

639.3.045+597—1

**О БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТОИМОСТИ РЫБ РАЗНОГО  
ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ***(О выборе рыб для аквакультур и акклиматизации)*

А. Ф. Каревич

**ВВЕДЕНИЕ**

Переход от экстенсивных к интенсивным формам ведения рыбного хозяйства требует пересмотра устоявшихся, традиционных взглядов на понятия «ценные и малоценные рыбы», беспозвоночные и другие водные организмы. Ценность разных рыб часто определяется по несравнимым показателям: одних ценят за вкусовые качества, других — за высокую жирность или отсутствие жира (диетические рыбы), третьих — в зависимости от вкусов местного населения (например, на Каспии сом считается несъедобным, а вобла ценной рыбой) и т. д.

Конечно, имеются объективные методы оценки качества рыб по их биохимическому составу (по количеству жира и белка). По этим показателям часто и определяют ценность и товарную стоимость рыб. Однако при этом обычно не учитывается «биологическая стоимость гидробионтов». Какое же содержание мы вкладываем в это понятие?

Известно, что водные организмы, питающиеся растительными и животными кормами, в водоеме занимают разные трофические уровни: фитофаги — второй, зоопланктофаги и зообентофаги — третий, хищники — четвертый и пятый. Энергетические траты на обмен веществ, развитие и рост потребителя тем выше, чем дальше отстоит он от первичного звена. Гидробионты четвертого и пятого трофических звеньев наиболее с этой позиции «биологически дорогие». Поэтому естественен вывод, что наиболее экономичны и «дешевы» рыбы-фитофаги, зоопланктофаги и бентофаги, а наименее — хищники.

Однако трофические связи позволяют рассмотреть только одну сторону такого диалектически противоречивого единства, каким является процесс обмена веществ, а именно: траты энергии и материи в пищевых цепях. Но имеется другая сторона обменных процессов — созидание, формирование и рост живого организма, а также скорость накопления органического вещества в организме\*. Все эти элементы и позволяют оценить величину и скорость оплаты затраченного на развитие организма корма.

\* Накопление органического вещества популяцией в данной статье не рассматривается.

Таким образом, можно выделить три элемента, по которым возможно оценить продуктивность консументов:

а) наращивание органического вещества консументами разных трофических уровней (рост массы тела);

б) траты кормов на построение единицы веса (массы) организмов и популяций;

в) скорость оплаты организмом кормовых затрат, т. е. определение этапа развития особи, на котором наиболее выгодно снимать урожай гидробионтов.

У рыб некоторых видов темп весового роста невелик, но они быстро созревают; рыбы других видов растут долго и достигают большого размера и веса. Не всегда просто определить, какие из них более продуктивны и выгодны в разных условиях обитания.

При переходе на интенсивные формы ведения рыбного хозяйства (товарное рыбоводство, аквакультуры, акклиматизация и пр.), организация которого требует больших капиталовложений и огромных усилий, приходится подбирать состав промысловой фауны из наиболее биологически и хозяйственно выгодных объектов. Г. П. Померанцев еще в 1949 г. рекомендовал отбирать рыб для озерных хозяйств по степени их промысловой выгоды, которую оценивал по величине и периоду интенсивного весового роста рыб. Мы пытаемся определить сначала биологическую выгоду разных рыб, а затем и промысловую. Особенно важен этот вопрос в настоящее время при разработке научных основ реконструкции фауны крупных озер и морских бассейнов с меняющимся гидрологическим режимом.

Во многих бассейнах условия жизни ценных аборигенов (проходных и полупроходных рыб) ухудшились, и их численность уменьшилась. Их место в пищевой цепи экосистем водоемов стали занимать мелкие рыбы (тюлька, килька, атерина, бычки и др.) с низкой товарной ценностью, но, по-видимому, биологически более «дешевые». Однако объективной их оценки нет. Поэтому так важно найти объективные показатели сравнительной продуктивности и «биологической стоимости» рыб, избранных для аквакультур, товарного выращивания, а также акклиматизации и реконструкции фауны водоемов.

#### **СОМАТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РЫБ РАЗНОГО ТРОФИЧЕСКОГО УРОВНЯ**

Кормовые ресурсы являются важнейшей частью органического вещества — «переменного капитала» водоемов — его «оборотный капитал». От утилизации и скорости оборачиваемости этого «капитала» зависит и «прибыль», т. е. отдача ценного продукта в виде уловов рыб и других водных организмов.

Освоение и оплата кормов зависит в свою очередь от потребителей: их активности, темпов накопления массы тела (сомы) и от длительности биологического цикла всех организмов, включенных в пищевую цепь.

В процессе жизнедеятельности организма питательные вещества, поступающие извне, направляются по двум основным каналам: на энергетические траты и на прирост массы тела (весовой рост). Последний процесс и отражает характер оплаты пищевых трат, которые часто обозначаются кормовыми коэффициентами (см. стр. 48). Поскольку рост — свойство живого организма, то в природных условиях, оплату кормовых трат можно получать только в наиболее биологически рациональный период жизненного цикла особи, во всяком случае, после выполнения ею основных функций — воспроизведения потомства. Длительность же созревания и скорость накопления сомы у отдельных видов

неодинакова и, кроме того, многие из них занимают разный трофический уровень в пищевых цепях водоемов, а потому и общая «биологическая стоимость» половозрелых особей весьма различна.

В свете изложенного становится ясным, что в понятие «биологическая стоимость» рыб (гидробионтов) входят не только траты корма на единицу веса особи, но и величина и скорость накопления ею массы тела (весовой рост), а также скорость возможной отдачи этой массы в виде полезной человеку продукции.

Сравнивая рыб по этим показателям (по тратам и отдаче), можно более обоснованно подойти к определению биологической выгоды отдельных аборигенных форм и форм, рекомендуемых для акклиматизации (в целях натурализации) и реконструкции фауны естественных водоемов.

При выборе форм для товарных хозяйств и аквакультур требования к объекту выращивания более скромные. Наиболее важным показателем рентабельности может быть темп весового роста особи и величина оплаты корма в единицу времени (КК). При этом продукция может быть получена на любой стадии выращивания культивируемого объекта: по достижении им «порционного» веса, в период наиболее интенсивного роста и часто на стадии до половозрелости.

Требования, предъявляемые к скорости оплаты кормов гидробионтами, определяют разницу при выборе рекрутов для натурализации и аквакультур. Поскольку рост особи очень важен для обоих методов интенсификации хозяйства, остановимся ниже на весовом их росте и попытаемся определить сравнительный коэффициент продуктивности (СКП) особей рыб с разным характером питания и разным периодом созревания.

СКП — это показатель, получаемый в результате сравнения средних годовых приростов веса особи любых рыб за период их созревания и сравнение длительности этих периодов. Этот показатель позволяет сразу оценить соматическую продуктивность рыб с разным темпом роста и созревания.

Например, вобла созревает за 3 года и прибавляет в среднем в год 50 г; лещ — за 5 лет роста и созревания прибавляет в среднем в год 120 г. Из соотношения этих величин ( $120 \times 3 : 50 \times 5$ ) следует, что лещ продуктивнее воблы в 1,4, а не в 2,4 раза, если сравнить их средние годовые приросты ( $120 : 50$ ) без учета скорости созревания.

Путем составления этих соотношений можно легко определить СКП любых двух рыб, но принимаем для расчета следующий порядок. Из рыб, объединенных в климатические и трофические группы, выделяем представителя с наиболее слабым весовым ростом и принимаем его за «эталон» и по отношению к этой рыбе-эталонону расчисляем СКП остальных рыб (табл. 1—4).

Г. П. Померанцев (1949) определяет сравнительную оценку рыб в два приема: сначала вычисляет промысловую ценность рыб по коэффициенту  $K$  ( $K = \frac{P}{t} \cdot \frac{1}{t} = \frac{P}{t^2}$ , где  $P$  — вес,  $t$  — время, за которое этот вес получен), а затем коэффициенты различных рыб сравнивает между собой. Конечные результаты наших расчетов и расчетов Г. П. Померанцева идентичны.

Для получения СКП потребовались данные по весовому росту рыб и скорости их созревания. Для упрощения вычисления средний годовой прирост веса половозрелых рыб вычислен без учета специфики роста особи на основных этапах ее развития.

Несмотря на максимальное упрощение задачи, найти в литературе достаточно репрезентативные и синхронные данные по весовому росту, возрасту и скорости созревания даже для промысловых рыб СССР, оказалось сложным. Для большинства мелких непромысловых рыб со-

ответствующих данных нет. В связи с этим подбор рыб для сравнения их весового роста и расчета сравнительного коэффициента продуктивности (СКП) в известной мере является вынужденным.

Сравнение проведено отдельно для пресноводных, проходных, полупроходных и морских рыб, обитающих в водоемах относительно холодной и умеренно-теплой зоны СССР. В кропотливой и трудной работе по подбору данных неоценимую помощь оказал М. А. Кунин. Нами были использованы основные ихтиологические сводки и справочники (Берг, 1948 и 1949; Никольский, 1954; Казанцев, 1963; Чугунова, 1959; Атлас промысловых рыб, 1949 и другие работы). Достоверность и точность приведенных в них данных различна, а потому и наши расчеты сравнительного коэффициента продуктивности (СКП), рассмотренные на отдельных примерах в тексте и табл. 1—6, относительно и требуют дальнейших уточнений.

Удалось сравнить весовой рост у рыб 200 видов, объединив их по характеру питания. Конечно, у большинства рыб питание смешанное, но, исходя из преобладающих компонентов пищи и повадок рыб, мы отнесли их к пяти группам: фитофаги, зоопланктофаги, зообентофаги, пелагические и придонные хищники.

#### ВЕСОВОЙ РОСТ И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ ПРОДУКТИВНОСТИ РЫБ

##### Ф и т о ф а г и (табл. 1)

В ихтиофауне СССР имеется несколько видов растительноядных рыб — это обитатели Амура (белый лещ\*, толстолобик, белый амур) и оз. Севан (храмуля\*\*) и др. Растительноядные рыбы тяготеют к теплым зонам, так как там продолжительнее срок вегетации кормовых растений. Поэтому в водоемах тропических зон число видов рыб фитофагов больше (Индия и Африка, Китай и др.), чем в умеренных и холодных.

В последние годы растительноядные рыбы китайского комплекса были продвинуты советскими учеными из Амура в южные районы страны (Туркмения, Кавказ, Украина, Молдавия и др.), в европейские страны (Венгрия, Польша, Франция и др.), а также в Иран.

##### Ф и т о п л а н к т о ф а г и (табл. 1)

Из табл. 1 видно, что у рыб, обитающих в близких экологических условиях и созревающих примерно в одинаковые сроки, весовой рост неодинаков. Темп весового роста других рыб с неодинаковой длительностью созревания, наоборот, близок. Так, шестилетний половозрелый белый лещ весит около 554 г (среднегодовой весовой прирост 91 г); семилетний толстолобик — 3900 г (среднегодовой весовой прирост — 650—557 г); десятилетняя половозрелая храмуля из оз. Севан — 700 г (среднегодовой весовой прирост — 70 г); четырехлетний донской падул — 112 (среднегодовой весовой прирост — 28 г) и т. д.

Если сравнивать темпы годового увеличения веса, соматическая продуктивность у толстолобика в 6—7 раз, а у храмули — в 3 раза выше, чем у белого леща. Однако сравнивать продуктивность этих рыб только по темпу весового роста невозможно ввиду того, что он получен за разные периоды общего роста особи. По темпу весового роста и полового созревания вычислим сравнительный коэффициент их продуктивности (СКП). Так, соотношение этих величин (лещ за 4 года роста

\* Белый лещ — факультативный фитофаг.

\*\* Латинские наименования рыб приведены в таблицах.



Сравнительная продуктивность половозрелых рыб фито- и детритофагов (СКП)

Рыба	Водоем обитания	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне-годовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Пресные водоемы (эталон — красноперка)								
Красноперка <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Днепр	3	16—19	49	16,3	22	1	1
Подуст <i>Chondrostoma nasus</i>	Дон	4	19—31	91	22,7	9	0,75	1,04
Храмуля <i>Varicorhinus capoeta sevan-gu</i> (F)	Оз. Севан	10—13	20—43	995	99,5—114	3,6	0,23	1,8
Белый лещ <i>Parabramis pekinensis</i>	Амур	6	30—40	554	92,3	5,5	0,5	2,8
Толстолобик		6—7	75	3900	650—557	0,5—0,7	0,5	20—14*
Нуропthalmichthys molitrix		4—7	76	3500	875—500	0,38—0,55	0,43	13*
Белый амур <i>Stenopharingodon idella</i>								
Моря (эталон — смарида)								
Смарида <i>Smaris s. Spicara chryselis</i>	Черное	4—5	8—12	29—36	7,2	50	1	1
Сайка <i>Boreogadus saida</i>	Баренцово (Чешская губа)	5	21	55	11	33	0,8	1,2
Кефали	Черное (Новороссийск)	8	25—27	675	84,3	4	0,5	5,9
Лобан <i>Mugil cephalus</i>		4	15—42	148	37	10	1	5,3
Сингиль <i>Mugil auratus</i>	Черное	4	28	387	96,7	3,6	1	13
Остронос <i>Mugil saliens</i>	Каспий (Туркмения)	4	24—36	140	35	11	1	5
Сайра <i>Cololabis saira</i>	Японское	4	—	300	150	2,4	2	43
Менхеден <i>Brevoortia tyrannus</i>	Атлантика (США)	2	—	300	150	2,4	2	43

II \* СКП этих рыб резко меняется в зависимости от климатической зоны.

прибавляет в год 23 г, а храмуля за 10 лет — 70 г) показывает ( $4 \cdot 70 : 10 \cdot 23 = 1,1$ ), что продуктивность этих рыб практически одинакова или еще очень незначительно продуктивнее храмули. Из подобных соотношений узнаем, что толстолобик продуктивнее храмули в 9,1 раза и т. д. В табл. 1 за эталон принята красноперка и по отношению к ней вычислена СКП других рыб.

#### Зоопланктофаги (табл. 2)

Мы рассмотрели весовой рост 36 видов рыб — зоопланктофагов и рыб, потребляющих преимущественно зоопланктон, а также мелких нектобентических беспозвоночных и личинок рыб.

Эта группа представлена в табл. 2 преимущественно сиговыми холодных пресноводных водоемов и сельдевыми солонатоводных и полусоленых морей.

**Теплая зона.** Моря. Большинство рыб зоопланктофагов Черного, Азовского и Каспийского морей представлены короткоцикловыми мелкими формами. Основная часть популяции тюльки, атерины, шпрота, хамсы, кильки (*Clupeonella delicatula*) созревает в первые два года жизни (вес особи 2—8 г и среднегодовой прирост веса 1—4 г). Для увеличения веса на 1 г требуется от 62 до 365 суток (см. табл. 2).

Рыбы с четырехгодовым половым циклом — каспийский пузанок и аральская шемай — растут интенсивнее короткоцикловых рыб. К моменту созревания особи достигают 130—230 г. Для увеличения веса на 1 г требуется от 6 до 25 суток: темп их весового прироста в 32—56 раз выше, чем у тюльки, но созревание, т. е. скорость оплаты корма, в 2—3 раза меньше. Оценить биологическую продуктивность и полезность в водоеме этих рыб помогает СКП.

За эталон принята тюлька Азовского моря — наиболее короткоцикловая рыба с наименьшим весом особи. Все рыбы с одинаковым с тюлькой периодом созревания (каспийские кильки, хамса, возможно, и перкарин) выгоднее ее в 2—4 раза, а остальные в 14—28 раз. Следовательно, тюлька — наихудшая рыба не только по весовым показателям, но и по сравнительной продуктивности особи (СКП). Основная часть потребленных тюлькой кормов идет на формирование половых продуктов и воспроизведение потомства.

Из-за слабого пресса хищников выживание молоди тюльки в Азовском море высокое и потому она занимает первое место в его ихтиомассе (данные АзНИИРХ). Подавить тюльку можно «массированным ударом»; усилиями промысла (изымать до 70% годовой продукции) и увеличением численности хищника (судака, полосатого окуня и др.).

Следует указать, что длиннополовые рыбы по мере роста переходят на питание более крупными организмами (личинки насекомых и их куколки, мизиды и др.), они меньше тратят энергии на их добычу и поэтому и СКП их в 12—28 раз выше, чем у тюльки.

Интересно сравнить рост шемаи трех морей: Каспийского, Азовского и Аральского. Длительность созревания шемаи в этих бассейнах — 3—4 года. Наилучшие условия нагула у каспийского и азовского стада, но у азовской шемаи средний вес меньше (130 г) и жирность больше, что, по-видимому, обусловлено большим расходом энергии в период длительных нерестовых миграций в верховья Кубани и ее притоков. Аральская шемай размножается в море и ее нерестовые миграции неизмеримо короче. Поэтому, несмотря на худшие условия откорма, вес трех-, четырехлетков достигал 146—176 г, но жирность была меньшей.

**Холодная зона.** Пресные водоемы. В пресноводных и морских водоемах большинство рыб-зоопланктофагов представлено также относительно мелкими короткоцикловыми рыбами, но все же период их полового созревания длиннее, чем у форм южных морей (кроме снетка).

Сравнительная продуктивность половозрелых рыб зоопланктофагов (СКП)

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	среднегодовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Теплая зона								
Пресные водоемы								
Синец *	Оз. Ильмень	5	21	153	31	12	0,4	12,4
Abramis ballerus	Водохранилища	5	25,1	345,5	69,1	5,3	0,4	27,6
Abramis ballerus	Рыбинское	4	28,8	390	97,5	3,7	0,5	48,8
Abramis ballerus	Цимлянское							
Моря (эталон — тюлька)								
Тюлька Clupeonella delicatula delicatula	Азовское	2	6	2,1	1	365	1	1
Килька C. d. caspia	Каспийское	2	6	4,8	2	182	1	2
анчоусовидная Clupeonella engrauliformes		3	11—12	14	4,6	73	0,66	3
Хамса Engraulis encrasicolus maeoticus	Азовское	2	10	8,2	4,1	91	1	4,1
E. e. ponticus	Черное	1—2	11,9	12	6—12	29—62	1—2	6—12
Шпрот Sprattus sprattus phalericus		2	9	9	4,5	75	1	4,5
Песчанка (атеринка) Atherina moschon pontica		2	9	4,5	2,2	166	1	2,2
A.m.p.p. caspia	Каспийское	2	9,5	6,4	3,2	144	1	3,2
A.m. pontica	Аральское	1	6,2	2,4	2,4	155	0,5	2,3

Продолжение табл. 2

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне-годовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Шпрот * <i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	Баренцево	3	18	10	3,3	110	0,66	2,2
Пузанок <i>Caspialosa caspia caspia</i> <i>C. c. tanaica</i>	Каспийское	4	22	130	32,5	11	0,5	16,2
	Азовское	2-3	16	29	14,5	25	1	14,5
	Черное	2	9	9	4,5	75	1	4,5
Шемая <i>Chalcalburnus chalcoides danubicus</i> <i>Ch. Ch. chalcoides</i>	Азовское (Кубань)	4	20,5	130	32	11	0,5	16
	Каспий (Средний и Южный)	4-5	21-25	130-230	32,5-56	6-11	0,5	16-28
	Аральское	3-4	19-20	146-176	50-44	7	0,5	22-25
Сардина <i>Sardinops sagax melanosticta</i>	Японское	2	21	74,8	37,4	9,5	1	37,4
Холодная зона Пресные водоемы (эталон—снеток)								
Снеток <i>Coregonus albula</i>	Оз. Онежское	1	6-10	1	1	365	1	1
Корюшка <i>Osmerus eperlanus eperlanus</i> <i>O. e. dentex</i>	Анадырский лиман	2-3	10-12	4,9	2,4	146	0,5	1,2
		4	17,2	40	10	36	0,25	2,5
Ряпушка (мелкая) <i>Coregonus albula</i> <i>C. sardinella</i>	Оз. Онежское	3	16	25,6	8,5	43	0,33	2,8
	Р. Колыма	6	40	30,6	51	7,2	0,16	8,5
Пелядь <i>C. peled</i>	Р. Колыма	4-5	31,4-38	436-681	109-136	3	0,2	24,4



Сиг чудской <i>Coregonus lavaretus maraenoides</i>	Оз. Чудское	4	40—50	176	46	7,6	0,25	11
Сыртъ <i>Vimba vimba vimba</i>	Р. Волхов	5	25—30	240	48	7,4	0,2	9,6
Омуль <i>Coregonus autumnalis</i>	Р. Енисей	8	40	675	84	3,6	0,12	10,5
<i>C. a. migratorius</i>	Северный Байкал	6	30—35	375	62	5,8	0,16	10,3
Сиг озерный проходной <i>C. lavaretus lavaretoides</i>	Оз. Онежское	7	37—41	800	114	3,0	0,14	16
Синец <i>Abramis ballerus</i>	Оз. Ильмень	4	19—24	93	23	15,7	0,25	5,7
Уклея <i>Alburnus alburnus</i>	Оз. Белое (Вологодская обл.)	3	12,2	13,4	4,3	73	0,33	1,4
Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>		3	15	28—40	9—13	39,6	0,33	3—4
Хариус <i>Thymallus arcticus</i>		4	30—35	142	36	11	0,25	9
	П-ов Канин							

Моря (эталон — песчанка)

Песчанка <i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	Баренцево	3	18	10	3,3	110	1	1
Мойва <i>Mallotus villosus villosus</i>		3	19	16,9	5,6	73	1	1,8
Сельдь беломорская <i>Clupea harengus maris-albi</i>	Белое (Кандалакшский залив)	3—4	21	26,1—55,3	8,7—18,4	40—26	1	4,2
чешско-печорская <i>Cl. h. pallasii n. suworowi</i>	Карское	4—5	17—24	57—78	15,6—16,8	22	0,6	2,9
тихоокеанская (нерестовая) <i>Cl. h. pallasii</i>	Берингово	2—3	26,5	125	41,6	73	1—1,5	16
Салака <i>Ch. h. membras</i>	Балтийское	3	15,4	24,1	8,0	43	1	2,5

В пресных водоемах севера за наиболее короткий период созревания (1 год) наименьшего веса достигает снеток (1 г). Другие рыбы: мелкая ряпушка Онежского озера, ряпушка из р. Колымы — растут интенсивнее, но и период их созревания удлиняется до 3—6 лет. Рыбы с трехгодовым периодом созревания (корюшка, ряпушка, уклея, елец) в среднем в год прибавляют 6,5 г; рыбы с четырехгодовым половым циклом (азиатская корюшка, пелядь, сырть, чудской сиг и др.) — 50 г, а с шести—восьмигодовым циклом (ряпушка рек Колымы, омуль, озерный сиг) — 78 г.

Рассмотрим СКП отдельных рыб, избрав эталоном снетка — рыбу с наиболее коротким жизненным циклом. Самой невыгодной из рыб пресных водоемов является уклея: за три года ее вес достигает 13—14 г, а СКП всего в 1,4 раза выше, чем у снетка, но она менее жирна и вкусна. Преимущества корюшки из Онежского озера и азиатской ряпушки, уклеи, ельца, синца перед снетком невелики: их СКП равен 1,2—5,7; продуктивность сигов, омулей, пеляди заметно выше: от 10 до 24. Сравнительная продуктивность сигов и омуля очень близка — около 10, несмотря на разные условия жизни, продолжительность полового цикла и среднегодовые приросты веса.

Наиболее продуктивны пелядь и проходной озерный сиг. Эти рыбы заслуживают особого внимания при рыбоводных и акклиматизационных мероприятиях. Ряпушкой из рек Колымы целесообразно заселять особо холодные водоемы.

Моря. В Баренцовом море самый короткий половой цикл у наиболее мелких рыб — песчанки (*Ammodytes hexapterus marinus*) и мойвы (*Mollotus villosus*). Беломорская и печорская сельди (*Clupea harengus pallasii*), а также балтийская салака крупнее песчанки и мойвы, а сельдь Берингова моря (*Clupea harengus pallasii*) — самая крупная из них (см. табл. 2). За эталон принята песчанка — рыба с наименьшим приростом веса и с трехгодовым периодом созревания.

В этом случае ясно и без особых расчетов, что сельди более продуктивны и среди них наиболее «выгодна» берингоморская, вес которой за три года достигает 125 г. Она в 16 раз выгоднее мойвы и в 3 раза чешской и печерской сельдей. Все остальные рыбы-зоопланктофаги северной зоны малопроductивны. Средний годовой прирост веса у рыб с трехгодовым половым циклом (кроме тихоокеанской сельди) — всего 6,4 г. На весовой прирост в 1 г требуется от 40 до 110 суток (в среднем около 66 суток). В результате этих сравнений возникает вопрос о замене мойвы, песчанки и других рыб сельдями Берингова моря.

Сравнение роста рыб южных и северных бассейнов показывает, что у южных рыб обычно уменьшается период созревания и темп весового роста. У таких рыб, созревающих в двухлетнем возрасте, среднегодовой привес — 3,7 г, а у рыб Баренцова и Балтийского морей — песчанки, мойвы, сельди и салаки — 6,4 г. Однако средняя продуктивность всех рыб холодной зоны (кроме тихоокеанской сельди) близка к продуктивности рыб южных морей (СКП=1,17).

### Бентофаги (табл. 3)

В эту группу включены рыбы, питающиеся преимущественно донными, нектобентическими беспозвоночными, икрой рыб, а также частично переходящие на хищничество. Всего рассмотрено 45 рыб (видов, форм и одноименных рыб, обитающих в разных водоемах).

**Холодная зона.** Пресные водоемы. Промысловые рыбы-бентофаги обитают преимущественно в реках и озерах Сибири, Европейского севера, а также в высокогорных озерах. Среди них преобладают виды с трех-пятилетним периодом созревания. Более короткоцикловые: тулун, карась (золотой), созревающие за 2—3 года, — и более длинно-

## Сравнительная продуктивность половозрелых рыб-бентофагов (СКП)

Рыба	Водоем	Половозрелые особи				Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	среднегодовой прирост веса, г		
Холодная зона							
Пресноводные водоемы (эталон -- тугун)							
Тугун <i>Coregonus tugin</i>	Енисей	2	13	12,4	6,2	58	1
Карась золотой <i>Carassius carassius</i>	Ильмень	2-4	—	137	34,3	11	1
серебряный* <i>Carassius auratus gibelio</i>	Аральское море*	2-3	—	70-102	35	10	1
Ерш <i>Acerina cernua</i>	Обь	3	10-15	44	15	24	0,66
Красноперка восточная** <i>Leuciscus bradti</i>	Амурский лиман	3	34-39	440	147	2,4	0,66
Густера <i>Blisca bjorkna</i>	Оз. Инемское (Ленинградская обл.)	3-4	23-31	30-70	10-17,5	36-21	0,66-0,5
Голавль** <i>Leuciscus cephalus</i>	Средняя Волга	3	30-40	136	45	7,3	0,66
Окунь <i>Perca fluviatilis</i>	Оз. Круглое (Московская обл.)	3	30	72	24	14,6	0,66
Елец сибирский <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i>	Енисей	3-4	13-15,2	38-61	13-15	28-24	0,66-0,5

№ 48394  
 ВНИРО  
 Биология

Продолжение табл. 3

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне- годовой прирост веса, г	время прирос- та 1 г, сутки		
Линь <i>Linca tinca</i>	Оз. Чебаркуль (Челябинская обл.)	3-4	26,1	307	77	5	0,66-0,5	7,3-5,8
Язь * <i>Leuciscus idus</i>	Средняя Волга Обь Амур	3-5	36	95-290	32-58	11-7	0,6-0,4	3,4-3,7
<i>L. idus</i>		3-5	—	121-127	40-25	9-14	0,6-0,4	4,3-1,6
<i>L. waleckii</i>		3	20-21	140-200	47-67	7-5	0,6	5,0-7,2
Чир <i>Coregonus nasus</i>	Енисей	6-7	42,1-45,7	1050-1320	180	2,2	0,3	9
Лудога <i>C. lavaretus ludoga</i>	Озеро Ладожское	5	32,5	420	84	4,6	0,4	5,4
Сиг волховский <i>C. l. baeri</i>		5	40-45	1000	200	1,8	0,4	13
байкальский <i>C. autumnalis migratorius</i>	Байкал	8	50-60	1400	175	2,2	0,1	7
Байкальский харнус (черный) <i>Thymallus arcticus baicalensis</i>	Байкал	4	30-40	231	231	58	6,2	0,5
Пыжьян <i>Coregonus lavaretus pidschian</i>	Обь	5-7	28-32	252-377	50-54	7,3	0,4-0,14	3-2,5
Мукусун <i>Coregonus muksun</i>		7-9	36-43	507-958	72-106	5,4	0,14-0,1	3,3-3,6
Конь <i>Hemibarbus labeo</i>	Амур	5	30	480	96	3,6	0,4	6,0



Форель <i>Salmo ischshan</i>	Севан	5	—	418	80	4,5	0,4	5,1
тегаркуни		5	—	468	93	3,9	0,4	6,0
бахтак		5	40	355	71	5,1	0,4	4,6
зимний		5	24	171	34	10	0,4	2,2
летний								
боджак								

Моря (эталон — беломорская навага)

Навага <i>Eleginus navaga</i>	Белое	3	22,5	81	27	13	1	1
<i>E. gracilis</i>		2	23,5	98,3	49,2	7	1,5	2,7
Мингай <i>Theragra halcogramma</i>	Тихий океан	3	44	490	163	9,3	1	6,0
Камбала желтоперая <i>Limanda aspera</i>		3—4	33—34	450	150—112,5	2,5	1—0,8	5,6
японская <i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>								
морская <i>Platessa platessa</i>	Баренцево	8—9	37—39	680—790	85—88	4,6—4,5	0,4—0,3	1,1
полярная <i>Liopsetta glacialis</i>	Северный Ледови- тый океан	4—5	16—22	50—150	13—30	28—12	0,75—0,6	0,36
камбала-ерш <i>Hippoglossoides platesoides</i>	Баренцево	10—11	20—45	683	62	6	0,3	0,68
ершоватка <i>Limanda limanda</i>		4—5	20—30	127	32	11	0,75—0,6	0,9
речная <i>Pleuronectes flesus</i>	Северное	5	—	325	65	6	0,6	1,4
Пикша <i>Melanogrammus aegletinus</i>	Баренцево	6	50—75	1049	174	2,3	0,5	3,2
Окунь морской <i>Sebastes marinus</i>		10	42—50	405	40	9	0,3	0,4

Продолжение табл. 3

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	среднегодовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Рогатка <i>Muoxocephalus quadricornes</i>	Обская губа	3	20—22	85—114	28—38	13—10	1	1—1,4
Пинагора <i>Cyclopterus lumpus</i>	Белое	3	27—30	500	166	2,3	1	6,2
Моря теплых зон								
Полупроходные и проходные рыбы (эталон — вобла)								
Вобла <i>Rutilus rutilus caspius</i>	Каспийское	3	30	150	50	7,3	1	1
<i>R. r. aralensis</i>	Аральское	3	20	200	66,6	6	1	1,3
Тарань <i>Rutilus rutilus heckeli</i>	Азовское	4	21	225	56	7	0,8	0,8
Белоглазка <i>Abramis sara</i>	Аральское	4	24—29	270—339	68—85	5,6—4,3	0,75	1—1,2
Лещ <i>Abramis brama</i>	Каспийское	5	32	580	116	2,9	0,6	1,4
<i>Abramis brama</i>	Азовское	5	30	600	120	2,6	0,6	1,7
<i>Abramis brama orientalis</i>	Аральское	4	30	430	107	3	0,75	1,6
Рыбец <i>Vimba vimba</i> , <i>Vimba p. carinata</i>	Азовское	5	29	406	80	4,5	0,6	0,9
<i>Vimba vimba persa</i>	Каспийское	4	17—19	82—119	20—30	18—12	0,75	0,3—0,4

Сазан <i>Syrpinus carpio</i>	Аральское	5	41	1779	356	1,2	0,6	4,2
Сурпинус <i>Syrpinus carpio</i>	Азовское	5	45,5	1507	300	1,2	0,6	4,2
Кутум <i>Rutilus frisii kutum</i>	Каспийское	4	40	1200	800	1,2	0,75	4,5
Вырезуб <i>Rutilus frisii</i>	Буг	5	50	2602	520	0,7	0,6	6,2
Усач <i>Varbus barbatus borysthenicus</i>	Днепр	3-4	35-46	700-1400	233-350	1,4-1,03	1-0,75	4,3-5,2
<i>V. brachycephalus</i>	Аральское	4	45-105	2300	575	0,6	0,75	8,6
<i>V. b. caspius</i>	Каспийское	6-8	45-103	5600-3500	933-437,5	0,4-0,8	0,5-0,7	9,3-4,3

Теплые зоны (эталон — бычок-песочник)

Бычок-песочник <i>Neogobius fluviatilis pallasii</i>	Каспийское	2	16	18	9	40	1	1
<i>N. fluviatilis</i>		2	20	23	12	30	1	1,3
Перкарина <i>Percarina demidoffi</i>	Азовское	2-3	5-6	1,5	0,75	486	1	0,08
Бычок-кругляк <i>Neogobius melanostomus</i>		2-3	12-14	46-79	23-26	15,2	0,6	2,5
<i>N. m. affinis</i>	Каспийское	2	3,5	22	11	33	1	1,2
Сингиль <i>Mugil auratus</i>		4	35	661	165	2,2	0,2	9

\* Взяты для сравнения.

\*\* Дополнительный корм — насекомые, икра рыб и др.

цикловые, созревающие за 7—9 лет, в нашем списке находятся в меньшинстве. Наиболее короткоцикловая рыба — тугун — принята за эталон. Сравнение роста этих рыб позволяет заметить, что чем короче период созревания рыб, тем меньше среднегодовой прирост веса (см. табл. 3). Так, годовой прирост веса рыб с двухлетним половым циклом исчисляется граммами (тугун — 6,2 г); с трех-четырёхлетним — десятками граммов (елец, караси, лини, язи и др.); пятилетним — сотнями граммов (сиги, форель, муксун и др.).

Темп весового роста у длинноцикловых рыб повышается за счет удлинения периода их созревания, за счет малого расхода энергии пищи, использованной на формирование половых продуктов, в результате происходит замедление скорости оплаты кормов, потребленных ими. Если принять за единицу измерения рост и скорость оплаты корма короткоцикловой рыбы-тугуна (период созревания 2 года), то окажется, что скорость оплаты кормов для других рыб этой группы в 1,5—10 раз меньше. Однако сравнительная соматическая продуктивность длинноцикловых рыб в 1,6—7 раз выше. Наиболее продуктивны восточная красноперка, волховский сиг и севанская форель.

Если сравнить отдельные семейства лососевых, избрав за эталон черного хариуса из оз. Байкал (его половой цикл 4 года, средний годовой прирост веса тела за этот период — 58 г), то окажется, что продуктивность у волховского сига в 2,7 раза, у байкальского сига в 1,5 раза выше, а у обского муксуна — в 0,7 раза ниже, чем у хариуса.

Моря. В этой группе рассмотрен рост 12 рыб, преимущественно промысловых, из северных районов Атлантического и Тихого океанов. Среди них только у тихоокеанской наваги двухгодичный половой цикл, у остальных — более длительный.

Вследствие того, что рыбы Тихого океана (навага, минтай, желтоперая камбала) обитают в более теплых условиях, чем северные, и растут интенсивнее (средний годовой прирост трехлетков около 150 г), мы их выделили в особую группу (см. табл. 3). За эталон приняли навагу Белого моря с трехлетним периодом созревания.

У большинства рассмотренных рыб Северных морей период созревания длится 5—10 лет и растут они очень медленно, прибавляя в год 62—174 г. Среднегодовой прирост веса рыб с двух-, трехгодовым периодом созревания — 27—33 г (навага, рогатка), с четырех-, пятигодовым периодом — 39 г (полярная камбала, ершоватка, речная камбала), с шести-, восьмилетним периодом — 130 г (пикша, морская камбала), с десяти-, одиннадцатилетним периодом — 51 г (камбала, ерш, морской окунь).

Несмотря на разницу в темпе весового роста, СКП большинства северных рыб с трехгодичной длительностью созревания несколько выше СКП беломорской наваги; только у тихоокеанских рыб и у пинагора Беломорья СКП в 5—6 раз выше.

Все же длинноцикловые рыбы оказались менее продуктивными, чем навага. Продуктивность полярной камбалы, камбалы-ерша, ершоватки, морского окуня в 1,5—3 раза меньше продуктивности наваги.

**Теплая зона.** Пресные водоемы. Были рассмотрены преимущественно промысловые проходные и полупроходные рыбы южных морей, всего 16 популяций семи видов, обитающих в сходных экологических условиях и потребляющих преимущественно моллюсков (см. табл. 3).

Среди этих рыб самой короткоцикловой в нашем материале оказалась вобла Каспийского и Аральского бассейнов. Средний период ее созревания — 3 года, годовой прирост веса — около 50—66 г. Вобла Северного Каспия и принята за эталон. Другие бентофаги: тарань, белоглазка, лещ, сазан, кутум, аральский усач, — созревают в возрасте



четырёх, пяти лет. Этим рыб легко разделить на три группы: тугорослые (тарань, белоглазка, рыбец); со средним темпом роста (лещ); с высоким темпом роста (сазан, кутум, вырезуб, аральский усач).

При сравнении их СКП оказалось, что рыбец и тарань (первая группа) менее продуктивны, чем вобла: 0,3 и 0,8; лещ — несколько более продуктивен: 1,2—1,7; а усач, вырезуб, кутум и сазан (третья группа) продуктивнее воблы в 3,6—9,3 раза. Наименее продуктивен рыбец Каспия: СКП самцов составляют 0,3, а самок 0,4 продуктивности воблы и рыба Азовского бассейна.

Вобла и тарань из южных водоемов близки по продуктивности. В среднем она выше, чем у каспийского рыба. Для увеличения веса тела на 1 г им требуется около 7 суток и их СКП близки между собой (0,8—1,3).

Лещ в южных водоемах растет как будто быстрее воблы: среднегодовой прирост веса четырех-, пятилетних особей — свыше 100 г (107—140 г), на увеличение веса на 1 г требуется 2,6—3 суток. Однако период созревания леща удлинняется, и потому его СКП мало отличается от СКП воблы — 1,4—1,7. Сравнительная продуктивность леща из разных водоемов также довольно близка (0,8—1), несмотря на заметную разницу в их весе. Вес половозрелого аральского леща — 430 г, каспийского — 580 и азовского — 600, но вследствие увеличения периода созревания каспийский лещ оказался менее продуктивным (0,6 и 0,9), чем аральский и азовский.

Сазан и кутум прибавляют в весе заметно быстрее рассмотренных рыб. Среднегодовой прирост веса четырех-, пятилетних особей составляет сотни граммов (233—575 г). На прирост веса в 1 г требуется в среднем около суток. Эти рыбы в несколько раз продуктивнее не только воблы и тарани, но и леща. Так, пятилетний лещ Азовского моря в среднем в год прибавляет в весе 140 г, а сазан — 300 г и его СКП в 2 раза выше, чем у леща, и в 4 раза выше, чем у азовской тарани. Еще более продуктивны кутум и вырезуб. Их СКП по сравнению с воблой составляет 4,5 и 6,2.

Наиболее продуктивны усачи Аральского и Каспийского бассейнов: их СКП составляют 8,6 и 9,3 по сравнению с воблой. Интересно, что популяции этих рыб менее многочисленны, чем у рыб, растущих медленнее: леща и особенно воблы.

Пресноводные бентофаги с одним и тем же периодом созревания в южных бассейнах растут интенсивнее, чем в северных.

Моря. Несмотря на значительное число видов рыб-бентофагов, населяющих южные моря (например, Черное), данных, необходимых для наших исследований, оказалось очень мало. Рассмотрено всего семь рыб (см. табл. 3), сравнение по росту среди них возможно только у бычков. За эталон принят бычок-песочник из Каспия с двухгодичным половым циклом и малым темпом весового роста — 18 г. Прирост веса в год двухгодовалых бычков составляет от 9 до 27 г (в среднем по данным табл. 3 — около 15 г). На увеличение массы тела в 1 г требуется от 15 до 40 суток (в среднем около 28 суток). СКП этих рыб очень близки: 1—1,3. Азовские бычки (кругляк и др.) растут лучше, чем каспийские; их СКП — 2,4—3.

Перкарина (*Percarina demidoffi macotica*) — сорная рыба со смешанным питанием, растет очень медленно; двухгодовалые созревающие особи весят около 1,5—2 г. Основная часть корма используется на формирование половых продуктов.

Сингиль (*Mugil auratus*) в Каспии растет быстрее, чем бычки, но темп его созревания замедлен; эта рыба созревает на четвертом году жизни при весе 661 г; на прирост веса в 1 г требуется 2,2 суток. Продуктивность сингиля в 9 раз выше, чем у бычка. Но рыб бентофагов с

высоким СКП в наших морских водоемах очень мало, и потому донные беспозвоночные используются и в Азовском, и в Каспийском морях чрезвычайно слабо или поедаются малоценными рыбами (Романова, 1960; Старк, 1960; Карпевич, 1968).

#### Хищники (табл. 4)

К хищникам отнесены рыбы, питающиеся другими рыбами, и рыбы, в пищевом рационе которых значительное место занимают, помимо рыб, беспозвоночные. Хищники разделены на две группы: 1) пелагические, потребляющие рыбу и зоопланктонные организмы; 2) придонные — потребляющие рыбу и бентос. Конечно, это деление строго выдержать невозможно. Всего в табл. 4 приведено 48 видов рыб (68 популяций), обитающих в водоемах умеренных и холодных зон.

#### Пелагические

**Холодная зона.** Проходные и полупроходные. В эту группу вошли лососевые (14 видов), из которых два вида обитает в Каспийском бассейне, шесть — в водоемах севера и семь — в бассейне Тихого океана (табл. 4). Все лососи обладают исключительно интенсивным весовым ростом, прибавляя за год сотни граммов. Но и среди них намечаются различия.

Большинство лососевых созревает в четырех-, пятигодичном возрасте (7 видов): один вид в двухлетнем возрасте, два вида в трехлетнем и четыре вида в возрасте свыше шести лет. Быстрее всех созревают (2—7 лет) лососи рода *Oncorhynchus*, обитающие в Тихоокеанском бассейне. Но из них только горбуша созревает в двухгодичном возрасте при весе около 1500 г со среднегодовым приростом веса около 700 г. Горбуша принята за эталон при вычислении СКП остальных лососей.

Другие тихоокеанские лососи созревают в возрасте 3—7 лет и прибавляют в год 700—1075 г (по данным табл. 4 среднегодовой прирост веса трех-, четырехлетних рыб составляет 885 г). На весовой прирост в 1 г требуется менее полусуток. Однако их СКП (по сравнению с горбушей) ниже: 0,5—0,98. Только кета по продуктивности почти не уступает горбуше.

Наибольшим темпом роста обладают лососи южных бассейнов (куринский лосось, белорыбица), но их созревание замедленно и продуктивность не выше, чем у горбуши. Только у куринского лосося такая же высокая продуктивность, как и у горбуши, хотя он созревает в 2,5 раза медленнее. Его годовой прирост веса в 2 раза выше, чем у горбуши, а на прирост веса в 1 г требуется всего 3—4 ч. По-видимому, еще более высок СКП у стальноголового лосося, завезенного из США.

Лосось бассейна р. Мезень (Белое и Баренцовое моря) растет и созревает несколько медленнее, чем Куринский и значительно медленнее горбуши: его СКП — 0,4.

Наиболее тугорослыми оказались рыбы, обитающие в наиболее холодных и преимущественно пресных водах (паляя, голец, таймень, нельма, кумжа); они созревают на шестом-девятом году жизни, в среднем прибавляя от 200 до 650 г в год (374 г в среднем для всех видов, см. табл. 4). Их СКП значительно ниже, чем у горбуши: 0,07 (паляя) — 0,2 (таймень).

Замедленный темп роста и созревания, безусловно, определяется крайне низкими температурами среды обитания. И все же огромная потенция к росту у них сохраняется и в холодных водоемах, что проявляется при переносе их в более теплые условия. На это указывает сравнение роста и СКП близких видов, обитающих в бассейнах с разным

## Сравнительная продуктивность половозрелых хищных рыб

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты корма по сравнению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созревания основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	среднегодовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		

## Корм — рыба и зоопланктон

Бассейны преимущественно холодной зоны

Пресноводные и проходные рыбы, сем. лососевых (эталон—горбуша)

Горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Тихий океан	2	44—49	1500	700	0,52	1	1
Сима <i>O. masu</i>		3	70	2300	767	0,47	0,66	0,7
Кета <i>O. keta</i>		3—6	48—61	3100—4100	1033—683	0,35—0,54	0,66—0,3	0,98
Кижуч <i>O. kisutch</i>		4	60	3400	850	0,43	0,5	0,6
Нерка <i>O. nerka</i>		Берингово море	4—5	56—67	3500	700	0,52	0,5—0,4
Чавыча <i>O. tschawytscha</i>	Тихий океан	4—7	90	8300	1075—1185	0,35—0,2	0,5—0,28	0,77
Кумжа <i>Salmo trutta</i>	Финский зал.	4—6	30—70	2000	500—366	0,69—1	0,5—0,3	0,35
Лосось благородный <i>S. salar</i>	Баренцево море, р. Мезень	5	60—70	3855	771	0,47	0,4	0,4
каспийский <i>S. trutta caspius</i>	Каспий, р. Кура	4—9	110	13000	1444	0,14	0,5—0,22	1
стальноголовый <i>S. gairdneri</i>	США	3	—	2500	833	0,43	0,66	0,8
Голец <i>Sulvelinus alpius</i>	Реки Новой Земли	7	30—50	2400	342	1,06	0,28	0,14

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты кор- ма по срав- нению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созрева- ния основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне- годовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Палля <i>S. lepechini</i>	Онежское оз.	8—9	70	1600—2000	200—222	1,8	0,25—0,22	0,07
Таймень <i>Hucho taimen</i>	Енисей	5—6	100—117	1800—2600	360—433	1	0,4—0,3	0,2
Нельма <i>Stenodus leucichthys nelma</i>		8—10	70	3745—6427	468—643	0,7	0,25—0,2	0,16
Белорыбца <i>S. l. leucichthys</i>	Волга, Каспий	6—7	74—121	7600—9100	1266—1300	0,18	0,3—0,28	0,6
<b>Моря теплой зоны. Хищные морские рыбы (эталон — бычок-мартовик)</b>								
Бычки мартовик ** <i>Mesogobius batrachocerphalus</i>	Азовское море	2	23	22	11	33	1	1
травяник ** <i>Gobius orphiocephalus</i>	Каспийское	2	13—14	72	36	10,1	1	3,2
Большеглазый пузанок <i>Caspialosa brashnicovi brashni- covi</i>		3	17—20	80	27	13	0,66	1,6
Сельдь долгинская <i>Caspialosa sapozhnikovi</i>		Северный Каспий	4	20—35	139	35	10	0,5
черноспинка <i>C. kessleri kessleri</i>	4—5		40—44	866—975	217—195	1,6	0,5—0,4	9,6
волжская <i>C. k. volgensis</i>	4		24—28	291	73	5	0,5	3,3



Сельдь атлантическая * <i>Clupea harengus harengus</i>	Северная Атлантика	6	25—30	126	21	17	0,33	0,64
Скумбрия японская <i>Pneumatophorus japonicus</i>	Приморье	5	52	1780	356	1	0,4	13
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i>	Дон, Таганрогский залив	4	30	295	74	5	0,5	3,3
Пелагида <i>Sarda sarda</i>	Черное	3	55—65	3000	1000	0,36	0,65	60,6
Тунец <i>Thunnus thynnus</i>	Средиземное	3	100	16000	5333	0,06	0,06	323

Корм — рыба, зообентос, личинки насекомых

Бассейны холодной зоны. Пресноводные хищные рыбы (эталон — обская щука)

Щука <i>Esox lucius</i> <i>E. reicherti</i>	Обь Амур	3—4	50—60	394—484	130—121	2,8	1—0,75	1
		4	50—55	2500	625	0,6	0,75	3,6
Форель радужная <i>Salmo irrideus</i>	Прудовое хозяй- ство	4	30	400	100	3,65	0,75	0,57
		ручьевая <i>S. fario</i>	3—4	25—37	300	100	3,65	1—0,75
Маринка <i>Shizothorax pseudaksainsis</i> <i>issykkuli</i>	Иссык-Куль	4	40—50	260—399	65—80	5,7	0,75	0,37
Мальма <i>Salvelinus malma</i>	Камчатка	4	25—50	720	180	2	0,75	1
Ленок <i>Brachymystax lenok</i>	Лена	8	50	543	67	5,6	0,37	0,2

Рыба	Водоем	Половозрелые особи					Скорость оплаты кор- ма по срав- нению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созрева- ния основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне- годовой прирост веса, г	время прироста 1 г, сутки		
Белый осман <i>Diptychus dybowskii</i>	Иссык-Куль	5	31	355	71	6	0,6	0,33
Сом* <i>Silurus glanis</i>	Аральское	4-7	54-94	1200-6300	300-900	1,6-0,4	0,75-0,4	1,6-3
Налим <i>Lota lota</i>	Оз. Телецкое	4	40-50	337	84	4,3	0,75	0,48
<i>Lota lota</i>	Оз. Ильмень	4	—	650	162	1,8	0,75	0,93
Змеёголов <i>Orhiocephalus argus</i> <i>Warpachowskii</i>	Амур	3	41-60	2700	900	0,4	1	7,0
Жерех <i>Aspius aspius</i>	Оз. Ильмень	3-5	32-42	380	127	2,8	1-0,6	1
красногубый* <i>A. a. taeniatus</i>	Каспийский бассейн	5-6	53-54	1500	500-416	0,63	0,6-0,5	2,3
аральский* <i>A. a. iblioides</i>	Аральское	5	50	3000	600	0,6	0,6	2,7
Верхогляд <i>Erythroculter erythropterus</i>	Амур	5	43-46	780-1200	176-240	2	0,6	0,8
<b>Корм — рыба и зообентос</b>								
Моря холодной зоны. Хищные морские рыбы (эталон — беломорская треска)								
Треска <i>Gadus morhua maris-albi</i>	Белое	3	25-35	112-228	37-76	4,7	1	1
<i>G. m. callarias</i>	Балтийское	3	40-50	500	167	1,8	1	41,5
<i>G. m. morhua</i>	Берингово	6	73-74	4700	783	0,47	0,5	10,6
<i>G. m. morhua</i>	Баренцево	8-9	50-70	3550-5294	444-588	0,8	0,37	4,5

Палтус черный <i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	Баренцево	10—11	55—65	2820—3930	282—357	1,3—1	0,3	0,43
стрелозубый <i>Atherestes evermanni</i>	Берингово	7	60	3000	429	0,8	0,4	5,0
обыкновенный <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Баренцево	10—14	50—80	10000	1000—769	0,3	0,3	8,0

#### Бассейны теплой зоны

Хищные пресноводные и полупроходные рыбы (эталон — берш)

Берш <i>Lucioperca volgensis</i>	Волга	4—5	26	227—369	57—74	6,4—4,8	1	1
Судак <i>L. lucioperca</i>	Дон, Азовское море	4—5	40—55	867—1293	217—259	1,6—1,3	1	3,8—3,5
Полосатый окунь <i>Roccus saxatilis</i>	Реки Тихоокеанского побережья США	5	55	1800	360	1,0	1	6,1—4,8

#### Моря теплой зоны

Хищные морские рыбы (эталон — бычок-сирман)

Бычок-сирман <i>Neogobius surmari</i>	Азовское	2	10	107	54	6,4	1	1
Морской судак <i>Lucioperca marina</i>	Каспийское	4—5	26—35	560—960	140—192	2,6	0,5	1,3
Ерш морской <i>Scorpaena porcus</i>	Черное	3	25	81	21	16	0,66	0,25
Сарган <i>Belone belone euxini</i>		6	30—38	40,9	6,8	50	0,33	0,03
Калкан <i>Rhombus maoticus</i>		8	50—87	21	263	1,4	0,25	1,2

\* Внесена для сравнения.

\*\* В пище бычков встречаются планктонные формы.

термическим режимом. Так, нельма из Енисея прибавляет в весе в 2—3 раза медленнее, чем белорыбица Волго-Каспия. Если принять за эталон горбушу, то СКП у нельмы будет 0,16, т. е. в 3,5 раза ниже, чем у белорыбицы. То же наблюдается и у благородного лосося; на юге его СКП в 2 раза выше, чем на севере.

**Теплая зона. Моря.** Среди пелагических хищников, питающихся рыбой и зоопланктоном, наиболее многочисленны в Каспийском, Азовском и Черном морях некоторые бычки и сельди. Необходимые данные получены только для одиннадцати хищников.

Наименьший темп весового роста и самый короткий период созревания у бычка-мартовика — непromысловой рыбы Азовского моря. Он и принят за эталон. У других пелагических хищников (вернее рыб со смешанным питанием): бычка-травяника, большеглазого пузанка, долгинской сельди — относительно слабый темп весового роста. Они прибавляют 11—36 г в год; на прирост веса в 1 г требуется от 20 до 33 суток, период созревания продолжается 2—4 года.

У сельдей с трех-, четырехгодичным периодом созревания темп оплаты корма в 1,5—2 раза ниже, чем у бычка-мартовика, но СКП немного выше (1,6). У рыб, питающихся преимущественно рыбой (черноспинка, волжская сельдь, скумбрия, чехонь), темп весового роста выше (годовой прирост 55—356), а темп созревания несколько ниже (4—5 лет). На прирост веса в 1 г требуется всего от 1 до 6 суток; их СКП выше, чем у бычка (2,5—13).

Если сравнить продуктивность сельдей различных видов, приняв за эталон большеглазого пузанка, то с еще большей четкостью видно, что темп весового роста рыб, поедающих зоопланктон и рыбу, ниже, чем у типичных хищников. Наиболее продуктивна японская скумбрия, менее продуктивны каспийские сельди (черноспинка и волжская) и наименее продуктивна холодноводная атлантическая сельдь.

Такие крупные тепловодные пелагические хищники второго порядка, как тунец и пелагида, обладают очень высоким темпом роста и созревания. Трехлетние зрелые особи прибавляют в среднем в год 5333—1000, их СКП в 60 (пелагида) и в 323 раза (тунец) выше, чем у бычка, и в 4,7—25 (тунец) выше, чем у японской скумбрии.

#### Донные

**Холодная зона. Пресноводные бассейны.** Рыбы со смешанным питанием (рыба и бентос) в бассейнах холодной зоны представлены в табл. 4 (16 наименований). За эталон принята обская щука. Большинство рыб созревает в возрасте 4—5 лет. Рыбы, созревающие в четырех-, пятилетнем возрасте (форели, маринка, белый осман), в среднем в год прибавляют от 67 до 100 г. На весовой прирост в 1 г требуется от 4 до 6 суток; их сравнительная продуктивность ниже, чем у щуки. И только представитель лососевых — мальма (*Salvelinus malma*) — растет значительно интенсивнее. Продуктивность мальмы и щуки одинакова. Наименьший СКП у ленка и османа.

Типичные хищники: змееголов, щука, сом, налим, верхогляд, жерех — растут интенсивнее; трех-, пятилетние особи прибавляют в год от 84 до 900 г (змееголов). Еще более интенсивно растут рыбы тех же пород, но обитающие в теплой зоне (жерех Каспия и Арала, змееголов и щука Амура). У пятилетних особей среднегодовой прирост составляет 500—900 г, но их СКП выше, чем у щуки, всего в 2,3—2,7 раз, из-за удлинения срока созревания — до семи лет. Высокий СКП змееголова требует уточнения. Наименее продуктивным оказался налим Телецкого озера (СКП — 0,48).

**Моря.** Донные хищники, обитающие в Баренцовом, Белом, Балтийском и Беринговом морях, представлены в табл. 4 семью формами.



Пища рыб этой группы состоит преимущественно из рыб и частично из донных беспозвоночных.

Прибрежная треска Белого моря созревает в 3 года, но темп ее роста низок. Она принята за эталон. Очень близка по темпу созревания к беломорской треске более продуктивная балтийская форма. Прирост ее в 4,5 раза интенсивней, чем у беломорской. Интересно, что обе эти формы живут в слабосоленой воде, а беломорская к тому же зимует при очень низкой температуре; неблагоприятные условия среды, по-видимому, и обуславливают ее особую тугорослость. Прирост веса у трески Баренцова и Берингова морей значительно выше (444—783 г) и на весовой прирост в 1 г требуется от 12 до 19 ч. Однако созревают они медленно: половозрелости достигают на 8—9 и 10—11 году жизни, что и снижает их продуктивность. Наиболее высок СКП у беринговоморской трески (10,6). Палтусы созревают медленно, на 7—10 году. Поэтому, несмотря на значительный прирост веса (282—1000 г в год), СКП некоторых из них по сравнению с треской Белого моря ниже (0,43). Наиболее продуктивен обыкновенный палтус Баренцева моря.

Из приведенных данных видно, что наиболее тугорослы рыбы солончатых морей с трехлетним периодом созревания. Все остальные (кроме черного палтуса) обладают относительно высоким ростом, но замедленной отдачей (7—10 лет).

Средняя трата времени на весовой прирост в 1 г — 1,4 суток; среднегодовой прирост веса у трехлетков — около 100 г, у шестилетков — 600 г, у десяти-, одиннадцатилетков — 319 г, а время оплаты — около 7 лет.

**Теплая зона.** Пресноводные и полупроходные рыбы теплой зоны, питающиеся рыбой и бентосом, созревают в четырех-, пятилетнем возрасте (см. табл. 4). Наименьший прирост веса в год у берша Волги. Ему на весовой прирост в 1 г требуется около 5,5 суток, судаку из Дона — 1,3—1,6 суток, а полосатому окуню, у которого СКП наибольший, — 1 сутки. У пятигодовиков окуня среднегодовой прирост веса (360 г) в 1,5 раза выше, чем у судака (259 г), и в 5,6 раз выше, чем у берша (74 г).

**Моря.** Рыбы, питающиеся рыбой и бентосом (см. табл. 4), представлены пятью видами. Они обитают в Азовском, Каспийском и Черном морях и обладают разным темпом весового роста. За эталон принят бычок-сирман с двухгодичным периодом созревания. Наименьший темп прироста веса отмечен у черноморского саргана: шестигодовалая рыба прибавляет в год всего 6,8 г. На весовой прирост в 1 г ей необходимо 50 суток (СКП равен 0,03 по сравнению с бычком). Малая продуктивность и у морского ерша (скорпены) (СКП — 0,25), более высокая — у морского судака (за пятилетний период он прибавляет в среднем 192 г в год) и калкана (за восьмилетний период среднегодовой прирост 263 г). Вследствие более медленного созревания СКП этих рыб несколько выше, чем у бычка (1,3—1,2).

#### ОСЕТРОВЫЕ

Ввиду исключительной ценности осетровых рассмотрим их весовой рост и СКП внутри семейства и по сравнению с другими рыбами. В табл. 5 приведены данные о весовом росте и длительности созревания десяти видов осетровых, обитающих в водоемах холодных и умеренных зон северного полушария.

У всех осетровых, как и у лососевых, — огромная потенция роста. Это — длиннопериодные проходные и пресноводные рыбы. Питаются они преимущественно донными беспозвоночными и рыбами. Стерлядь — относительно короткоцикловая речная рыба — созревает за 6—9 лет и прибавляет за этот период в среднем 103—166 г в год. Стерлядь с шестилетним периодом созревания принята за эталон.

Сравнительная продуктивность половозрелых осетровых рыб (СКП)  
Эталон — стерлядь

Рыба	Бассейн	Половозрелые особи (в основном самки)					Скорость оплаты кор- ма по срав- нению с эталоном	СКП по сравнению с эталоном
		возраст созрева- ния основной части поколения, годы	средняя длина, см	средний вес, г	средне- годовой прирост веса, г	время прирос- та 1 г, сутки		
Стерлядь <i>Acipenser ruthenus</i>	Волги	9	38,9	1500	166	2,20	1	1
Северюга <i>A. stellatus</i>	Каспийский Азово-Кубанский Азово-Донской	13	137	13100	1000	0,36	0,4	4,1
		10	116	7400	740	0,49	0,6	4,0
		10	120	8600	860	0,42	0,6	4,6
Амурский осетр <i>A. schrenki</i>	Амура	10	110	7000	700	0,50	0,6	3,2
Шип <i>A. nudiventris</i>	Аральский	12—14	140	18000	1300	0,25	0,6	5,0
Осетр атлантический <i>A. sturio</i>	Балтийский, Черноморский	14	187	39200	2800	0,12	0,6	10
русский <i>A. guldenstädti</i>	Каспийский Азовский	14	140	18700	1336	0,27	0,6	5,1
		15	135	29500	1300	0,28	0,6	4,7
сибирский <i>A. baeri</i>	Оби, Лены, Енисея	14	114	6000	428	0,83	0,6	1,6
сахалинский <i>A. medirostris</i>	Сахалина, Приморья	14	100	10000	714	0,50	0,6	2,7
Белуга <i>Huso huso</i>	Азовский	20	243	144000	7200	0,05	0,4	19
Калуга <i>Huso dauricus</i>	Амура	20	230	90000	45000	0,08	0,4	12
Гибрид белуга × стерлядь <i>Huso huso</i> × <i>A. ruthenus</i>	Азовский	7	130	15000	2100	0,12	1,3	16

Наиболее разнообразен видовой состав рода *Acipenser*. Этот род наиболее широко распространен в пресных, солоноватых и морских водах: размножается в реках. Наименьший темп весового роста — у сибирского осетра, обитающего в Оби, Лене, Енисее. При длительности созревания 14 лет он прибавляет в весе в среднем 360—500 г в год.

Осетры, обитающие в относительно теплых зонах (атлантический и русский осетр, шип), созревают (самки) к 14—15-ти годам жизни и прибавляют в год около 1300—2800 г (атлантический осетр). СКП этих осетров в 5—10 раз выше, чем у стерляди, и в 2—6 раз выше, чем у сибирского осетра.

Рост и соматическая продуктивность у севрюги Азово-Черноморского и Каспийского бассейнов ниже, чем у южных осетров, но в 4 и 4,6 раза выше, чем у стерляди.

Наибольший темп роста и наиболее длинный период созревания у белуги и калуги (род *Huso*). Самки белуг созревают на 18—20-ом году жизни и за этот период в среднем ежегодно прибавляют около 7200—4500 г. Их СКП в 12—19 раз выше, чем у стерляди.

На весовой прирост в 1 г всем осетровым, кроме стерляди, требуются десятые и сотые доли суток (0,05—0,8 суток) или от 1,2 до 19 ч.

Продуктивность же осетровых незначительно выше продуктивности других семейств, схожих по характеру питания. СКП волжской стерляди по отношению к пресноводным бентофагам (см. табл. 3) составляет около 1,1; каспийской севрюги — по отношению к хищникам (судак) — 1,4. Каспийский осетр продуктивнее морских донных хищников теплой зоны (морского судака) в 2,5 раза и только СКП белуги выше СКП морского судака в 9,4 раза. По сравнению с крупными хищниками тропической зоны — тунцами — СКП белуги ниже (0,3), так как среднегодовой прирост веса трехгодовалого тунца — 3166 г, а двадцатилетней белуги — 7200 г. Основной недостаток осетровых с точки зрения их биологической стоимости — большая длительность периода созревания, вследствие чего чрезвычайно замедлена оборачиваемость органического вещества, потребленного осетровыми с кормом. Основная часть «переменного капитала» водоемов — корм — надолго остается в теле осетровых, а чем медленнее оборот капитала, тем меньше прибыль. Это обстоятельство следует учитывать при создании осетровых хозяйств в естественных водоемах.

Предполагается превратить Каспийский и Азовский бассейны в осетровые и в будущем ежегодно отлавливать в Каспии 500 тыс. ц осетровых, а в Азовском море 150. Важно выяснить, какое же по численности стадо осетровых необходимо содержать и выкармливать, чтобы получить от него такую продукцию. Допустим, что возврат в 500 тыс. ц составляет 2% молоди осетровых, выпускаемой из рыбодоводных заводов Волги.

Для такого расчета, максимально упростив задачу, мы сделали следующие допущения: а) учитывая, что севрюга созревает к 8—10 годам, осетр к 12—16, а белуга к 18—20, мы приняли средний возраст стада всех осетровых 15 лет; б) средний вес особи — 10 кг (для упрощения расчета); в) отход молоди за первые 4 года жизни 98%, а далее отход практически отсутствует. Тогда легко составить примерное соотношение возрастных групп осетровых по численности (табл. 6) и определить, что в Каспийском море должно кормиться около 154 млн. экз. осетровых.

Масса такого стада осетровых составит около 1,5 млн. т. (15 млн. ц), т. е. 75% от общей ихтиомассы моря (ихтиомасса Каспия, обеспеченная кормовой базой, по-видимому, не более 20 млн. ц). Отдача в 500 тыс. ц от такого стада составит 3,3%; отдача от ихтиомассы смешанного состава рыб Каспия была около 30%.

Таблица 6

Показатели	Возраст, годы					
	сеголетки	1+	2+	3+	4+	5—15
Численность, млн. экз.	60	36	24	6	3,6	2,4
Выживание, %	50*	30	20	5	3	2

\* От выпущенных с заводов 120 млн. экз.

Продукция ихтиофауны и уловы Каспия в прошлом характеризовались следующими данными (табл. 7).

Таблица 7

Группы рыб по характеру питания	Продукция		Уловы	
	млн. ц	%	млн. ц	%
Планктофаги	10	50	1,5	27
Бентофаги	10	50	3,0	54
Хищники	—	—	1,9	19

Примечание. Хищники выедали от 12 до 14 млн. ц мелких рыб, и около 5—6 млн. ц изымалось в виде улова.

По подсчетам Э. В. Макарова, общий запас осетровых Азовского бассейна в 1958—1962 гг. составлял 1700 тыс. голов. Из них около 50% было молодых, но жизнестойких особей. Средний вес особи такого стада (без ранней молоди) ориентировочно принимаем равным 15 кг. Ежегодный учтенный улов составляет около 50 тыс. голов — 7,5 тыс. ц, или 6% от взрослой части запаса (3% от всего стада). Следовательно, и материалы Э. В. Макарова показывают, что ежегодный урожай, снимаемый со стада осетровых, очень низок.

Возникает вопрос, выгодно ли в Каспийском и Азовском бассейнах выращивать преимущественно длинноцикловых и хищных осетровых. Для его решения необходимо найти правильное соотношение численности отдельных видов осетровых между собой и с другими видами. Это позволит наиболее выгодно с биологических позиций использовать кормовую базу морей и получить максимальный выход ценной продукции.

**Сравнительная продуктивность хищных рыб.** Рассмотрев наш довольно ограниченный материал по росту рыб с разным характером питания и их СКП можно заметить, что в холодной зоне наиболее быстро растут лососевые (см. табл. 4), многие виды этого семейства обгоняют хищных рыб даже южных водоемов (кроме осетровых). Сравним средний годовой прирост веса лососевых с другими рыбами и определим СКП хищных рыб. Лососевые, питающиеся рыбой и планктоном, в среднем прибавляют в год от 700 до 1000 г за период созревания (2—6 лет). Чтобы оценить их продуктивность по сравнению с другими хищниками возьмем благородного лосося (со средней продуктивностью 0,4 по сравнению с горбушей) и наиболее быстро растущих хищных рыб: амурскую щуку, жереха, треску Баренцева моря, каспийскую черноспинку, скумбрию, судака, осетровых и тунца (табл. 8).

Оказалось, что продуктивность у всех этих рыб, кроме белуги, амурской щуки и тунца, значительно ниже, чем у лосося. Наименее продук-



тивны стерлядь и ленский осетр: их СКП в 5—10 раз ниже, чем у благородного лосося (у остальных рыб в 2—3 раза) и только у белуги СКП в 2,3 раза выше, чем у лосося, но оборачиваемость органического вещества в 4 раза ниже. Морские рыбы холодной зоны (треска и палтус Баренцева моря) растут интенсивно, но созревают очень долго — 8—10 лет. И только тропические, быстрорастущие хищные рыбы второго порядка (тунец, пелагида) превосходят лосося по продуктивности более чем в 10 раз. Продуктивность большинства рыб (кроме тропических), приведенная в табл. 8, в 5—10 раз, а стерляди в 20 раз ниже продуктивности горбуши.

Таблица 8

СКП быстрорастущих хищных рыб из водоемов разных климатических зон

Рыба	Бассейны	Продолжительность созревания, год	Среднегодовой прирост веса, г	СКП
Лосось	Европейского севера	5	771	эталон
Щука	Амур	4	625	1,01
Жерех	Аральское море	5	600	0,77
Треска	Баренцево море	8	516	0,4
Сельдь-черноспинка	Каспийское море	4	217	0,35
Судак	Азовское море	4	217	0,35
Сом	Аральское море	4	300	0,48
Скумбрия	Приморье	5	356	0,46
Палтус	Баренцево море	10—14	834	0,54
Стерлядь	Волга	6—9	103	0,11
Севрюга	Азовское море	10	730	0,47
	Лена	14	428	0,2
Осетр	Каспийское море	10	1111	0,72
Белуга	Азовское море	20	7200	2,3
Тунец	Средиземное море	3	5333	11,6

Рыб можно разделить на четыре типа по темпу весового прироста. В зависимости от типа наибольший темп роста падает на периоды:

- 1) до полового созревания и уменьшается к концу жизни;
- 2) у молоди, уменьшается после полового созревания, увеличивается к концу жизни;
- 3) после полового созревания, уменьшается к концу жизни;
- 4) после полового созревания и до конца жизни.

Среди рассмотренных нами рыб преобладали представители четвертого типа, что согласуется с выводами Л. С. Бердичевского (1966). Среди мелких планктофагов, хотя и преобладают рыбы четвертого типа, но увеличение темпа весового роста относится не к наращиванию массы тела, а к формированию массы половых клеток (тюлька, килька и др.).

Из 27 бентофагов — 17 относится к четвертому типу (сингиль, тарань, вобла, черный хариус, лещ, навага и др.) и только 9 к первому и второму типам (см. табл. 3).

Среди хищников и рыб со смешанным питанием преобладают рыбы третьего и четвертого типа (из 47 видов — 32): белуга, судак, кета, щука и др.

Рыбы первых двух типов наиболее выгодны в товарных хозяйствах и при поэтапной акклиматизации, так как они дают наибольший прирост массы в молодом возрасте. Такие рыбы могут достигнуть товарного веса до полового созревания и очень быстро и экономично оплачивать затраченный на них корм.

Рыбы четвертого типа — с прогрессивно увеличивающимся весовым приростом могут быть полезны при их интродукции в морские бассейны, с последующей натурализацией и образованием сложновозрастной популяции.

Рыбы третьего типа — в аквакультурах и при акклиматизации наименее выгодны.

Из всего сказанного выше можно сделать следующие выводы.

1. У костистых рыб с разным характером питания и коротким жизненным циклом (1—2 года) обычно прирост веса тела значительно меньше, чем у рыб с более длительным жизненным циклом. Так, у рыб, с одно-, двухлетним периодом созревания, как правило, среднегодовой прирост веса тела меньше, чем у рыб с четырех-, пятилетним периодом. Например, среди планктофагов наименьший привес у кильки, азовской тюльки, хамсы всего 2—4 г в год, а трехлетний пузанок или пятилетняя волжская сельдь прибавляют в год от 30 до 100 г. То же самое наблюдается и среди бентофагов: короткоцикловые бычки в год прибавляют в весе в среднем меньше, чем более длиннocyкловые — вобла, сазан и др. У хищников сохраняется та же закономерность: у быстросозревающих рыб часто годовой привес даже в ювенильном возрасте относительно невелик (скорпены).

2. У рыб с одинаковым периодом созревания, но разным характером питания наблюдается следующее: весовой рост молодежи планктофагов в год в среднем обычно ниже, чем у бентофагов, у которых он ниже, чем у хищников. Например, у рыб с четырехлетним периодом созревания средний годовой привес (в г): у пузанка — 35, у тарани, леща — 50—150, у судака, сома — 300, 500.

3. Эта закономерность нарушается, если сравниваемые рыбы обладают разной активностью. Рыбы с большей активностью или рыбы, затрачивающие много энергии на добычу пищи, растут медленнее (но это далеко не всегда — лососевые, активные мигранты, растут очень быстро). Так, среднегодовой прирост веса (в г) составляет: у бентофагов — тарани 50, леща 110—140, кутума 300, усача 500; у хищников — каспийской сельди 50, судака 150—200, сома 500—600. Разница в интенсивности весового роста у рыб-планктофагов, бентофагов и хищников возникает с момента перехода на свойственный каждой группе и виду корм и зависит главным образом от трат на добычу и генеративный обмен.

4. Весовой рост хрящевых (осетровых) и ближайших к ним костистых (лососевых) рыб подчиняется тем же закономерностям, но величина годового прироста веса, как правило, выше у костистых рыб (кроме малоактивных хищников и некоторых растительноядных рыб). Так, среднегодовой весовой прирост (в г) в период полового созревания составляет у волжской стерляди 103—166, у азовских севрюги 740, осетра 1300, белуги 7200. Если взять приросты у этих рыб за период более короткий, чем это необходимо для созревания (например 7 лет), то средний прирост веса в год составит (в г): у севрюги — 360, осетра — 500 и белуги — 3000, т. е. у хрящевых рыб отмечается та же законо-

мерность, что и у костистых: чем длительнее жизненный цикл, тем больше среднегодовой прирост веса тела, и различие начинается после перехода на свойственную каждому виду пищу.

Важно указать, что эта группа видов (так же, как и лососевые, акулые и др.) обладает огромной потенцией роста, механизм и физиологический базис которой неясен.

5. При удовлетворении пищевых потребностей рыб темп их роста зависит от внешних факторов среды обитания. Осетровые, лососевые, растительноядные и другие рыбы, тем интенсивнее увеличивают массу тела, чем выше температура (конечно, в пределах доступного каждому виду диапазона) окружающей среды.

Так, рост осетровых сибирских рек значительно ниже роста осетровых теплых водоемов. Опыт интродукции сибирского осетра *A. baeri* в Балтийское море (БалтНИИРХ, ВНИРО, Главрыбвод) помог установить, что это свойство не является закрепленной видовой особенностью. У него отмечено увеличение темпа роста сибирского осетра в более теплых и солоноватых водах Балтики (Каиров, Костричкина, статья в данном сборнике). То же отмечено для сигов, растительноядных рыб и т. д. На примере проходных и полупроходных рыб доказано, что особи, обитающие в солоноватых водах, растут интенсивнее, чем в пресной воде (опять-таки в пределах благоприятного для данного вида солевого диапазона).

Имеются и экспериментальные доказательства повышения темпа роста рыб (форелей в Японии и др.) в солоноватых и соленых водах и при повышении температуры среды.

Следовательно, в аквакультурах выгодно рыбам отдельных видов создавать условия (температуру, соленость, освещение, кормление и т. д.), при которых темп привеса будет наиболее высоким в наиболее короткие сроки, т. е. возможно повышение коэффициентов продуцирования сомы рыб.

Возникает теоретическая задача — выяснить механизм и физиологическую базу роста отдельных видов рыб, выбранных для акклиматизации и аквакультур, чтобы определить силу потенциальных возможностей роста рыб в разных условиях среды, и этот признак как важнейший ввести в биологическое обоснование выбора рыб для акклиматизации и аквакультур.

#### ОПЛАТА КОРМА ГИДРОБИОНТАМИ

В предыдущем разделе рассмотрены скорости роста и оплаты корма рыбами различных видов и определены сравнительные коэффициенты продуктивности рыб одного трофического уровня. Далее будет сделана попытка определить траты корма на весовой рост рыб в зависимости от их положения в пищевой цепи.

Первые попытки количественно определить пищевые отношения гидробионтов в море были предприняты Г. К. Петерсеном (1918). Изучая в водах Норвегии прирост камбал и потребление корма за этот же период К. Петерсен показал, что при переходе от одного звена пищевой цепи к другому количество производимого органического вещества уменьшается в 10 раз.

Несмотря на почти полувековую давность этих работ, до сих пор при определении пищевых связей в водоемах пользуются этим коэффициентом. Более надежные переходные коэффициенты, определяющие соиздание органических веществ организмами разных трофических уровней, отсутствуют.

В последние два—три десятилетия были приложены огромные усилия решить эту проблему посредством определения энергетических за-

трат организмов разных классов и трофических уровней (Ивлев, 1939, 1945; Винберг, 1965; Сущеня, 1969).

Вследствие сложности получения достоверных показателей энергетических затрат организмов, находящихся в разном физиологическом состоянии, в разных физико-химических условиях, кормящихся при разной концентрации пищи, в состоянии покоя или активности, пока не удастся получить вполне достоверных переходных трофических коэффициентов для всех групп гидробионтов.

Не отрицая огромного значения и перспективности этих работ, которые помогут найти наиболее обобщенные показатели трофических связей в бассейнах, мы считаем возможным возобновить попытки определить эти связи через питание и пищевые рационы водных организмов. К этому нас побудили следующие соображения.

Использование одного метода (энергетического) при рассмотрении чрезвычайно сложных количественных связей трофики в водоемах может привести к монотонным ошибкам и задержать решение проблемы. К тому же поток энергии направлен односторонне и траты энергии необратимы, так как она теряется в пространстве. Материя, участвующая в созидании живого, не утрачивается, а вступает в круговорот веществ неоднократно и служит основой процессов обмена веществ.

В каждом процессе обменного характера имеются два взаимосвязанных, но противоположно направленных потока: ассимиляция и диссимиляция — построение органического вещества и его разрушение. Главной стороной в этом едином, но диалектически противоречивом процессе является ассимиляция веществ, идущих на созидание живого. В результате организмы развиваются, увеличиваются в весе, продуцируют половые продукты и поддерживают численность вида. Следовательно, весовой рост особи может служить результирующим показателем полезного действия процесса ассимиляции.

Диссимиляция — в данном случае разрушение потребленного корма — является соподчиненной стороной процесса обмена веществ и показывает траты корма на жизнедеятельность живой материи. Обе стороны этого процесса можно выразить показателем полезности кормовых трат, идущих на единицу прибавления веса организма, т. е. кормовым коэффициентом (КК).

#### КОРМОВЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ ГИДРОБИОНТОВ

Напомним, что кормовой коэффициент (КК) — это весовое количество пищи (кормовых организмов), необходимое для прироста единицы веса потребителя. КК зависит от особенностей обмена веществ потребителя и от качества пищевых организмов. Для определения КК необходимо иметь всего два показателя: кормовой рацион и рост особи за определенный промежуток времени. Если наблюдения длятся долго, например, в течение биологического цикла особи, то весовой рост является результирующей процессов обмена веществ в организме и включает траты корма на энергетический, пластический и генеративный обмена особи.

На кормовой коэффициент, полученный за длительные периоды роста и развития особей (сезоны года, годы, периоды развития), не влияет изменение физико-химической среды. Это и позволяет сравнивать их. Например, возможно сравнить кормовые коэффициенты рыб со сходным характером питания, но обитающих в водоемах с различными термическим и солевым режимами и т. д.

Кормовой коэффициент зависит от стадии развития и физиологического состояния потребителя: чем моложе потребитель, тем выше темп его пластического обмена (весового прироста тела) и, следовательно, тем меньше КК.



У взрослых особей, достигших предельного размера, или у особей в период интенсивного продуцирования гонад, КК увеличивается и может приближаться к бесконечности. В таких случаях вся пища используется на энергетический и генеративный обмен (раки, достигшие предельного размера, зрелые рыбы с коротким жизненным циклом и т. д.).

Для получения надежных кормовых коэффициентов можно воспользоваться естественным весовым ростом рыб и беспозвоночных и их суточными и годовыми рационами в период их интенсивного роста.

В наших расчетах использовался средний вес впервые созревших организмов и вес особей при созревании основной массы особей поколения. Опуская особенности роста особей на разных стадиях их развития, мы вычислили их средний прирост веса в единицу времени (год) за период созревания (см. первый раздел).

М. Д. Дадибян (1955, 1955а) применил этот метод для определения кормового коэффициента севанских форелей и получил вполне достоверные данные.

Некоторые упрощения, допущенные нами при вычислении КК, позволяют воспользоваться значительным числом литературных данных и дополнить их вновь рассчитанными по весовому росту, суточным и годовым рационам для беспозвоночных и рыб.

По кормовым коэффициентам оказалось возможным построить и пищевые цепи в водоемах и определить примерные затраты на создание единицы органического вещества гидробионтами разных трофических уровней.

#### КОРМОВЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (табл. 9)

**Ракообразные.** Копепода. Суточные рационы копепода (*CalanipEDA aquedulcis* Acatia clausi) Азовского и Черного морей были получены Куделиной и Журавлевой (1963), а также Петипа (1959) при питании рачков фитопланктоном.

Калянипеда становится половозрелой через 20—25 суток. За это время ее вес достигает 0,008 мг и она съедает 0,008 мг зеленых водорослей, т. е. ее КК равен 1 (см. табл. 7); этот показатель явно занижен: по-видимому, не учтены бактерии. КК калянипеды, рассчитанный при помощи формулы Л. М. Суцzeni (1969), оказался равным 1,5. Харвей (Harvey, 1950) рассчитал, что 100 весовых единиц растительного корма (фитопланктона) может выкормить 70 весовых единиц мелких зоопланктонных организмов, т. е. КК=1,43. Йоргенс (Jorgens, 1955) под черкнул, что у растущих особей 60—72% вещества потребленного корма характеризует коэффициент полезности, а у взрослых — всего 10%. Эти коэффициенты — очень низки и не обеспечивают затраты на рост и энергетику организма. Однако следует учесть, что суточные рационы копепод определяли главным образом по свежим клеткам фитопланктона в кишечнике и полностью не учитывали аморфную массу, состоящую из животного и растительного детрита, а также бактерий.

Известно, что бактерии являются важным кормом для многих беспозвоночных (Родина, 1949; Жукова, 1954; Суцzenia, 1961 и др.), в частности для копепод, клядоцер, нерсид и др. За счет бактерий удовлетворяется от 10 до 50% их пищевых потребностей. Учитывая это, необходимо увеличить полученные коэффициенты в 1,5—2 раза, тогда для расчетов можно принять КК растущих и впервые созревших копепод равным двум (1,5—2).

Для взрослых (нерестующих) циклопид *Cyclops strenuus*, питающихся инфузориями (Богатова, 1951), получены очень высокие КК (252—420), требующие корректировки и потому не принимающиеся нами во внимание при расчетах.

Кормовые коэффициенты у беспозвоночных

Организм	Длительность созревания, сутки	Средний вес созревшей особи, мг	Корм	КК	Средний КК для расчетов	Автор приведенных данных
<b>Ракообразные</b>						
Копепода — Copepoda	20—25	0,008	Фитопланктон, зеленые водоросли	1	2	Куделина, Петипа
Кладоцера — Cladocera	25	0,035—0,06	Хлорелла	2,03—1,9	2	Сушня, Гаевская
	25	0,053	Фитопланктон и смешанный корм	5,6		
Гаммариды — Gammaridae	30—40	0,05—3,8	Энтерморфа	12,5—10,5	12	Карпевич
	30	1,83	Жгутиковые	5—6		
	40	2,08	Диатомовые	18		
Азеллюс — Asellus aquaticus	—	19,7—22,5	Опавшие листья деревьев	3—5,2	4	Леванидов
Креветки (взрослые) — Leander	41	320	Личинки хирономид	25,3		Карпевич, Богорад
<b>Черви</b>						
Нереиды — Nereidae	365	1100	Грунт	60,6	13	Яблонская
	365	1100	Органика грунта	4,5—5		
	—	—	Растительность	27,3		
<b>Моллюски</b>						
Дрейсена — Dreissena (тело)	365	400	Фитопланктон	2,8	2,3	Карпевич
	365	—	»	4—6		
Моллюски (тело) и нереиды	—	—	Фитопланктон и органика илов	8,9	—	Харвей

Клядоцера. Н. С. Гаевская (1945), наблюдавшая в прудах за приростом дафний (*Daphnia magna*), питающихся фитопланктоном, получила КК, равный 4,2 и 6.

А. М. Сушня (1961) определил суточные рационы многих клядоцер, питающихся хлореллой (*Chlorella pyrenoidosa*). Мы вычислили КК некоторых клядоцер за 25 суток питания и роста: *Bosmina longirostris* — 1,5; *Daphnia cucullata* — 1,9; *D. longispina* — 1,3; *Diaphanosoma brachyurum* — 2,1; *Polyphemus pediculus* — 2,2; *Ceriodaphnia* — 2. Таким образом, растущим клядоцерам нужно две единицы хлореллы на единицу прироста. Однако на смешанном фитопланктоне, состоявшем из клеток разной пищевой ценности, КК у диафанзом оказался равным 5,6, т. е. очень близок к данным Н. С. Гаевской и был взят для некоторых расчетов.

Гаммариды. В наших опытах (Карпевич, 1946) каспийские взрослые, нерастущие гаммариды — *Pontogammarus maeticus* охотно поедали энтероморфу, суточный коэффициент был равен 26—27% веса рачка. У растущих особей, близких к половозрелости, суточное потребление этого корма составляло около 30% их веса, а КК был около 10,5. По данным И. И. Грезе (1963), удалось вычислить КК у *Dixamine spinosa*, питающейся растительным кормом. За период роста до половозрелости (20—30 суток) их вес достиг 1,15 мг и КК оказались следующими: при питании жгутиковыми — 5—6, энтероморфой — 12, диатомовыми — 18, ульвой и цистозирой — 31 (этот коэффициент требует уточнения, так как суточное потребление ульвы и цистозир достигло значительной величины — 144% веса особи). Средний коэффициент для расчетов принят равным 12.

Креветки. Взрослых половозрелых креветок — *Leander adspersus* кормили в опытных условиях личинками хирономид (*Chironomus tentans*) в течение нескольких суток. Прирост раков за это время был незначительным и кормовые коэффициенты оказались высокими — 25,3 и 35,3 (Карпевич и Богорад, 1940). У особей азеллюс (*Aseius aquaticus*) весом 19,7—22,5 мг, питавшихся опавшими листьями, КК оказался 3—5,2 (Леванидов, 1949).

Черви. Нереиды — *Nereis diversicolor*, питаются детритом грунта, потребляли в год 66 600 мг грунта, или 4660 мг органического вещества, заключенного в нем. Прирост веса тела червей составлял за этот период около 1100 мг (Яблонская, 1952), т. е. КК при потреблении органики грунта был 4,5—5. При потреблении грубого, менее усвояемого корма — растительной пищи — КК увеличивается (27,3), при использовании наиболее питательной пищи — гидролизных дрожжей. — КК уменьшается (3,5), а при питании бактериями остается на среднем уровне — 15,5 (Жукова, 1954).

Учитывая, что нереиды в естественных условиях питаются главным образом поверхностной пленкой грунта и потребляют почти все перечисленные компоненты, можно вычислить осредненный КК. Допустим, что в пищевом рационе нереид содержатся примерно равные весовые части растений и бактерий и удвоенное количество детрита. Тогда средний КК такой пищи будет около 13 (12,9—13,2).

Моллюски. Двустворчатые молодые моллюски — *Dreissena polymorpha* в наших экспериментах получали одноклеточную водоросль сценедесмус (*Scenedesmus*) и бактерий. Вычисленные КК оказались довольно низкими: 1,8—2,8 (2,3), но следует учитывать, что около 60% веса моллюска составляет раковина. Чтобы получить представление о тратах на рост мягких частей тела дрейссен, полученные КК необходимо соответственно увеличить, тогда средняя их величина возрастет до 5.

По данным Г. Харвея (1950), КК у червей и двустворчатых моллюсков при их питании фитопланктоном составляет 9,8. Эта величина

близка к средним показателям из наших примеров. Достаточно и других данных о питании беспозвоночных растительным кормом. Но вычислить их КК трудно из-за отсутствия синхронных показателей по рационам и росту.

По мере накопления данных показатели КК, конечно, будут уточняться, но и в настоящее время можно попытаться построить пищевые цепи рыб по КК их основных пищевых организмов. Для построения законченной пищевой цепи в водоемах необходимо найти соответствующие данные для рыб. На этом мы и остановимся.

### КОРМОВЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ РЫБ

К настоящему времени накоплены многочисленные данные о качественном составе пищи рыб, об их суточных, сезонных и годовых рационах на разных этапах развития. Эти сведения позволяют выделить основные кормовые компоненты и установить потребности рыб в пище. Имеются и КК естественной пищи у некоторых рыб. Но их все еще мало. Поэтому, используя скорость весового роста особей естественных популяций рыб, мы попытались вычислить затраты основных кормов на единицу прироста рыб за избранный нами период — от момента перехода особи на обычный корм до созревания основной части поколения.

Мы рассмотрели КК у следующих рыб, достигших половозрелости: а) планктофагов, питающихся фито- и зоопланктоном; б) бентофагов, питающихся фито- и зообентосом; в) хищников, потребляющих рыб-планктофагов и рыб-бентофагов, а также хищников второго порядка.

### Осетровые

Известно, что корм, потребляемый молодью рыб, используется главным образом на пластический обмен, и вследствие этого КК у них ниже, чем у взрослых. Это положение хорошо иллюстрируется последними данными Г. Н. Мусатовой (табл. 10). Молодь осетра — *Acipenser güldenstädti* весом от 35 до 1200 мг кормили олигохетами, дафниями, личинками артемии, а подростую молодь весом от 600 до 1200 мг — гаммаридами и мизидами.

Таблица 10

Суточные рационы и кормовые коэффициенты, применяемые при выращивании молоди осетра (по Мусатовой Г. Н.)

Вес осетров, мг	Привес, мг	Суточное потребление корма, мг	КК
Олигохеты			
35	12	12	1,0
100	16	22	1,4
500	73	106	1,4
1022	92	175	1,9
Дафнии			
35	5	22	4,2
90	10,5	79	7,5
1079	29	377	13,0



Вес осетров, мг	Привес, мг	Суточное потребление корма, мг	КК
Артемия			
35	13,6	25,8	1,9
100	20,9	86,2	4,1
1000	97	376	3,9
1266	142	634	4,5
Гаммариды			
600	19	69	3,7
1138	96,2	235	2,4
1255	109	369	3,4
Мизиды			
625	46,8	126	2,7
1075	68,6	197	2,9

КК оставались устойчивыми, если корма были подходящими и доступными для этих рыб и составляли при потреблении: олигохет — 1—1,4; артемий — 1,9, 3,9—4,1; гаммарид и мизид в среднем около 3. Если корма были неподходящими, КК увеличивались и составляли при питании подрастающей молодежи осетра дафниями — 4,2, 7,5, 13. При кормлении молодежи весом свыше 1000 мг олигохетами, ее КК повысился с 1 до 1,9, артемией — с 1,9 до 4,5. У молодежи весом от 600 до 1300 мг при потреблении гаммарид и мизид КК были устойчивы (около 3).

По-видимому, у личиночных стадий рыб при обильном планктонном корме КК очень низки (1,5—3) и приближаются к КК, наблюдающимся у копепоид (2). Возможно, траты энергии мелких планктонных беспозвоночных и личинок рыб малы и близки между собой.

У подрастающих и взрослых особей увеличиваются траты энергии на поиск и добычу пищи, на генеративный обмен и темп прироста веса уменьшается, а КК увеличивается: у взрослых планктофагов до 10—16, а у бентофагов 9—14 и т. д. (табл. 11).

Таблица 11

## Кормовые коэффициенты у рыб

Рыба	Возраст, годы	Корм	КК	Средний КК для расчетов	Атор приведенных данных
<b>Растительные</b>					
Менхеден— Brevoortia tyrannus	2	Фито- планктон	42—51		По Харвею
Толстолобик — Hypophthalmichthys molitrix	Взрослые	»	50	50	
Белый амур — Stenopharingodon idella	Сеголетки	Макро- фиты	4—5		Хиклинг

Рыба	Возраст, годы	Корм	КК	Средний КК для расчетов	Автор приведенных данных
<b>Планктофаги</b>					
Тюлька — <i>Clupeonella delicatula delicatula</i>	2	Зоопланктон	10,3		Окул
Хамса черноморская — <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>	2	»	9—10	10	Никитин
азовская <i>E. e. maeticus</i>	2 Сеголетки	» »	10,9 3,5		Окул
Атерина Каспия — <i>Atherina moschoni caspia</i>	Годовики	Зоопланктон и нектобентос	10	10	Юсуфова
	Трехгодовики	Зоопланктон	16		
Уклея — <i>Alburnus alburnus</i>	—	Циклопы	8,04		Рассчитано по Ивлеву
Форель — <i>Salmo trutta</i>	—	Дафнии	6,4		Корнелиус
Нерка — <i>Oncorhynchus nerka</i>	Молодь	Зоопланктон	10,1—10,8		Крохин
Планктофаги	—	»	10—17,5		Рассчитано по Харвей
<b>Бентофаги</b>					
Барабуля <i>Mullus barbatus</i>	3	Нериды	50		Липская
молодь	3—4	Гаммариды	13		Никитин
Вобла — <i>Rutilus rutilus caspicus</i>	3—4	Мизиды Дрейссена	9 30	30	Бокова, Карлович
Камбала — <i>Pleuronectes platessa</i>	—	Тело мидий	9—14,5	14	Бен-Дауэс
Ставрида — <i>Trachurus punctatus</i>	—	Мидии Гаммариды	29 14		Форгуна- това
Бентофаги	—	Зообентос	11		Харвей
Форели оз. Севан: <i>Salmo ischchan</i>					
Бахтак зимний	2+	Гаммариды	7,8	7,2	Дадикян
летний	4+ 2+—4+	»	7,5		
Гегаркуни	2+—4+	Гаммариды, зоопланктон	6,8		»
Боджак	3+—4+	То же	29,4		»

Рыба	Возраст, годы	Корм	КК	Средний КК для расчетов	Атор приведенных данных
Бычок-кругляк — <i>Neogobius melanostomus</i>	1	Моллюски,	12		Сказкина
	2	раки	22		»
	3	»	43		»
Горбыли — <i>Corvina nigra</i>	—	Креветки, рыба	9	9	Форту- натова, Арнольди
Зеленушка — <i>Crenilabrus tinca</i>	—	Креветки, полихеты	15—24		Те же
Щука — <i>Esox lucifex</i>	2	Креветки, рыбы	6	6	»
	2	Гаммариды	11—12		Шольц
	2	Циклопы, олигохеты	13—14 3—4	13	»
<b>Хищники</b>					
Форели — <i>Salmo irrideus</i>	3	Рыба	8	8	Данные японских хозяйств
Щука — <i>Esox lucifex</i>	3	»	3—5		Рассчитано по Шольцу
	2—3	»	8,8	9	Форту- натова
Судак — <i>Lucioperca lucioperca</i>	3	»	7—8	7	Каревич
	2—3	»	5,1	5	Форту- натова
Угорь — <i>Anguilla japonicus</i>	2—3	»	7	7	Данные японских хозяйств
	Сеголетки	Беспозво- ночные	5,1	5	Форту- натова
Ерш-скорпена — <i>Scorpaena porcus</i>	2—3	Беспозво- ночные и рыба	6,8	7	»
	4	Рыба, кре- ветки	9		»
Сом — <i>Silurus glanis</i>	Взрослые	То же	6,2	6	»
Налим — <i>Lota lota</i>	—	Креветки, рыба	6,0		Форту- натова, Арнольди
Треска — <i>Gadus morhua morhua</i>	2—4	Рыба	7,5	7,5	Тарвер- диева
Хищники	—	»	13—17		Рассчитано по Харвею
Желтохвост и др. — <i>Seriola quinqueradiata</i>	2	»	10	10*	Данные японских хозяйств

\* Имеются потери корма.

У каспийской атерины, питающейся планктоном и нектобентосом, по данным З. А. Юсуфовой (1969), КК увеличивается с возрастом: у сеголетков он равен 3,5, у годовиков — 10 и у двух-, трехгодовиков — 16. У бычков, питающихся донными беспозвоночными, в том числе и моллюсками, по данным Е. П. Сказкиной (1969), КК годовиков равен 12, двухгодовиков — 22, и трехгодовиков — 43 (самки). Причем, у самок КК, как правило, выше, чем у самцов.

У растущих особей значительная доля пищи, идущей на пластический обмен, используется на увеличение веса тела, но в период формирования половых продуктов часть энергии пищи используется и на генеративный обмен.

Общие траты на пластический и энергетический обмен, по данным Е. П. Сказкиной (1969), сохраняются в течение всей жизни бычков, начиная с сеголетков (18,5—20,5 ккал.), но с возрастом траты перераспределяются. Увеличиваются траты на генеративный обмен и уменьшаются на прирост тела.

Все это позволяет сделать два важных вывода:

1) что у молоди всех рыб траты корма идут главным образом на энергетический и пластический обмены и КК молодых рыб меньше, чем взрослых;

2) молодая часть популяции, наиболее биологически «дешевая» в водоеме и наиболее выгодная при выращивании рыб в хозяйствах.

Ниже рассмотрим кормовые коэффициенты рыб с разным характером питания.

**Фитофаги.** У мелкой атлантической сельди-менхеден (*Brevoortia tyrannus*), питающейся преимущественно фитопланктоном, рассчитанный нами КК очень высок — 51.

У относительно крупных рыб с высоким темпом роста, например, у фитопланктофага-толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix*), КК, по нашим расчетам, около 50, по данным Б. В. Веригина, — около 40—47, а у молоди толстолобика, вероятно, КК около 20.

**Зоопланктофаги.** Для азовской хамсы (*Engraulis encrasicolus*) и тюльки (*Clupeonella delicatula*), питающихся зоопланктоном (Сорерода, личинки баянусов и моллюсков), А. В. Окул (1941) получил КК, равный 10,9 и 10,3.

В. Н. Никитин (1946) определил, что годовой рацион черноморской хамсы в 4,5—5,5 раз превышает вес особи. Средний вес двухлетней особи — около 10 г, а средний прирост веса за второй год — около 5—6 г. В течение года десятиграммовая особь потребляет около 55 г зоопланктона: следовательно, ее КК — около 10.

Несмотря на то что специальной проверки полученных для мелких рыб КК не производилось, эти коэффициенты широко использовали для расчетов продукции зоопланктона и потребности в корме этих рыб (Яблонская, 1955; Карпевич, 1964; Майский, 1964) и обычно получали приемлемые величины.

Для молоди уклен (*Alburnus alburnus*), питающейся циклопами (сточные рационы получены В. С. Ивлевым, 1961), рассчитанный нами КК был равен 8,04. КК у молоди нерки (*Oncochynchus nerka*), питающейся зоопланктоном, равен 10,1—10,8 (Крохин, 1957).

Севанские форели питаются преимущественно зоопланктоном и гаммаридами. М. Г. Дадикян (1955) получил среднегодовые приросты веса у разных групп форелей в возрасте от 2+ до 7+ и рассчитал их годовые пищевые рационы и КК. Мы выделили приросты веса и КК только для молодых особей — в возрасте 2+, 3+, 4+ (впервые созревающие рыбы имеют 4—5 лет). Для молодых особей КК за период их роста были следующими



Бахтак		
зимний	. . . . .	7,8
летний	. . . . .	7,5
		Гаммариды и зоопланктон
Гегаркунн	. . . . .	6,8
Боджак	. . . . .	29,4

КК у форелей более старшего возраста (5+ и 7+) увеличивались и были соответственно 23, 26 и 45, что зависело от снижения темпа весового прироста в период интенсивных трат корма на формирование половых продуктов.

### Бентофаги

У взрослой барабули (*Mullus barbatus*) при питании гаммаридами суточный рацион составляет 8,6% веса тела, а при питании нереидами — 11,2% (Карпевич, 1951). У взрослых особей среднесуточное потребление пищи в течение года составило 10,3% веса тела (Липская, 1959). Тогда трехлетние особи весом 56 г должны потреблять в год (при интенсивном питании в течение 260 суток) около 1500 г корма. Прирост особи за третий год принимаем около 30 г, тогда КК равен 50. Этот КК очень высок, и, по-видимому, зависит от больших трат барабули на построение половых продуктов (Липская, 1967). Средний вес икры, выметанной барабулей, составляет около 14 г, если этот вес прибавить к ее годовому привесу, тогда КК будет около 34. Возможно, барабуля интенсивно питается меньшее число суток в году (200), тогда и КК ее уменьшится до 26. У молоди барабули КК значительно ниже (13).

Каспийская вобла (*Rutilus rutilus*) в наших экспериментах питалась моллюсками и ракообразными. Кормовой коэффициент при питании моллюсками принят равным 30, а при питании мизидами — 9 (Бокова, 1939; Карпевич, 1940).

Рассчитанные нами кормовые коэффициенты для морской камбалы (*Pleuronectes platessa*), по данным Бен Дауеса (Ben Dawes, 1930), оказались: при питании телом мидий — 14,5, а живыми мидиями (со створками) — в среднем 28 (25—35).

Кормовой коэффициент ставриды (*Trachurus trachurus*) при питании гаммаридами — 14 (Фортунатова, 1948); для бентофагов, рассчитанный по данным Х. Харвея (1950), — примерно 9—11.

Таким образом, для бентофагов, потребляющих моллюсков, принят КК около 28—30, потребляющих червей и гаммарид, — 9—14.

Суточные рационы бычков Азовского моря, полученные Е. П. Сказкиной (1969), позволили установить их КК. Расчет сделан по тратам энергии на пластический обмен (прирост веса тела) и созревание икры.

Относительные траты энергии пищи на весовой прирост бычков по мере их роста уменьшаются, а на формирование икры — увеличиваются. Среднегодовой рацион двухгодовалых самок и самцов весом около 30 г, составляет 543 г, а КК — 22,1 (самок — 31:1 и самцов 16,5).

### Хищники

Данные по суточным рационам хищных рыб немногочисленны, но довольно однообразны, и потому их можно считать достоверными.

Суточный рацион щуки (*Esox lucius*), впервые определенный К. Шольцем (1932), составлял около 4% веса тела. Если корм — рыба, КК равен 3—5, если — гаммариды и циклопы — 11—14 (см. табл. 3).

Прямые и длительные наблюдения К. Р. Фортунатовой (1955) за питанием и ростом трех- и четырехлетней щуки в дельте Волги позво-

лили определить ее КК при потреблении мелкой рыбы (8,8). У растущего судака (*Luciopega luciopega*) КК был равен 5,1; у сеголетков черноморского ерша (*Scorpena scorpa*) — 5,1; у двух-, трехлетков — 6,8, у четырехлетков — 9; у сома (*Silurus glanis*) — 6,2 (Фортунова, 1961).

По нашим данным, у взрослого судака в эксперименте при питании воблой и бычками КК равнялся 7. Эта величина подтвердилась и другим расчетом. Если принять, что судак в трехлетнем возрасте в год прибавляет 600 г (Бердичевский, 1964), а суточное потребление корма составляет 3% веса тела (примерно 24 г в сутки), тогда при среднем весе его тела, принятом равным 800 г, и периоде интенсивного питания, примерно 200 суток в год, можно легко подсчитать, что судак потребляет около 4800 г пищи, и тогда КК равен 8. У четырехлетков он составит по подобному расчету 10—11.

Таким образом, можно принять КК судака в возрасте двух-, трех лет при питании рыбой близким 7—8, у более взрослого — 10 и выше.

У растущей трески (*Gadus calarias morhua morhua*), питающейся рыбой (мойвой — *Mollotus villosus*), КК равен 7,5 (Тарвердиева, 1952).

В японских товарных хозяйствах при массовом выращивании хищных рыб и их откорме свежей мелкой рыбой приняты следующие КК: для угря (*Anguilla japonica*) — 7, для желтохвоста (*Seriola quinquiradiata*) — 10 (с учетом потери корма). Форель кормят сухим смешанным кормом из расчета КК=2, но на изготовление 1 кг сухого корма требуется 4 кг сырой рыбы и других компонентов, следовательно, КК по сырому весу равен 8.

По данным Харвея (1950), КК хищников — около 13—17 (если принять его исходные данные: на четырех и семи граммах рыбпланктофагов продуцируется 0,3 г хищника). Этот кормовой коэффициент, по-видимому, завышен для молодых рыб.

Можно было бы привести и некоторые другие данные по питанию и КК рыб, но пока мы ограничимся изложенным и примем для расчетов следующие средние кормовые коэффициенты рыб:

Корм	Рыба	КК
	Фитофаги	
Фитопланктон		50
Фитобентос		45
	Планктофаги	
Зоопланктон		10
	Бентофаги	
Раки, черви		9—14
Тело моллюсков		14
Моллюски с раковинной		30
	Хищники — малоактивные	
Рыба		5
	Хищники — активные	
Рыба		7

#### ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ РЫБ

Первым звеном пищевых цепей в водоемах являются растения: фитопланктон и фитобентос, а также детрит и бактерии. Второе звено — беспозвоночные, третье — «мирные» рыбы или хищные беспозвоночные и четвертое — хищные рыбы.

Данные о составе пищи рыб и их кормовые коэффициенты (КК) позволяли построить конкретные пищевые цепи рыб с разным характе-

ром питания, но мы составили упрощенные цепи, чтобы показать разницу в трате и оплате кормов рыбами-планктофагами, бентофагами и хищниками (табл. 12).

Таблица 12

Затраты корма на прирост единицы веса гидробионтов  
в разных пищевых цепях (в сырых весах)

Пищевая цепь	КК *	Траты корма, выраженные в первом звене
Фитопланктон и бактерии —	—	2—5,6
— зоопланктон —	2—5,6	2—5,6
— планктофаги (тюлька) —	11	22—61
— хищники (судак)	7	154—431
Фитопланктон —	—	—
— моллюски (дрейссена) —	2,8	2,8
— бентофаги (вобла) —	30—15**	84
— хищники (сом)	6	504
Макрофиты —	—	—
— гаммариды —	10	10
— бентофаги —	14	140
— хищники	7	980
Органическое вещество грунта —	—	—
— nereidy —	5	5
— бентофаги (барабуля) —	12	60
— хищники	9	540
Фитопланктон —	—	—
— рыба-фитофаг (менхеден) —	50	50
— треска	7,5	375
Фитопланктон —	—	—
— зоопланктон (копепода) —	2	2
— сельдь —	11	22
— лосось	10	220

\* Используются КК для растущих консументов.  
\*\* Тело моллюсков.

Как было показано выше (см. табл. 10), копеподам на единицу прироста требуется всего две весовых единицы фитопланктона; клядоцерам несколько больше — 5,6, поэтому наименьшее количество органического вещества затрачивается в тех пищевых цепях, вторым звеном которых используется в качестве пищи фитопланктон, а в третьем — зоопланктон. Естественно, что эти звенья и вся пелагическая цепь обходятся водоему наиболее «дешево».

Донные малоактивные беспозвоночные — моллюски и nereиды — погребляют относительно мало корма на единицу прироста. Если первые питаются фитопланктоном и бактериями, а вторые — органикой грунта, то их КК равен соответственно 5 и 2,8; у более активных ракообразных КК — 12.

По-видимому, активные гидробионты, взрослые слаборастущие особи и питающиеся малокалорийной или грубой, плохо усвояемой пищей «удорожают» пищевую цепь. Поэтому мирные рыбы, потребляющие нектобентических ракообразных, моллюсков и др., обходятся водоему несколько «дороже», чем планктофаги.

Если рыбы-фигофаги на единицу прироста веса тратят 40—50 единиц кормов, то они, хотя и занимают в пищевой цепи водоема второе звено, по-видимому, обходятся водоему «не дешевле» третьего, т. е. столько же, сколько и мирные рыбы-планктофаги и некоторые бентофаги (если выразить потребность в корме рыб через первое звено их пищевой цепи).

Что касается хищников (четвертое звено), то наиболее «дешевы» те из них, которые питаются рыбами-планктофагами, рыбами, потребляющими моллюсков и nereид; более дорогими оказываются хищники, питающиеся рыбами, которые в свою очередь потребляют ракообразных\* и других рыб.

Если единица веса хищников первого порядка (четвертое звено) обходится водоему в 500—600 единиц корма, то хищников второго порядка (пятое звено) — в 3500—5000\*.

Однако следует подчеркнуть, что при высоких тратах кормов на хищников величина оплаты ими этих трат наибольшая. Если тюлька в среднем в год увеличивает свой вес на 1—2 г, то судак — на 192 г, но скорость оплаты корма у тюльки выше, чем у судака: тюлька созревает за 2 года, а судак за 5 лет. Учтя эти показатели ( $192 \times 2 : 1 \times 5$ ), находим, что сравнительный коэффициент их продуктивности (СКП), равен 77, т. е. особи судака в 77 раз продуктивнее тюльки, в 44 раза — пузанка и только в 3,8 раза продуктивнее воблы (табл. 13). У длиннокцикловых рыб (осетровые), даже способных набирать очень большой вес в единицу времени, СКП по сравнению с жертвой может быть ниже, чем у более короткоцикловых хищников, но обладающих высокой скоростью роста (лососевые, судак).

Интересно отметить, что, по-видимому, наименее выгодными с позиции кормовых затрат и их оплаты могут оказаться мелкие хищники (ерши, скорпены и т. д.), а также очень крупные хищники второго порядка (акулы, белуги, сомы и др.), которые питаются и мирными и хищными половозрелыми рыбами и тем самым удлиняют пищевую цепь еще на 1—2 звена. Наиболее «выгодны», по-видимому, рыбы, потребляющие мелких короткоцикловых кормовых организмов, молодь и личинок, а также малоактивных гидробионтов.

Многие пищевые цепи рыб, как видно, обходятся «дешевле», чем если бы был принят для расчетов кормовых трат на всех трофических уровнях коэффициент, равный 10. Однако ввиду разветвленности пищевых цепей в водоемах и значительного их удлинения из-за наличия хищников во всех звеньях, а также из-за включения слаборастущих, старых особей и т. д., пищевые траты при переходе от одного трофического уровня к другому оказываются более высокими, и поэтому коэффициент 10, по-видимому, часто пригоден для ориентировочных расчетов гипотетических цепей в океане, морях и других крупных водоемах.

При построении конкретных пищевых цепей можно получить более реальные величины трат на рост отдельных консументов и выделить более «рентабельные» пищевые цепи, при помощи которых возможно под-

\* Возможно, что при переходе на энергетические показатели эти выводы изменяются.



бирать для выращивания и акклиматизации наиболее биологически «выгодных» рыб.

Таблица 13

Сравнительные показатели трофических трат и их оплаты в пищевых цепях гидробионтов (на примере южных морских бассейнов)

№ пищевой цепи	Траты			Оплата			
	пищевая цепь	КК	корм, выращенный в первом звене, г	средне-годовой прирост веса за период созревания, г	срок созревания, годы	СКП конечных звеньев	сравнительная рентабельность пищевых цепей
Эталон — первая пищевая цепь							
I	Фитопланктон —	—	—	—	—	—	—
	— копепода —	2	2	—	—	—	—
	— тюлька	11	22	1	2	77	1
II	Фитопланктон —	—	—	—	—	—	—
	— копепода —	2	2	—	—	—	—
	— пузанок —	11	22	35	4	44	0,6
	— судак	7	154	192	5	—	—
III	Фитопланктон —	—	—	—	—	—	—
	— моллюски —	2,8	2,8	—	—	—	—
	— вобла —	30	84	40	4	3,8	0,05
	— судак	7	588	192	5	—	—
IV	Органическое вещество грунта —	—	—	—	—	—	—
	— nereidy —	5	—	—	—	—	—
	— бычки —	12	60	15	2	—	—
	— судак	7	420	192	5	5	0,06
V	Органическое вещество грунта —	—	—	—	—	—	—
	— nereidy —	5	5	—	—	—	—
	— бычки —	12	60	15	2	8,8	0,11
	— осетр (каспийский)	7	420	1000	15	—	—
VI	Органическое вещество грунта —	—	—	—	—	—	—
	— nereidy —	5	5	—	—	—	—
	— бычки —	12	60	15	2	46	0,3
	— белуга	7	420	7000	20	—	—
VII	Органическое вещество грунта —	—	—	—	—	—	—
	— nereidy —	5	5	—	—	—	—
	— бычки —	12	60	15	2	53	0,7
	— гибрид белуга × стерлядь	7	420	2000	5	—	—

Для сравнения были составлены упрощенные пищевые цепи (ПЦ): из четырех звеньев, но в одних — первичное и конечное звенья сохранялись постоянными, а менялось среднее; в других — менялись первичное или конечное звенья (см. табл. 13).

При сравнении двух первых пищевых цепей, очень близких по составу звеньев (первая: фитопланктон — копепода — тюлька — судак; вторая: фитопланктон — копепода — пузанок — судак), выяснилось, что при одинаковой трате корма на единицу весового прироста консументов и при изменении только одного звена (пузанок вместо тюльки)

биологическая стоимость второй цепи увеличивается, а биологическая «рентабельность» снижается и составляет 0,6 по сравнению с первой. Это происходит в связи с удлинением жизненного цикла пузанка и, следовательно, с замедлением оборачиваемости органического вещества в этой пищевой цепи.

В наших примерах наиболее низкая рентабельность у третьей и четвертой пищевых цепей, третьи звенья которых составлены из донных, относительно длинноцикловых видов. Из них цепь «фитопланктон — моллюски — вобла — судак» оказалась наиболее «дорогой» в связи с низкой оборачиваемостью органического вещества в ней, СКП судак — вобла 3,8, и эта цепь в 20 раз менее рентабельна, чем первая, и в 12 раз, чем вторая. В пятой, шестой и седьмой ПЦ первые звенья (органика грунта, неренды, бычки) оставались постоянными, но изменялось конечное звено (осетр, белуга, гибрид белуга × стерлядь). Рентабельность ПЦ, замыкающейся осетром из Каспия, оказалась самой низкой (8,8). Наиболее «рентабельной» оказалась пищевая цепь с конечным звеном гибрид белуга × стерлядь (СКП=53). Рентабельность пищевых цепей осетровых оказалась меньшей, чем можно было ожидать по интенсивности роста их веса (0,1—0,7 эталона). По-видимому, биологическая стоимость пищевых цепей осетровых еще увеличится при поедании ими не бычков, а длинноцикловых рыб (воблы и др.) и уменьшится при поедании более короткоцикловых жертв (тюльки).

Даже на малом числе примеров (см. табл. 13) легко заметить, что наиболее «рентабельны» и «дешевы» пищевые цепи пелагиали и менее — дна, что обусловлено большей скоростью оборачиваемости органического вещества в пелагических цепях. Поэтому при нарушении размножения ценных промысловых рыб морей, преимущественно связанных донной пищевой цепью, или при их перелове короткоцикловые мелкие рыбы, часто планктофаги (тюлька, килька, атерина и др.), очень быстро занимают первое место в ихтиомассе бассейнов.

Для подавления мелких малоценных пелагических рыб может быть полезно и биологически выгодно увеличение численности хищников — аборигенов и акклиматизантов. Однако для каждого случая желательны составлять хотя бы ориентировочные пищевые цепи и оценивать их рентабельность.

## ВЫВОДЫ

1. Кормовые ресурсы составляют важнейшую часть органического вещества водоемов — «его оборотный капитал».

От скорости оборота этого капитала преимущественно в пищевых цепях зависит и «прибыль», т. е. величина полезной продукции водоемов. В свою очередь оборачиваемость пищевых веществ зависит от скорости их утилизации консументами, от величины и скорости накопления ими массы тела и от скорости оплаты кормовых затрат. По этим показателям можно определить «биологическую стоимость» любого гидробионта.

2. В понятие «биологическая стоимость рыб» входят: кормовые траты на прирост единицы веса особи (КК), величина оплаты этих трат в виде массы тела (средний прирост веса в единицу времени, получаемый за период созревания особи) и скорость оплаты (длительность периода созревания или любой другой период).

В понятие «биологическая стоимость пищевых цепей» входят те же показатели, но для всех организмов, связанных этой пищевой цепью.

3. Кормовые траты на прирост единицы веса консументов определены по кормовым коэффициентам (КК), а те, в свою очередь, по данным весового роста гидробионтов и по их суточным и годовым рационам, полученным в эксперименте и в результате наблюдений. Приняты

для вычислений следующие КК: копепода (корм фитопланктон) — 2; клядоцера (корм фитопланктон) — 5,6; гаммариды (корм энтероморфа) — 12; полихета (корм органическое вещество грунта) — 5; моллюски-фильтраторы — 5; рыбы-фитофаги — 40—50; рыбы-зоопланктофаги — 10; рыбы-моллюскоеды — 30; рыбы-ракоеды — 9—14; рыбы-хищники — 5—7.

4. У рыб с одинаковым периодом созревания, но разным характером питания темп весового роста особи не идентичен: часто наименьший прирост сомы наблюдается у зоопланктофагов, больший — у бентофагов и наибольший — у хищников.

Первые две категории рыб занимают один трофический уровень и траты корма на их рост зависят в первую очередь от трат беспозвоночных второго трофического уровня, составляющих основной корм мирных рыб. Хищники занимают четвертый и пятый трофический уровни и потому траты на рост и жизнедеятельность их особей зависят от организмов второго и третьего трофического уровней.

5. Кормовые траты на прирост единицы веса сомы рыб, выраженные в показателях первого трофического уровня, наименьшие у планктофагов, более высокие у бентофагов и наиболее высокие у хищников. Однако у бентофагов и, особенно, хищников темп накопления массы тела выше. Если они к тому же быстро созревают, то ускоряется оборачиваемость органического вещества в водоемах, и с биологических, и, безусловно, с хозяйственных позиций эти рыбы могут быть рентабельнее «дешевых» планктофагов.

6. Оценить соматическую продуктивность рыб помогает сравнительный коэффициент продуктивности (СКП), который получается от сравнения величин среднегодового привеса особи, взятого за период ее роста и созревания, с такими же показателями любой другой рыбы. Среди планктофагов наиболее продуктивной оказалась пелядь, среди бентофагов — аральский усач, кутум, сазан, среди хищников — лососевые, сом, полосатый окунь, судак, белуга.

Особо высокий СКП обнаружен у лососевых. Они обладают огромной потенцией роста и относительно коротким периодом созревания. Осетровые, обладающие огромной потенцией роста, по продуктивности уступают лососевым вследствие чрезвычайно длительного периода созревания. В этот период корм, использованный на прирост тела рыб, как бы «омертвляется» — выводится из кругооборота веществ, что снижает промысловую продуктивность водоемов и повышает «биологическую стоимость осетровых.

7. Биологическая стоимость рыб тем больше, чем меньше прирост веса особи в период ее созревания, чем длительнее этот период и чем дальше она отстоит от первичного трофического звена.

8. Для натурализации желательно отбирать объекты относительно быстро созревающие и с высоким темпом накопления массы тела, так как их эксплуатация в естественных водоемах целесообразна, обычно, после созревания. Для аквакультур и при товарном выращивании могут быть выгодны рыбы только с высоким темпом накопления сомы. Длительность периода их созревания не играет первостепенного значения, так как в хозяйствах снимать продукцию возможно в любое время.

При направленном формировании фауны водоемов важно определять биологическую стоимость пищевых цепей аборигенов и вселенцев.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди Л. В., Фортунатова К. Р. К экспериментальному изучению питания рыб. Тр. ЗИН АН СССР, Т. 7. Вып. 2, 1941.  
Атлас промысловых рыб. М., Пищепромиздат, 1949.  
Богатова И. Б. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* и *Cyclops viridis* Jurine. Тр. Саратовского Отделения Касп. фил. ВНИРО. Т. 1, 1951.

- Бокова Е. Н. Питание *Idothea baltica* в Черном море. Тр. Карадагской биол. станции. Вып. 12, 1952.
- Бердичевский Л. С. Биологические основы рационального использования рыбных ресурсов. ЗИН АН СССР, 1964.
- Берг Л. С. Пресноводные рыбы СССР. Часть I и II. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1948—1949.
- Винберг Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов. «Гидробиол. журн.». Т. I, № 1, 1965.
- Гаевская Н. С. Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях. «Зоол. журн.». Т. 24. Вып. 2, 1945.
- Грезе И. И. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont) в Черном море. Тр. Севаст. биол. станции. Т. 16. Киев, 1963.
- Дадикян М. Г. Питание севанских форелей. Тр. Севанской гидробиол. станции. Т. 14, 1955.
- Дадикян М. Г. Опыт определения величины годового потребления корма севанскими форелями и выедаемости отдельных представителей бентоса. Изв. АН Арм. ССР, Т. 8, 1955.
- Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. «Зоол. журн.». Т. 18. Вып. 2, 1939.
- Ивлев В. С. Биологическая продуктивность водоемов. «Успехи современной биологии». Т. 19. Вып. 1, 1945.
- Ивлев В. С. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами. Тр. Севаст. биол. станции. Т. 14. Изд. АН СССР, 1965.
- Каиров Е. А., Костричкина Е. М. Результаты интродукции осетровых в бассейне Балтийского моря (статья в данном сборнике).
- Карпевич А. Ф., Богород Г. О. Потребление корма креветкой *Leander adspersus*. «Зоол. журн.». Т. 19. Вып. 1, 1940.
- Карпевич А. Ф. Скорость преваривания у некоторых рыб Черного моря. «Зоол. журн.». Т. 20. Вып. 2, 1941.
- Карпевич А. Ф. Потребление корма *Pontogammarus maoticus* Каспийского моря. «Зоол. журн.». Т. 25. Вып. 6, 1946.
- Карпевич А. Ф. Биологические основы акклиматизации рыб в Азовском бассейне. Тр. ВНИРО. Т. 55. Вып. 2, 1964.
- Карпевич А. Ф. О биологической стоимости рыб. Тезисы доклада на конф. «Биологические основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана». Балхаш, 1967.
- Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. М., изд-во журн. «Рыбное хоз-во», 1963.
- Куделина Е. Н., Журавлева М. К. Питание копепоид и личинок баянуса в Азовском море. Тр. АЗНИИРХ. Вып. 14. М., 1963.
- Леванидов В. Я. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика *Asellus aquaticus* (L.). Тр. Всесоюзного гидробиол. общ. Т. 1, 1949.
- Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания барабули *Mullus barbatus ponticus* Essipov. Тр. Севаст. биол. станции. Т. 11, 1959.
- Липская Н. Я. Об оценке энергетических затрат на построение половых продуктов у рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 7. Вып. 6 (47), 1967.
- Майский В. Н. Возможности акклиматизации новых видов рыб в Азовском море. Тр. ВНИРО. Т. 53, 1964.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., изд-во «Советская наука», 1954.
- Никитин В. Н. Питание хамсы *Engraulis encrasicolus* в Черном море у берегов Грузии. Тр. ЗИН АН Груз. ССР, Т. 6. 1946.
- Окул О. В. Материалы по продуктивности планктона Азовского моря. «Зоол. журн.». Т. 20. Вып. 2, 1941.
- Петипа Т. С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. Сб. «Структура и динамика водных сообществ и популяций». Киев, 1967.
- Померанцев Г. П. Озеро Увильды и условия акклиматизации в нем сиговых. Тр. Уральского отд. ВНИОРХ. Т. 4, 1949.
- Романова Н. Н. Распределение бентоса в Среднем и Южном Каспии. «Зоол. журн.». Т. 39. Вып. 6, 1960.
- Родина А. Г. Бактерии как пища водных животных. «Природа», 1949, № 10.
- Рыжков Л. П. Суточный ритм интенсивности потребления кислорода у личинок и мальков севанских форелей. Изв. АН СССР. Т. 13, № 12, 1966.
- Стройкина В. Г. Питание гаммарусов в озере Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станции АН Арм. ССР. Т. 15, 1957.
- Старк И. Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море. Тр. АЗНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960.
- Сущеня Л. М. Пищевые потребности планктонных ракообразных, рассчитанные по интенсивности дыхания. Научн. докл. высш. школы. Серия биол., № 4, 1961.
- Салимановская-Родина А. Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera*. ДАН СССР. Т. 29, № 3, 1940.
- Тарвердиева М. И. Материалы по питанию баренцевоморской трески *Gadus morhua morhua* L. в условиях эксперимента. «Вопр. ихтиол.». Т. 2. Вып. 4, 1962.
- Тимофеев И. Н. Материалы по росту азовского леща. Тр. ВНИРО. Т. 50, 1964.



- Терещенко К. К. Лещ Каспийско-Волжского района, его промысел и биология. Тр. Астрах. ихт. лаб. Т. 4. Вып. 2, 1917.
- Терещенко К. К. Вобла, ее рост и плодовитость. Тр. Астрах. ихт. лаб. Т. 3. Вып. 2, 1923.
- Фортунатова К. Р. Очерк биологии питания *Trachurus trachurus* L. Тр. Севаст. биол. станции АН СССР. Т. 6, 1949.
- Фортунатова К. Р. Биология питания морского ерша. Тр. Севаст. биол. станции. Т. 7, 1941.
- Хиррина В. А. Материалы по питанию некоторых бентосоядных рыб в прибрежной зоне Черного моря у Карадага. Тр. Карадагской биол. станции. Вып. 10. Изд. АН УССР, 1950.
- Чугунов Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд-во АН СССР, М., 1959.
- Яблонская Е. А. Некоторые данные о росте и обмене веществ у верховки *Leucaspis delineatus* L. в период нереста. Тр. Всесоюзного гидробиол. общ. Т. 3, 1951.
- Harvey H. W. On the production of living matter in the sea off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U. K., Vol. 29, No. 1, 1950.
- Dawes B. Growth and maintenance in the plaice (*Pleuronectes platessa*). J. Mar. Biol. Ass. U. K. Vol. XVII, No. 3, 1931.
- Petersen C. G. The sea bottom and its production of fish-food. Rep. Dan. Biol. Sta. No. 25, 1918.
- Scholz C. Experimentelle Untersuchungen über die Nahrungsverwertung des ein- und zweisömmerigen Hechtes. Z. Fischeret. Bd. XXX, H. 4, 1932.

#### ON THE BIOLOGICAL COST OF FISH OF VARIOUS TROPHIC LEVELS (SELECTION OF FISH FOR AQUACULTURE AND ACCLIMATIZATION)

A. F. Karpevich

##### SUMMARY

When selecting species for aquaculture and acclimatization it is important to evaluate the biological advantages of transplants over indigenous species. An attempt has been made at determining a comparative somatic productivity of fish of various trophic levels, inhabiting cold and relatively warm waters of the USSR. The comparative factor of somatic productivity of fish (CFP) depends on their body weight and rate of weight increase in the period of maturation. Of fish, characterized by the same period of maturation, plankton feeders show the lowest factor of somatic productivity. Usually, their rate of weight increase is also the lowest but the rate of imaturation is the highest, which contributes to a more rapid cycle of organic matter in the food resources of a water body. Moreover food chains, composed of pelagic organisms, are the cheapest from the point of view of food losses. Food chains of bottom fishes, especially predatory fishes, are more costly biologically. Due to the low somatic productivity, marketable products, obtained from short-cycle plankton feeders, are of a low quality.

The consumption of greater amounts of food by predatory fish results in a higher rate of weight increase, and, not infrequently, in a higher somatic productivity factor, so that high quality marketable products are obtained. The highest productivity factor is found to occur in salmon and sturgeons. The latter, owing to an extended period of maturation, are slow in repaying the food required for their growth and maintenance, and appear to be more costly to the body of water, than are other predators, salmon particularly.