось [24], вопросами влияния питания на численность рыб и обеспеченности их пищей в естественных водоемах специально не занимается, принимая, что питание играет определяющую роль. Зарубежные работы посвящены либо вопросам питания рыб, либо кормовым ресурсам водоемов [65].

#### **ПИТАНИЕ, ТЕМП РОСТА И УПИТАННОСТЬ РЫБ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ИХ ПИЩЕЙ**

Изучение питания, темпа роста и других биологических показателей состояния популяции рыб важно не столько само по себе, сколько в связи с проблемой численности рыб.

При этих работах пользуются экологическими методиками с привлечением результатов экспериментальных исследований.

Изучают питание рыб в естественных условиях на основании содержимого кишечного тракта с привлечением данных об экологии рыб и их кормовых организмов и экспериментальных данных об эффективном

\* Кормовые ресурсы водоема — совокупность всех животных и растительных организмов, населяющих водоем, и продукты их распада; кормовая база рыб — организмы, непосредственно используемые рыбами в пищу. Только часть кормовых ресурсов водоема составляет кормовую базу рыб [65].

\*\* Условия нагула или условия откорма — комплекс условий, обеспечивающий питание рыб, т. е. наличие кормовой базы определенного состава и величины, пищевые взаимоотношения рыб и гидрологические условия [24].

действию кормов и физиологии питания. При разборе содержимого устанавливают вес и количество экземпляров отдельных организмов, их встречаемость, визуально (в баллах) определяют степень наполнения желудков, оценивают значение отдельных организмов, учитывают количество пустых желудков, вычисляют частные и общие индексы наполнения и другие показатели [65]. При исследовании содержимого кишечного тракта очень важно определять размеры съеденных организмов. Это дает возможность в дальнейшем выделить из кормовых ресурсов водоема организмы, составляющие кормовую базу рыб, и более глубоко проанализировать избирательную способность, пищевую конкуренцию, пищевую пластичность и активность рыб.

Все эти моменты, как показали исследования А. А. Шорыгина [76], непосредственно влияют на условия питания, а вместе с тем и на обеспеченность рыб пищей. Состав пищи и величина индекса наполнения позволяют при изучении питания судить об обеспеченности рыб пищей.

Однако делать это надо осторожно, так как данных об эталонах потребностей рыб в естественных условиях у нас еще недостаточно. Поэтому, помимо данных о характере питания, для суждения об обеспеченности рыб пищей надо привлекать и другие показатели. Так, Г. В. Никольский [55, 56] предложил пользоваться для этого количеством пищевых компонентов. Узкий пищевой спектр рассматривается как показатель хорошей обеспеченности пищей, широкий — как плохой. Однако в некоторых случаях, например для воблы [19, 21], узкий пищевой спектр является не результатом богатства кормовой базы и высокой обеспеченности пищей, а, наоборот, следствием бедной и однообразной фауны, ведущей к снижению интенсивности питания воблы. Поэтому, чтобы судить об обеспеченности пищей по количеству компонентов, следует привлекать и другие данные, в частности индексы наполнения желудков и характеристику кормовой базы. М. И. Шатуновский [75], определяя обеспеченность пищей салаки, пользовался процентным содержанием в пище основного компонента. Чем выше его содержание, тем выше обеспеченность пищей. Однако и этот показатель в отдельности имеет ограниченное применение. Поэтому М. И. Шатуновский пользовался им в сочетании с данными о разнокачественности популяции.

Чаше всего об обеспеченности рыб пищей судят по темпу их роста. Действительно, темп роста рыб является результирующей обеспеченности их пищей. Он зависит от всех биотических и абиотических условий, способствующих использованию кормовой базы рыбами. Методике изучения темпа роста рыб посвящено специальное руководство [74]. Однако судить об обеспеченности пищей только на основании стандартных данных о темпе роста недостаточно. Темп роста позволяет лишь констатировать обеспеченность пищей в предшествующие годы, сам же механизм обеспеченности пищей остается невскрытым. Неизвестно, что же в конечном счете определило изменение темпа роста рыб — обилие пищи, гидрологические условия или изменение численности потребителей, т. е. их конкурентные отношения. Перспективны в этом отношении детальные исследования прироста рыб в пределах ограниченных отрезков времени. Так, Н. И. Чугунова [73], опираясь на данные о кормовой базе, показала различие обеспеченности пищей воблы, обитающей в разных участках Северного Каспия, и выявила влияние этой обеспеченности на скорость созревания рыб.

К. А. Земской [29, 30] в свою очередь удалось показать связь темпа роста леща Северного Каспия с обеспеченностью его пищей. В качестве показателя обеспеченности пищей в одном случае автор использовала величину всей кормовой базы леща [29], в другом — количество пищи, приходящееся на одну особь [30]. Годовые колебания темпа роста леща и тарани, обитающих в Азовском море, также соответствуют

условиям их нагула [22, 26]. Показателями условий нагула служили показатели питания (величина индексов наполнения кишечника, состав пищи, наличие в ней высококолотрийных организмов) и показатели кормовой базы (общие бимассы кормовых организмов и количество кормовых организмов, приходящееся на одну особь).

Об обеспеченности рыб пищей судят также на основании их упитанности и жирности. Однако работы Г. Е. Шульмана [78] и Д. А. Шубникова [77] показывают, насколько осторожно надо подходить к оценке обеспеченности пищей по этим показателям. Нарращивание веса, накопление и перераспределение жира в различных органах рыбы зависят не только от внешних условий — притока пищевых веществ, но и от внутренних закономерностей, выработавшихся в процессе эволюционного развития. При недостаточной обеспеченности пищей рост в длину прекращается, однако накопление жировых веществ, необходимых для формирования половых продуктов, продолжается.

#### **МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РЫБАМИ КОРМОВОЙ БАЗЫ В СВЯЗИ С ЧИСЛЕННОСТЬЮ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ И МИГРАЦИЯМИ РЫБ**

Представления о кормовой базе рыб нельзя составить только на основании изучения кормовых ресурсов водоема. Необходимо знать также и особенности использования этих кормовых ресурсов рыбами.

Действительно, наличие в водоеме тех или иных организмов дает основание судить лишь о возможных, но не о реально существующих условиях обеспеченности пищей рыб, населяющих этот водоем. Богатые кормовые ресурсы водоема могут быть расположены в местах с неподходящим для рыб гидрологическим режимом: несоответствующей соленостью, температурой, глубиной. Так, в собственно Азовском море большая часть моллюсков и червей оказывается недоступной молодому лещу из-за высокой солености в местах их обитания [22, 40, 68]. В Беринговом море [53] основные массы кормовых организмов не могут быть использованы камбалой из-за низкой температуры воды. В конце пятидесятых годов масса моллюсков Северного Каспия оказалась недоступной воле из-за повышения солености [67].

С другой стороны организмы, казалось бы вполне пригодные для питания рыб, на самом деле недоступны этим рыбам в силу своих конституциональных особенностей (величины, покровов, ядовитости) и поведения (скорости движения, пользования убежищами) [4].

Причины такой недоступности кормовых организмов в естественных условиях закономерны. Явление это имеет самые разнообразные формы, что и проиллюстрировано множеством примеров [4, 50, 76]. Взаимосвязь пищевых организмов и потребляющих их рыб, т. е. связь жертвы и хищника, ведет к возникновению у пищевых организмов защитных приспособлений, делающих их недоступными или ограниченно доступными рыбам. Именно поэтому, помимо учета кормовых ресурсов водоема, необходимо знать, что рыбы фактически используют в пищу, а об этом в первую очередь можно судить по результатам вскрытия их желудков.

Пользуясь общепринятыми методиками, определяют кормовую базу рыб. Для этого тщательно исследуют кормовые ресурсы водоема, т. е. его планктон, бентос, рыбное население и детрит [3]. Планктонные и бентосные организмы подразделяются на организмы, составляющие кормовую базу тех или иных рыб на разных стадиях их развития, и на некормовые организмы. Изучив питание рыб и установив роль того или иного организма в пище, выделяют пищевые организмы. При этом, разбирая пробы, чрезвычайно важно определять стадии развития и размеры организмов, составляющих планктонное и донное население водоема. Постановка такой работы дает возможность получить пред-

ставление о динамике кормовой базы рыб. А. П. Кусморская [45] выявила многолетнюю динамику кормовой базы планктоноядных рыб Черного моря; И. Н. Старк [68] — динамику кормовой базы бентосоядных рыб Азовского моря. Я. А. Бирштейн и Н. Н. Спасский [2], Л. Г. Виноградов [8], А. К. Саенкова [66] определяли годовые изменения кормовой базы бентосоядных рыб Каспийского моря. Аналогичные работы проведены многими исследователями для промысловых рыб наших внутренних морей и открытых частей океана [9, 12, 38, 46, 53, 54, 70]. Определение мощности кормовой базы промысловых рыб позволяет в сочетании с данными о потребности рыб в пище ориентировочно представить мощность запаса рыб.

Кормовую базу и ее использование рыбами в связи с проблемой обеспеченности пищей исследуют также и при изучении распределения и миграций рыб.

Общеизвестно, что распределение и миграции рыб определяются условиями, пригодными либо для нереста и развития молоди, либо для нагула. Естественно, что в период нагула решающим фактором является распределение и мощность скоплений пищевых организмов.

При разведке новых рыбопромысловых районов исследуют распределение кормовых ресурсов водоема — его планктона и бентоса.

Общее представление о питании тех или иных рыб, сложившееся в настоящее время в ихтиологической литературе, позволяет выделить организмы, составляющие кормовую базу рыб, или, по крайней мере, исключить не кормовые организмы.

Сведения о распределении кормовой базы рыб дают возможность сосредоточить поиск самой рыбы в местах нагула, на наиболее перспективных участках обследуемого района. Связь распределения рыб в период их откорма с кормовыми организмами в наших внутренних морях — Черном [47], Азовском [11], Каспийском [16, 19, 41, 76] и в открытых морях и океанах — Баренцевом и Норвежском морях [28, 49, 51], в Тихом океане, водах Южной Атлантики [70] безусловно существует, но этот вопрос еще требует детальных исследований.

Все эти исследования основываются на точных данных о кормовой базе и о питании рыб. В частности, Н. В. Лебедев [47] и В. П. Воробьев [11] разведку рыбы основывали на определении областей выедания рыбами кормовых организмов, а в дальнейшем Н. В. Лебедев [48] и Н. С. Новикова [59, 60] предложили судить об устойчивости скоплений на основании величин суточных рационов рыб.

Исследования Б. П. Мантейфеля [50] и С. Г. Зуссер [33, 34] показывают, что не только горизонтальное, но вертикальное распределение рыб объясняется распределением их кормовых организмов.

Освоение кормовой базы и величина площади нагула не только влияют на размещение рыб в нагульный период, но и являются одним из основных факторов эволюции, определяющих мощность популяции того или иного вида. Ю. Ю. Марти [51] связывает величину запаса сельдей в различных морях с протяженностью их миграций. Г. В. Никольский [57] одним из моментов, определяющих численность рыб, считает величину освоенного ими нагульного ареала. Г. Н. Монастырский [52] также считает, что ареал нагула наряду с нерестовым ареалом определяет численность популяции. Т. Ф. Дементьева [69], дифференцируя это положение, отмечает, что численность популяции в водоеме в процессе формирования его населения зависит от общего количества кормовых ресурсов. Но ежегодные колебания численности поколений в большинстве случаев определяются изменениями биомассы планктона, обеспечивающей выживание рыб на ранних стадиях развития.

Наиболее мощны по численности и темпу роста популяции плотвы, которые размножаются в предустьевых пространствах и нагуливаются

на опресненных морских участках, наиболее богатых кормовыми объектами, в первую очередь моллюсками [18]. Таким образом, кормовая база не только определяет общую мощность популяции, ее изменения вызывают колебания их численности и весового запаса.

Все это говорит о том, что исследования кормовой базы и использования ее рыбами необходимы. Результаты этих исследований имеют как практическое (установление оптимального размера улова и разведка распределения рыб), так и теоретическое значение (понимание закономерностей эволюционного процесса и формирования численности рыб).

#### АМПЛИТУДА ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЫБ ПИЩЕЙ

В последнее время появился ряд работ, рассматривающих связь амплитуды изменчивости отдельных признаков рыб с характером питания и степенью обеспеченности их пищей.

Авторы этих работ исходят из положения Г. В. Никольского, принявшего эту изменчивость, как результат приспособлений к изменению кормовой базы [56].

Исследование амплитуды колебаний длины, веса и скорости развития карпа, нагуливающегося в прудах с различной кормовой базой [62, 63], показало, что у хорошо обеспеченных кормом карпов коэффициент вариации признаков значительно ниже, чем у плохо обеспеченных. В первом случае он равен 14—25%, а во втором превышает иногда 60%. То же наблюдается и в отношении длины тела и скорости развития. При понижении обеспеченности пищей развитие особей происходит неравномерно.

По Г. В. Никольскому и В. А. Пикулевой [58], в Москве-реке обитает три группы пескарей: короткоусые, среднеусые и длинноусые. Пескари разных групп могут держаться на одном участке и входить в одну пробу. При низкой и средней обеспеченности пищей характер питания пескарей разных групп различен как по видовому составу, так и по широте спектра, а при высокой — сходен\*.

По мнению А. В. Чепурнова [72], амплитуда изменчивости количества пилорических придатков у норвежской сельди и балтийской салаки связана с обеспеченностью их пищей в период формирования пилорических придатков (показателем обеспеченности пищей служит темп роста). У особей, растущих медленно, амплитуда изменчивости количества пилорических придатков была наибольшей, у особей, растущих быстро — наименьшей. М. И. Шатуновский [75], предполагая возможную причину образования весенней и осенней рас балтийской салаки в обеспеченности пищей, выделял среди годовиков (на основании строения чешуи) особей, относящихся к той и другой расе. Оказалось, что площади нагула разных рас расположены на различных глубинах. Это позволяет виду осваивать большие нагульные площади. Используя в качестве показателя обеспеченности пищей процентное содержание (по весу) основного компонента, М. И. Шатуновский делает вывод,

\* Оценкой обеспеченности пищей служила степень накормленности рыб  $\frac{P}{l}$  отношение веса пищевого комка ( $P$ ) к длине ( $l$ ). Показатель  $\frac{P}{l}$  идентичен индексу наполнения кишечника  $\frac{P}{Q}$ ,

где  $P$  — вес пищи,  $Q$  — вес рыбы.

Получение его технически проще, так как в этом случае не надо взвешивать рыбу, по в отличие от обычного индекса, выражающего конкретную величину, количество пищи, приходящееся на единицу веса рыбы (1 г, 100 г или 10 кг рыбы в зависимости от способа вычисления индекса), этот показатель является условной величиной.

что при лучшей обеспеченности пищей коэффициент вариации длины годовиков салаки уменьшается.

Все эти исследования показывают, что при понижении обеспеченности рыб пищей возрастает амплитуда изменчивости их признаков. Критерием здесь обычно служат особенности питания, характеризующиеся разными показателями. Только Г. Д. Поляков использует в качестве критерия обеспеченности рыб пищей кормовую базу водоема [62, 63].

Изучение амплитуд изменчивости популяций при разных условиях, давая дополнительный критерий, позволяющий судить об обеспеченности рыб пищей, показывает, как влияют условия нагула на формирование биологических и морфологических признаков и каким образом смягчается напряженность внутривидовых отношений.

#### ИЗУЧЕНИЕ ПОТРЕБНОСТЕЙ РЫБ В ПИЩЕ

Судить об обеспеченности рыб пищей в естественных условиях можно по сравнительным эталонам. Эти эталоны могут быть в свою очередь получены только на основании учета потребностей рыб в пище. Вместе с тем потребность рыб в пище дает представление о степени использования кормовых ресурсов водоема и позволяет, как уже было отмечено, хотя бы в общих чертах оценить величину популяции рыб, населяющих водоем.

Наиболее точные представления о потребности рыб в пище дают экспериментальные работы, позволяющие устанавливать количества необходимых для основного обмена и для роста организма пищевых веществ. Основные положения здесь сводятся к тому, что потребность в пище у разных видов и разных возрастных групп одного вида различна и зависит от особенностей кормовых организмов, температуры воды и ряда других факторов [6, 7, 39].

По Г. Г. Винбергу [6], съеденная рыбами пища тратится на основной обмен и рост согласно формуле:

$$P = 1,25 (П + T),$$

где  $P$  — рацион за определенный срок;

$П$  — прирост, г;

$T$  — траты на основной обмен.

Расход пищевых веществ на обмен у всех видов и всех возрастных групп внутри вида одинаков и выражается, по Г. Г. Винбергу [6] и В. С. Ивлеву [35], формулой:

$$Q = 0,3 W^{0,8},$$

где  $W$  — вес рыбы.

Таким образом, чтобы рыба не погибла от голода, пища должна обеспечить ей приток энергии хотя бы равной  $Q$ . Все, что рыба съедает сверх этого количества, идет на рост. Следовательно, темп роста зависит от количества пищи. Однако эта зависимость сохраняется лишь до известных пределов. Г. С. Карзинкин [39] установил, например, что при избыточном кормлении карпа хирономусом он проходил через кишечник карпа совершенно не подвергаясь перевариванию и оставаясь живым.

В. С. Ивлев [36] предложил метод и разработал модель оценки обеспеченности пищей рыб — планктофагов, исходя из баланса «прихода — расхода» энергии, поступающей с пищей. Оценка обеспеченности пищей основывается на функциональной связи плотности корма, суточного рациона, расхода на обмен и прирост рыб. Низкие концентрации пищи, по мнению В. С. Ивлева, ведут к снижению рационов,

голоданию и гибели организмов. Один из наиболее точных методов определения потребностей рыб в пище — исследование азотистого обмена [44].

В прудовом хозяйстве и рыбхозах вопрос об оптимальном рационе и желательном темпе роста рыб подвергается глубокому всестороннему обсуждению: определяется плотность посадки рыбы, количество корма и удобрение прудов.

Данных, позволяющих судить о потребности морских промысловых рыб в пище, очень мало. Вопрос об эталонах нормального питания и нормального роста морских рыб чрезвычайно слабо разработан. Обычно исследователи, не говоря о потребности рыб в пище, сразу же переходят к вопросу о хорошей или плохой обеспеченности пищей в конкретных условиях (в тот или иной год, в том или ином водоеме или участке водоема).

Хотя эталоны, характеризующие нормальную обеспеченность пищей, не приводятся, они на самом деле подразумеваются. Каждый исследователь имеет общее представление о том, какой должна быть та или иная популяция в нормальных, вернее в оптимальных условиях, т. е. тогда, когда удовлетворены все ее потребности, в том числе и потребности в пище. Полученные на конкретном материале данные исследователь сравнивает (хотя об этом прямо и не говорится) с показателями, характерными, по его мнению, для оптимального состояния популяции.

Если же автор хочет дать, например, оценку обеспеченности пищей в разные годы, он может сделать это, только установив (хотя бы для себя), какие показатели в пределах рассматриваемого ряда отражают хорошую, среднюю или плохую обеспеченность пищей.

Лишь в последнее время стали появляться работы, где прямо даются количественные показатели, которые можно использовать для характеристики потребностей или степени удовлетворения потребностей морских рыб в пище в естественных условиях. Так, Р. М. Павловская [61] показала, что в северо-западной части Черного моря при плотности планктона менее 1 тыс. экз./м<sup>3</sup> у личинок хамсы были пустые кишечника, при плотности более 5—6 тыс. экз./м<sup>3</sup> количество пищи резко возросло и наконец при 10—14 тыс. экз./м<sup>3</sup> достигало максимума. Дальнейшее увеличение плотности планктона (до 28 тыс. экз./м<sup>3</sup>) положения не меняло. По К. И. Вонокову [10], в водоемах дельты Волги максимальная интенсивность питания личинок волбы наблюдается при концентрации пищевых организмов свыше 200—250 тыс. экз./м<sup>3</sup>, личинок леща — при концентрации более 225—275 экз./м<sup>3</sup>, личинок судака — при 25—35 тыс. экз./м<sup>3</sup>. И. И. Николаев [54] считает, что при плотности лимнокалянуса менее 50—70 тыс. экз./м<sup>3</sup> салака Балтийского моря перестает им питаться и переходит на потребление мизид и амфипод.

Прямыми показателями потребностей рыб, на основании которых выносятся суждения об обеспеченности их пищей в естественных условиях, могут являться как количество питательных веществ, необходимых, согласно формуле Г. Г. Винберга, рыбам при максимальном темпе роста, так и рацион и индексы, устанавливаемые в аквариальных условиях при избыточном кормлении. Так, качество нагула молоди леща длиной 3—4 см в Таганрогском зал. в 1955 г. и в Дону в 1951 и 1953 г. было оценено нами на основании величин индексов наполнения кишечных трактов. Последние сравнивались с индексами наполнения кишечника молоди в прудах Аксайской экспериментальной базы, для которой экспериментальными работами было установлено, что индекс 70—150 ‰ характеризует удовлетворительные условия нагула [23].

Обычно же, чтобы судить об обеспеченности рыб пищей, приходится прибегать к косвенным показателям, определяющим эти потребно-



сти и на основании их находить эталоны хорошей и плохой обеспеченности. Таким показателем, в частности, является амплитуда изменчивости популяций (см. выше).

При суждении об обеспеченности пищей по характеру питания эталоном служит характер питания популяции при хороших условиях нагула. Если нет сравнительного материала из того же водоема, используют данные для других водоемов.

Так, чтобы решить была ли достаточно обеспечена пищей речная камбала Балтийского моря в 1948 и 1949 г., характер ее питания сравнивали с характером питания речной камбалы из Баренцева моря [20]. Для решения вопроса о степени обеспеченности пищей тарани Азовского моря в 1950 г. характер ее питания сопоставляли с характером питания воблы Северного Каспия в 1935 г., когда состояние популяции воблы (численность и темп роста) было достаточно удовлетворительным [22].

Исходным положением при определении обеспеченности рыб пищей по характеру их питания является положение о типичной пище рыб [18, 65]. Под типичной разумеют пищу, обеспечивающую существование вида или подвида в водоемах определенного типа, при типичном составе кормовой базы и ихтиофауны.

Типичный характер питания определяют, исходя из анатомо-физиологических особенностей рыб и состояния популяции рыб при разных условиях существования. Например, типичный характер питания воблы был установлен на основании характера питания, темпа роста и численности представителей вида *R. tutilus* в водоемах различного типа. Одним из эталонов хорошего состояния популяции плотвы было принято считать достижение плотвой к пяти годам длины 21 см [18].

Зная типичное для данного вида питание и учитывая отклонения от него в конкретных условиях, можно предположить вероятный темп роста рыб и их численность в том или ином водоеме. Но такое предположение еще не может служить окончательным выводом, так как данных в этой области пока мало, их еще только собирают.

При исследовании ряда проблем, связанных с оценкой величины возможного вылова рыб и акклиматизационными работами, бывает необходимо установить потребность в пище рыб, обитающих в водоеме. Ее определяют на основании годовых рационов или кормовых коэффициентов запаса или улова рыб и данных об их распределении.

Фактические рационы известны для малого числа рыб, и обычно приходится пользоваться рассчитанными рационами.

А. А. Шорыгин [76], изучая питание и пищевые отношения рыб, на основании экспериментальных данных ряда исследователей принял, что годовой рацион рыб, потребляющих моллюсков, в 23 раза превосходит вес этих рыб; рацион рыб, потребляющих червей, ракообразных и рыбную пищу, — в 9 раз. Рацион рыб со смешанным питанием определялся по соотношению тех и других компонентов. Исходя из потребностей рыб в пище и биомассы пищевых организмов, А. А. Шорыгин определил напряжение пищевой конкуренции и сделал вывод о силе конкуренции. Сопоставив биомассы рыб и их корма, он смог судить об обеспеченности пищей рыб Каспийского моря.

Анализ темпа роста, упитанности, питания и кормовой базы осетровых различных морей позволил А. А. Шорыгину сделать вывод об относительно малой пищевой обеспеченности осетровых Каспийского моря. Этот вывод подтвердил целесообразность акклиматизации нереис и синдесмии, предложенной Л. А. Зенкевичем и Я. А. Бирштейном. [32].

В 1951 г. для рыб Азовского моря по их годовым рационам было определено необходимое количество пищи и отдельных пищевых организмов [22, 25]. На основании продукции донных организмов [68] был

подсчитан коэффициент использования корма. Оказалось, что в 1951 г. этот коэффициент равнялся 0,27, т. е. был ниже, чем в 1935 г., когда он был равен 0,4 [11].

Е. А. Яблонская [79] при определении потребностей в пище рыб Азовского моря употребляла кормовые коэффициенты 10 (для планктонных) и 30 (для бентосоядных рыб). Исходя из продуктов планктонных и бентосных организмов и кормовых коэффициентов рыб, Е. А. Яблонская получила возможную рыбную продукцию. Сопоставив возможную и фактическую продукцию, она показала, что в период 1950—1951 гг. рыбы Азовского моря чрезвычайно интенсивно использовали планктон, использование бентоса было значительно меньшим.

Б. М. Медников для определения количества пищи, потребной лососевым северо-западной части Тихого океана, применил формулу балансового равенства, выведенную Г. Г. Винбергом [6], т. е.  $P = 1,25 (П + T)$ . Оказалось, что лососевые съедают менее 5% общей годовой продукции зоопланктона.

Б. М. Медников делает вывод, что нерациональный вылов лососевых может привести к освобождению кормовой базы и к развитию малоценных рыб — конкурентов лососевых.

Вопрос о потребности морских рыб в пище чрезвычайно важен: он дает возможность составить правильное суждение об обеспеченности их пищей. Однако эта область требует дальнейших экспериментальных исследований, так как данных здесь получено еще очень мало.

#### НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ НА ПРИМЕРЕ БЕНТОСОЯДНЫХ РЫБ АЗОВСКОГО МОРЯ

При изучении питания и использования кормовой базы бентосоядными рыбами Азовского моря пришлось детально проанализировать вопрос об обеспеченности их пищей. Это было вызвано тем, что сделанный Е. А. Яблонской [79] вывод о малом использовании бентосоядными рыбами бентоса Азовского моря в 1950—1951 гг. противоречил показателям плохой обеспеченности пищей леща. В 1950—1951 гг. индекс наполнения кишечника леща, особенно старших возрастных групп, оказался значительно ниже, нежели в 1935 г., когда питание леща изучал В. П. Воробьев. Вместе с тем в пище леща увеличилось значение моллюсков. Это дало основание предположить, что условия откорма леща в 1950—1951 гг. были плохими. В дальнейшем это предположение подтвердилось понижением биомассы бентоса на Железинской банке, где откармливается лещ старших возрастов, и понижением среднего веса леща [22, 25]. Оказалось, что, несмотря на хорошую обеспеченность пищей бентосоядных рыб в 1950—1951 гг., обеспеченность пищей леща — наиболее важной в то время из бентофагов промысловой рыбы — была низкой.

Для определения обеспеченности пищей леща и других бентосоядных рыб была найдена разница между количеством пищи, потребной рыбам при нормальных, точнее хороших условиях и количеством пищи, потребленной рыбами в условиях 1950—1951 гг.

Количество потребной рыбам при нормальных условиях пищи было определено на основании годовых рационов, рассчитанных по А. А. Шорыгину [76]. Потребленная пища была учтена при помощи индексов наполнения кишечника. Применительно к лещу индексы использовали в виде поправки к потребной пище, применительно к другим рыбам — в качестве исходных величин.

Для леща различных возрастных групп была определена абсолютная величина дефицита корма, оказавшаяся в 1951 г. равной суммарно для всей популяции леща 895,5 тыс. ц. Эти данные были проверены вычислением дефицита биомассы леща [25], возникшем в результате

понижения в 1951 г. (по сравнению с 1935) темпа его роста. Дефицит биомассы леща в 1951 г. выразился в 60 тыс. ц. Частное от деления дефицита корма на дефицит биомассы леща оказалось равным 14,9. Соизмеримость этой величины с кормовыми коэффициентами, определенными для других рыб, подтвердила рациональность величины дефицита корма. Подробная методика расчета дана в специальных статьях [22, 25], поэтому здесь приведен только его результат.

Данных для получения абсолютных величин обеспеченности пищей других видов рыб не было, однако анализ состава их пищи дал некоторое представление об относительной степени этой обеспеченности.

В табл. 1 показано использование кормовой базы отдельными видами рыб по разовому потреблению и по годовым рационам.

Ниже приведены исходные данные, не включенные в таблицу годовые рационы и уловы рыб в 1951 г.

	Улов, тыс. ц.	Годовые рационы*
Лещ . . . . .	80,7	15
Тарань . . . . .	77,0	23
Рыбец . . . . .	5,0	16
Осетровые . . . . .	13,9	16
Бычки . . . . .	194,1	21

\* Годовой рацион — количество пищи, съеденное рыбой за год. Он представляет собой отношение веса съеденной рыбой пищи к весу рыбы.

Произведение частных индексов на улов рыб дает взвешенные частные индексы — условные единицы, характеризующие разовое потребление пищи рыбами, т. е. количество тех или иных организмов, находящихся в какой-то условный момент в желудках всех выловленных рыб.

По этому расчету лещ съел 5,1% всей пищи, потребленной донными рыбами, тарань — 11,4, бычки — 79,1.

Подсчет величин использования кормовой базы на основании годовых рационов дал иное соотношение: при нормальных, вернее оптимальных условиях лещ должен был съесть 15,6% всего корма, а бычки — 55,8.

Сопоставление величины использования кормовых организмов по индексам и по годовым рационам показывает, что в условиях 1951 г. лещ и тарань использовали кормовую базу менее интенсивно, а бычки более интенсивно, чем это было бы при нормальных условиях.

Из расхождения интенсивности использования кормовой базы отдельными видами рыб, вычисленной по индексам и по годовым рационам, был сделан предварительный вывод, что в 1951 г. обеспеченность пищей бычков была относительно выше, чем леща.

Как уже было сказано, в 1951 г. обеспеченность пищей леща, особенно старших возрастных групп, была низкой, что нашло отражение в большом дефиците корма и понижении среднего веса леща. Совершенно по другому обстояло дело с бычками. Условия нагула бычков, в частности бычка-кругляка [43], были в 1951 г. хорошими: индекс наполнения желудка был высоким, кругляк рос хорошо и был хорошо упитанным.

Из таблицы можно также сделать вывод, что в 1951 г. была хорошей и обеспеченность пищей осетровых. Тарань была несколько хуже обеспечена пищей, чем осетровые, но все же лучше, чем лещ.

Этот вывод находит подтверждение и в других показателях. В. А. Костюченко [42] отмечает, что упитанность осетра в 1952 г., очевидно, вследствие усиленного потребления им корбуломи (в 1951 г.) повысилась. Условия нагула тарани в 1951 г. также были достаточно

Таблица 1

## Использование бентосоядными рыбами кормовой базы Азовского моря в 1951 г.

Кормовые организмы	Частые индексы, ‰					Разовое потребление корма, усл. ед.						Потребление корма по индексам, %					Потребление корма по годовым рационам, %				
	лещ	тарань	рыбец	осетро- вые	бычки	лещ	тарань	рыбец	осетро- вые	бычки	все рыбы	лещ	тарань	рыбец	осетро- вые	бычки	лещ	тарань	рыбец	осетро- вые	бычки
Кардиум	3,6	9,2	1,8	2,2	34,6	290,5	708,4	9,0	30,6	6712,4	7750,9	3,7	9,1	0,1	0,4	86,7	12,6	21,0	0,4	0,4	65,6
Монодакна	6,3	—	14,8	—	—	508,4	—	74,0	—	—	582,4	87,4	—	12,6	—	—	87,4	—	12,6	—	—
Гидробия	0,3	61,6	1,8	—	0,5	24,2	4774,0	9,0	—	97,0	4904,2	0,5	97,4	0,1	—	2,0	0,8	98,2	0,3	—	0,7
Синдесмия	1,3	0,4	—	19,9	74,6	104,9	30,8	—	278,0	14472,4	14886,1	0,7	0,2	—	1,8	97,3	3,1	0,6	—	2,3	94,0
Корбуломия	1,8	3,4	0,3	41,3	66,9	145,3	261,8	1,5	569,9	12978,6	13957,1	1,0	1,9	0,01	4,1	92,99	4,4	5,0	0,04	4,86	85,7
Нереис	1,0	0,2	2,2	3,6	14,8	80,7	15,4	11,0	50,0	2871,2	3028,3	2,6	0,5	0,4	1,6	94,9	10,4	1,6	1,4	1,9	84,7
Нефтис	0,4	—	—	18,5	0,2	32,2	—	—	264,1	38,8	335,1	9,5	—	—	79,0	11,5	26,2	—	—	65,4	8,7
Гипания	2,0	—	—	—	—	161,4	—	—	—	—	—	100,0	—	—	—	—	100	—	—	—	—
Гаммариды	0,01	0,001	—	5,8	0,82	0,8	0,1	—	80,6	159,1	240,6	0,3	0,03	—	33,4	66,27	1,9	0,1	—	38,8	59,2
Корофины	0,07	0,06	2,5	—	0,07	5,6	4,6	12,5	—	13,6	36,3	15,6	12,8	34,6	—	37,0	22,9	13,3	52,4	—	11,4
Кумацен	0,9	0,02	0,3	0,03	0,02	72,6	1,5	1,5	0,4	3,9	79,9	91,0	1,8	1,8	0,5	4,9	95,2	1,5	1,8	0,3	1,2
Остракоды	12,5	1,7	8,5	—	0,04	968,4	130,9	42,5	—	7,8	1149,6	84,2	11,3	3,8	—	0,7	88,8	7,3	3,7	—	0,2
Рыба	0,2	—	0,7	29,05	15,0	16,0	—	3,5	403,1	2910,0	3332,6	0,5	—	0,1	12,1	87,3	2,4	—	0,4	14,9	82,3
Все орга- низмы	33,3	77,0	36,6	123,2	213,2	2663,1	5929,0	183,0	2112,8	41322,0	52209,9	5,1	11,4	0,3	4,1	79,1	15,6	24,3	1,1	3,2	55,8

благоприятными, хотя и хуже, чем в 1950 г. [22]. Основой такой оценки послужило сравнение индексов наполнения кишечника тарани в 1950—1951 гг. и воблы Северного Каспия в 1935 г., когда состояние популяции воблы было хорошим.

Таким образом, вывод об обеспеченности рыб пищей, который был сделан на основании определенной по индексам и годовым рационам разницы в интенсивности использования кормовой базы разными ви-

Таблица 2  
Показатель обеспеченности пищей рыб в 1951 г.

Рыба	Использование корма по индексам	Использование корма по рационам	Показатель обеспеченности пищей	Состояние популяции
Лещ	5,1	15,6	0,33	плохое
Тарань	11,4	24,3	0,47	среднее
Рыбец	0,3	1,1	0,27	нет данных
Осетровые	4,1	3,2	1,3	хорошее
Бычки	79,1	55,8	1,4	хорошее

Примечание. В качестве показателя обеспеченности пищей разных видов рыб берется отношение использования корма по индексам к использованию корма по годовым рационам.

дами рыб, нашел свое подтверждение в темпе роста и сравнительной оценке условий питания (табл. 2). Хорошая обеспеченность характеризуется показателями свыше единицы, плохая — ниже единицы.

Как видно из таблицы, обеспеченность пищей соответствует состоянию популяции рыб.

Таблица 3  
Показатели обеспеченности пищей леща и перкарины

Вид	Место и время наблюдения	Суточный рацион (в % к весу рыбы)		Показатель обеспеченности пищей	Автор
		В естественных условиях	В аквариуме или рассчитанный		
Лещ молодь	Пруд Аксайской базы, июнь, 1956 г.	19,50	38,4	0,51	М. В. Желтенкова
взрослый	Таганрогский залив, июль, 1953 г.	5,00	9,0	0,55	"
Перкарина	Таганрогский залив, июль, 1953 г.	7,04	6,5	1,03	И. П. Канаева [37]

Примечание. Для молоди леща суточный рацион определяли в аквариуме, для взрослых леща и перкарины рассчитывали по А. А. Шорыгину на основании годового рациона и сезонного хода питания.

Показателем обеспеченности рыб пищей по степени их нагула может служить также соотношение величины суточного рациона, полученного в естественных условиях [59, 60] и определенного в аквариальных условиях или рассчитанного по способу А. А. Шорыгина [76].

Как видно из табл. 3, показатель обеспеченности пищей молоди леща в пруду Аксайского рыбхоза и взрослого леща в Таганрогском

зал. был низким, показатель обеспеченности пищей перкарины — высоким.

Это подтверждает и состояние популяций рыб. В 1953 г. лещ рос лучше, чем в 1951 г., но хуже, чем в 1935 г. Состояние популяции перкарины (по И. П. Канаевой) было удовлетворительным.

### **ВЛИЯНИЕ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ПИЩЕЙ НА ЧИСЛЕННОСТЬ, ТЕМП РОСТА И УЛОВ РЫБ**

В программном докладе [15] отмечено, что «ограничение пищевой обеспеченности популяции вызывает уменьшение численности преимущественно на ранних стадиях развития. У молодых и взрослых рыб недостаток корма может вызывать напряжение во внутривидовых отношениях и влиять на рост рыб».

Многочисленные примеры тому приведены в ряде работ, в том числе и в работах автора [24, 27].

Здесь хотелось бы еще раз остановиться на некоторых наиболее показательных в этом отношении исследованиях.

Детально исследовано влияние обеспеченности пищей на численность хамсы. Т. Ф. Дементьева [14] наблюдала выживание личинок азовской хамсы в зависимости от различных факторов. В качестве показателей обеспеченности пищей были использованы состав содержимого кишечного тракта личинок хамсы, индексы наполнения, темп роста личинок и характер их кормовой базы. Автор устанавливает, что личинки хамсы обладают высокой пищевой пластичностью и что в 1952 и 1953 г. обеспеченность их пищей была достаточной, а численность пополнения определяло главным образом выживание эмбрионов в зависимости от кислородного и температурного режима. Но в 1954—1955 гг. обеспеченность пищей молоди хамсы вследствие резкого уменьшения продуктивности Азовского моря ухудшилась. Это повлекло за собой гибель значительной части личинок и резкое снижение общего запаса хамсы.

Т. В. Дехник [17] в 1957—1958 гг. провела детальные исследования причин смертности черноморской хамсы на ранних этапах развития и пришла к заключению, что наибольшая смертность наблюдается в эмбриональный период и в период желточного питания. Переход на активное питание не ведет к повышению смертности личинок, так как пищи в море достаточно. П. И. Грудинин [13] изучал выживание личинок хамсы в Азовском море в 1958—1959 гг. Об обеспеченности пищей он судил по величине кормовой базы (количеству науплиальных и других стадий развития копепода) и по числу питающихся личинок хамсы. П. И. Грудинин сделал вывод, что основным фактором, определяющим урожайность молоди хамсы, является состояние кормовой базы в период нереста.

Таким образом, на примере личинок хамсы можно видеть, что факторы, определяющие численность хамсы, в разные годы различны. Однако решающим фактором в ряде случаев оказывается обеспеченность личинок пищей.

Обеспеченность пищей влияет на темп роста взрослых рыб и, соответственно, на их улов. Недостаточная обеспеченность пищей воibly Северного Каспия и леща Азовского моря [25, 27], вызванная уменьшением кормовой базы и сужением ареала самих рыб в связи с гидрологическим режимом, приводила в некоторых случаях к снижению улова на 25—35%.

Обеспеченность пищей влияет не только на характер роста отдельных поколений, но и на видовые особенности их роста. На примере речной камбалы Балтийского моря чрезвычайно четко выявляется

связь особенностей ее роста в процессе онтогенеза с обеспеченностью пищей особей различных возрастных групп.

Изучение питания камбалы показало [20], что состав ее пищи по мере роста меняется — мелкая камбала питается ракообразными, а

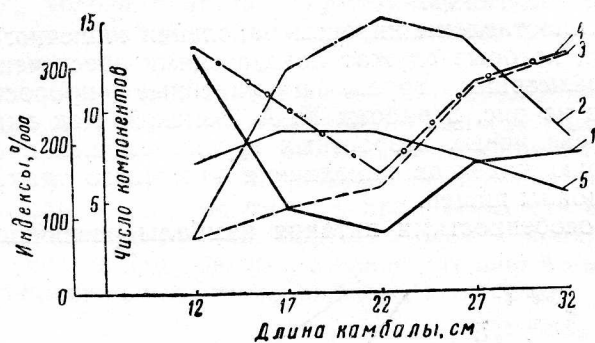


Рис. 1. Показатели обеспеченности пищей речной камбалы Балтийского моря в 1948—1949 гг.:  
 1 — общий индекс наполнения кишечного тракта камбалы в районе Вентспилс-Лиепая, 1948 г.;  
 2 — количество компонентов в пище камбалы в районе Вентспилс-Лиепая, 1948 г.;  
 3 — общий индекс наполнения кишечника камбалы в районе Клайпеды, 1949 г.;  
 4 — то же с поправкой на белок;  
 5 — количество компонентов в пище камбалы в районе Клайпеды, 1949 г.

при достижении длины 22 см она переходит на потребление моллюсков. Пища крупной (более 25 см) камбалы состоит почти из одних моллюсков. Характер питания камбалы, конкурентные отношения ее в различных возрастах с другими представителями ихтиофауны Балтийского моря и анализ обеспеченности пищей камбалы различного размера позволили заключить, что камбала длиной 20—24 см наименее обеспечена пищей. На рис. 1 показана характеристика обеспеченности камбалы пищей по трем показателям: индексам наполнения кишечного тракта, калорийности пищи и количеству компонентов. Все показатели подтверждают плохую обеспеченность пищей камбалы длиной до 20 и свыше 24 см. Это выражается в понижении величины индексов наполнения желудков и калорийности пищевого комка и в повышении количества компонентов пищи. Камбала длиной до 20 и свыше 24 см оказалась лучше обеспечена пищей.

Это дало основание предположить, что темп роста камбалы длиной более 25 см окажется выше темпа роста камбалы длиной 20—24 см, что и было подтверждено исследованиями К. А. Земской [31]. Изучение темпа роста камбалы поколений 1952 и 1953 г. методом обратного расчисления показало, что наибольший линейный прирост наблюдается у камбалы на 2-м году жизни, затем прирост уменьшается, а в возрасте 5 лет снова увеличивается (рис. 2).

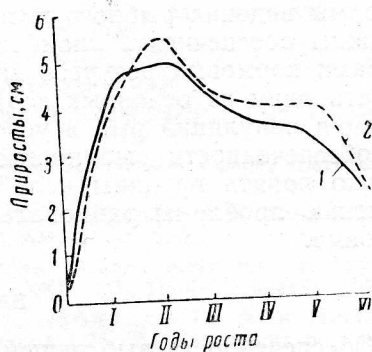


Рис. 2. Кривая темпа роста камбалы средней части Балтийского моря: (рис. 1 из статьи К. А. Земской, [31])  
 1 — поколение 1952 г.;  
 2 — поколение 1953 г.

Анализ приростов разных возрастных групп по их средним размерам, проведенный К. А. Земской на массовом материале за несколько лет, подтвердил эту закономерность. Автор отмечает, что камбала достигает длины 20—22 см к четверем годам и что характерная кривая роста камбалы объясняется переходом ее по достижении длины 22—24 см на потребление моллюсков.

На рис. 3 сопоставлены индексы наполнения кишечного тракта камбалы в 1948 г., которые служат показателями обеспеченности пищей ее разных размерных групп, и линейные приросты рыбы в 1948 г., взятые из рис. 2 работы К. А. Земской. Как видно из рис. 3, кривая роста различных возрастных групп камбалы в 1948 г. точно отражает кривую индексов наполнения кишечного тракта, т. е. обеспеченность камбалы пищей.

В связи с особенностями питания камбалы различных возрастных

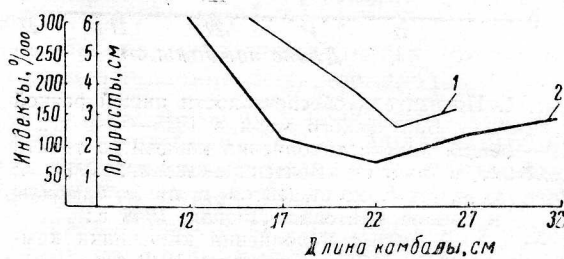


Рис. 3. Соотношение обеспеченности пищей и линейных приростов речной камбалы в районе Вентспилса в 1948 г.:

- 1 — приросты камбалы (данные К. А. Земской);  
2 — индексы наполнения кишечника камбалы.

групп и богатством Средней Балтики моллюсками было предложено [20] увеличить промысловый размер камбалы, так как установленный изымал из популяции особей до их перехода на питание моллюсками. «Формы ведения рыбного хозяйства и в первую очередь рыболовства» должны обеспечивать «наиболее полное использование промысловыми рыбами кормовых ресурсов водоема» [1, 15] — так можно сформулировать одну из основных задач рыбохозяйственной науки. Анализ состояния популяций рыб и условий их нагула дает возможность судить об обеспеченности рыб пищей, а это в свою очередь позволяет не только понять причины колебания численности рыб, но и подойти к решению проблемы рационального использования природных ресурсов водоема.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обеспеченность рыб пищей служит отправной точкой для определения естественной смертности, рационального рыболовства, напряженности внутри- и межвидовых отношений, рационального возрастного и видового состава промысловой ихтиофауны, акклиматизационных работ и т. д. При прогнозах выживания молоди, численности поколения, темпа роста и возможного улова определение обеспеченности рыб пищей является одним из основных компонентов работы.

При решении сложных вопросов — определении естественной смертности, оценке запаса и формы его использования и т. д. — необходимо, чтобы вывод о величине обеспеченности пищей был абсолютно надежным. Он должен основываться на всех четырех показателях — пищевых потребностях, кормовой базе, питании и состоянии популяций рыб,



включая показатели амплитуды изменчивости популяций. Для прогнозирования величины запаса прежде всего надо знать изменения кормовой базы личинок и характер их питания. Затем, после того как установлена связь между кормовой базой взрослых рыб, ее использованием и выходом рыбной продукции (численность, темп роста, улов), можно прогнозировать условия нагула (кормовую базу и питание), качественное состояние рыб в популяции и значение его в формировании промыслового стада.

Вопрос об обеспеченности рыб пищей приобрел в настоящее время особую остроту не только из-за колебаний запасов рыб, но и в связи с необходимостью решать, в какой мере в каждом отдельном случае природные (космические, океанографические и биологические) и социальные факторы влияют на рыбную продуктивность водоемов. Только глубокое понимание причин, определяющих в конкретных случаях тот или иной уровень запасов рыб, а следовательно и вылова, позволит разработать рациональные основы рыбного хозяйства.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального ведения рыболовства. Тр. совещ. по динамике численности рыб. АН СССР. М., 1961.
2. Бирштейн Я. А. и Спасский Н. Н. Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. Сб. акклиматизация нереис в Каспийском море. МОИП. Вып. 33. (XLVIII), М., 1952.
3. Богоров В. Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в морях (планктон и бентос). Изд-во Главсевморпути. Вып. 18. М., 1947.
4. Борущкий Е. В. О кормовой базе рыб. Тр. ИМЖ. Вып. 13. М., 1959.
5. Бэр К. Отчет второй за 1854 г. Исследование о состоянии рыболовства в России. Т. II. Спб., 1860.
6. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Научн. тр. Белорусского Гос. ун-та. Минск, 1956.
7. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Изд. АН БССР. Минск, 1960.
8. Виноградов Л. Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. Тр. ВНИРО. Т. 38. Вып. 1. М., 1959.
9. Виноградов М. Е. Распределение зоопланктона в западных районах Берингова моря. Тр. Всесоюзн. гидробиолог. об-ва. Т. 7. М., 1956.
10. Воноков И. К. Питание личинок воблы, леща и судака в водоемах дельты Волги. Аннотации к работам КаспНИРО. Сб. II. Астрахань, 1960.
11. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. АзчерНИРО. Вып. 13. Симферополь. Крымиздат, 1949.
12. Гейнрих А. К. О продукции копепода в Беринговом море. ДАН СССР. Т. III. М., 1956.
13. Грудинин П. И. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок хамсы. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
14. Дементьева Т. Ф. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. Тр. ВНИРО. Т. XXXIV. М., Пищепромиздат, 1958.
15. Дементьева Т. Ф., Марти Ю. Ю., Моисеев П. А. и Никольский Г. В. О закономерностях динамики популяций рыб. Тр. Совещания по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
16. Державин А. П. Севрюга. Биологический очерк. Изв. Бакинской ихтиолог. лаб. Т. I. Баку, 1922.
17. Дехник Т. В. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. Тр. Севастопольской Биолог. ст. Т. XIII. М., Изд. АН СССР, 1960.
18. Желтенкова М. В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* L. «Зоолог. журн.» Т. XXVIII. Вып. 3. 1949.
19. Желтенкова М. В. Откорм воблы на морских пастбищах в зависимости от состава донной фауны и ихтиофауны. Тр. ВНИРО. Т. XVIII. М., 1951.
20. Желтенкова М. В. Речная камбала (*Pleuronectes flesus trachurus* Dunkl) как основной потребитель моллюсков Балтийского моря. Тр. ВНИРО. Т. XXVI. М., 1954.

21. Желтенкова М. В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях. Тр. Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд. АН СССР, 1955.
22. Желтенкова М. В. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря. Тр. ВНИРО. Т. XXXI. М., Пищепромиздат, 1955.
23. Желтенкова М. В. Оценка показателей интенсивности питания рыб (индексы наполнения кишечника и суточные рационы). Аннотация к работам, выполненным ВНИРО в 1956 г. Сб. 1, М., 1958.
24. Желтенкова М. В. О влиянии условий откорма на популяцию рыб. Тр. ВНИРО. Т. XXXIV. М., 1958.
25. Желтенкова М. В. Изучение использования кормовой базы на примере питания рыб Азовского моря. Тр. Океанографической Комиссии. Т. 10. Вып. 4. Биология моря. М., 1960.
26. Желтенкова М. В. Условия нагула леща, тарани и рыбака в Азовском море при зарегулированном стоке реки Дона. Вопр. ихтиол. Т. 1. Вып. 1. (18). 1961.
27. Желтенкова М. В. Обеспеченность пищей вида, популяции и поколения у рыб. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
28. Зацепин В. И. и Петрова Н. С. Питание промысловых косяков трески в южной части Баренцева моря (по наблюдениям 1934—1938 гг.). Тр. ПИНРО. Вып. 5. М.-Л., Пищепромиздат, 1939.
29. Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. Тр. ВНИРО. Т. XXXIV. М., 1958.
30. Земская К. А. О влиянии нагула и численности производителей на величину потомства каспийского леща. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
31. Земская К. А. Рост рыб в популяции с незначительной амплитудой колебания численности. Вопр. ихтиол. Т. 1. Вып. 4 (21). 1961.
32. Зенкевич Л. А. Теоретическое обоснование. Сб. Аклиматизация нерис в Каспийском море. МОИП. Вып. 33 (XLVIII). М., 1952.
33. Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции пелагических рыб. Тр. ВНИРО. Т. 36. М., 1958.
34. Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. Тр. ВНИРО. Т. 44. М., 1961.
35. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955.
36. Ивлев В. С. Метод оценки обеспеченности рыб пищей. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
37. Канаева И. П. Перкарина как конкурент в питании промысловых рыб Азовского моря. «Рыбное хозяйство» № 2, 1957.
38. Канаева И. П. Распределение планктона в Атлантическом океане по тридцатому меридиану в апреле—мае 1959 г. Сб. Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М., 1960.
39. Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952.
40. Карпевич А. Ф. Экологическое обоснование прогноза изменения ареалов рыб и состава ихтиофауны при осолонении Азовского моря. Тр. ВНИРО. Т. XXXI. Вып. 2. М., 1955.
41. Комарова И. В. Питание леща в Северном Каспии. Тр. ВНИРО. Т. XVIII. М., 1951.
42. Костюченко В. А. Биология и состояние промысла осетровых рыб Азовского моря перед зарегулированием стока рек. Тр. ВНИРО. Т. XXXI, № 2, М., 1955.
43. Костюченко В. А. Распределение бычка-кругляка в Азовском море в связи с распределением его кормовой базы. Тр. АзчерНИРО. Т. XVI. М., 1955.
44. Кривобок М. Н. Значение изучения обмена азота у рыб для рыбоводной практики. Тр. Совещ. по физиологии рыб. М., 1958.
45. Кусморская А. П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. Тр. Всесоюзного гидробиологического об-ва. Т. VI. М., Изд. АН СССР, 1955.
46. Кусморская А. П. Зоопланктон фронтальной зоны Северной Атлантики весной 1958 г. Сб. Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М., 1960.
47. Лебедев Н. В. Способ нахождения концентрации осетровых рыб в северо-западной части Черного моря, «Рыбное хоз-во» № 9, 1936.
48. Лебедев Н. В. О возможности определения степени устойчивости промысловых скоплений воблы в период ее откорма. Вестник МГУ № 2, 1950.
49. Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцевом море. Тр. ПИНРО. Т. VII. М.-Л., Пищепромиздат, 1941.
50. Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. Вопр. ихтиол. Вып. 13, 1959.
51. Марти Ю. Ю. Миграция и проблема обеспеченности пищей морских рыб. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
52. Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. Тр. ВНИРО. Т. XXI. М., 1952.

53. Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море. «Океанология». Т. 1. Вып. 2, 1961.
54. Николаев И. И. Планктон как фактор распределения и продуктивности планктоноядных рыб Балтийского моря. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
55. Никольский Г. В. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. IV. Вып. 1. М., 1949.
56. Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Изд. АН СССР, 1953.
57. Никольский Г. В. О теоретических основах работ по динамике численности рыб. Тр. Конференции по вопр. рыбн. хоз-ва. М., Изд. АН СССР, 1953.
58. Никольский Г. В. и Пикулева В. А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. «Зоол. журн.». Т. XXXVII. Вып. 7. 1958.
59. Новикова Н. С. Определение суточного рациона воблы Северного Каспия непосредственно в море. Вестник МГУ № 5. 1951.
60. Новикова Н. С. Поведение воблы Северного Каспия на местах откорма. «Вопр. ихтиол.». Вып. 7. 1956.
61. Павловская Р. М. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. Тр. АзчерНИРО. Вып. 17. Керчь, 1958.
62. Поляков Г. Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголетков карпа. «Зоол. журн.». Вып. 3. 1958.
63. Поляков Г. Д. Приспособительное значение изменчивости признаков и свойств популяции рыб. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
64. Риккер Ц. Э. Краткая история развития теории динамики численности популяции рыб в странах Западной Европы и Северной Америки. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
65. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М., Изд. АН СССР, 1961.
66. Саенкова А. К. Сезонная динамика бентоса Северного Каспия. Тр. КаспНИРО. Т. 15. М., 1959.
67. Сергеева А. И. Об измельчании северокаспийской воблы. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
68. Старк И. Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море. Тр. АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1. Ростовское книжное изд-во, 1960.
69. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
70. Хромов Н. С. Распространение планктона и питание сардинеллы в районе Дакара (Восточная Атлантика). «Рыбное хоз-во» № 1, 1960.
71. Цеев Р. Я. К вопросу о ежегодных колебаниях питания пикши Мурманского побережья. Тр. Мурманского биологич. ин-та 2 (6). М.-Л., Изд. АН СССР, 1960.
72. Чепурнов А. В. О связи изменчивости количества пилорических придатков у разных форм атлантической сельди с обеспеченностью их пищей. Вестник МГУ № 6, 1960.
73. Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Тр. ВНИРО. Т. XVIII. М., 1951.
74. Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд. АН СССР, 1958.
75. Шатуновский М. И. Некоторые особенности питания молоди салаки Рижского залива. Научные доклады Высш. шк. Биолог. науки № 1. Гос. изд. «Высшая школа», 1961.
76. Шорьгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.
77. Шубников Д. А. Некоторые особенности линейного роста атлантико-скандинавской сельди в летний период. Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд. АН СССР, 1961.
78. Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в теле рыб. Успехи современной биологии. Т. 49. Вып. 2. 1960.
79. Яблонская Е. А. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек. Тр. ВНИРО. Т. XXXI. Вып. 1. М., 1955.

# METHODS OF STUDYING THE AVAILABILITY OF FOOD FOR FISH WITH REFERENCE TO THEIR ABUNDANCE

by M. V. Zheltenkova

## SUMMARY

The availability of food is one of the major factors governing the abundance of fish. To make judgement of it many methods and modes based on the estimate of the fish populations, food resources in the water body and feeding conditions in it, are used. The conclusions on the availability of food for fish used in the fishery practice should be as complete as possible and be based on the said indices and knowledge of food requirements of fish. The level of availability of food should be checked up by the character of feeding, growth rate, abundance of fish, and other characteristics denoting the state of the population.