

В. И. СИНЮКОВА

ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК ЧЕРНОМОРСКОЙ СТАВРИДЫ

Ставрида является одной из основных промысловых рыб Черного моря. Ее численность так же, как и численность многих других промысловых рыб (хамсы, кефали, барабули), подвержена резким колебаниям. Одна из главнейших причин этих колебаний — различное выживание икры и личинок в отдельные годы — до настоящего времени изучена мало.

В литературе существует много данных, свидетельствующих о том, что выживание личинок зависит от количества доступных кормовых организмов в период перехода их на экзогенное питание (Hjort, 1914; Сушкина, 1940; Soleim, 1942; Матвеева, 1952; Световидов, 1952; Дементьева, 1958; Владимиров, 1953; Павловская, 1955; Крыжановский, 1956; Ревина, 1958; Гербильский, 1957; Покровская, 1957 и др.). Наряду с этим, рядом авторов высказывается мнение об отсутствии зависимости между величиной биомассы планктона и численностью поколений и о высокой адаптации личинок к неблагоприятным кормовым условиям (Владимиров и Семенов, 1959; Дехник, 1960; 1961; Дука, 1961; Никольский, 1949; Николаев, 1958 и др.). Т. В. Дехник на примере хамсы и ставриды показала, что основные потери приходятся на эмбриональный период развития и на период желточного питания. На основании сопоставления показателей смертности в личиночный период развития с численностью кормовых организмов Дехник делает вывод, что величина смертности личинок этих рыб не зависела от плотности потребляемых ими организмов и высказывает предположение, что выживание личинок не лимитируется количеством кормовых организмов в море.

Высказанное Т. В. Дехник предположение основано также на результатах исследований питания личинок хамсы (Дука, 1961) и ставриды (наши наблюдения), которые проводятся параллельно с изучением колебаний численности личинок хамсы и ставриды в процессе развития.

В настоящем сообщении приводятся качественная и количественная характеристики питания личинок ставриды и данные по обеспеченности их кормом в период перехода на экзогенное питание.

Наблюдения за питанием личинок ставриды проводились в 1957—1959 гг. в трех районах Черного моря: в Евпаторийском, Прибосфорском и в районе Севастополя (Камышовая бухта). В работу включены также данные наблюдений, проведенных в 1955 г. в Севастопольской бухте.

В основу исследований положены сборы личинок и планктона на многосуточных станциях, где наблюдения проводились через каждые 4 часа. Для того, чтобы иметь представление о питании за каждый час

суток, в каждые последующие сутки пробы брались на час раньше предыдущих.

В Евпаторийском районе работы проводились с 5 по 12 июля и с 5 по 8 августа 1957 г. в 14 милях от берега по траверзу м. Лукулл. Этот район был выбран потому, что он является местом нереста ставриды и характеризуется очень слабым течением, что обеспечивает относительное постоянство гидрологического режима. Пробы брались во время дрейфа судна «Академик А. Ковалевский» обычной ихтиопланктонной сеткой диаметром 80 см. из газа № 14 с горизонтов 0, 5, 10 и 25 м. Для количественных расчетов делались вертикальные ловы с горизонтов 50—25 и 25—0 м.

В 1957 г. нерест ставриды был слабый, и за весь период наблюдений было собрано всего 152 личинки. Температура воды во время наблюдений колебалась от 19,4° до 24,5° (средняя — 21,2°).

В Прибосфорском районе в 1958 г. была проведена двухсуточная станция с 31 июля по 1 августа. Пробы собирались через каждые полтора—два часа. Всего было поймано 330 личинок. Средняя температура воды была 23,2° с колебаниями от 21,7° до 24°. Под 1 м² поверхности моря насчитывалось 3 личинки.

В Камышовой бухте наблюдения за питанием личинок были проведены на семисуточной станции в 2 милях от берега с 22 по 30 июля 1959 г. Всего в пробах было 742 личинки, под 1 м² — 9 личинок. Температура воды колебалась от 21,5 до 25,5°, средняя — 23°.

В Севастопольской бухте в 1955 году брались разовые пробы еженедельно в мае, июне и июле в основном в светлое время суток. Всего было поймано 180 личинок. Температура воды изменялась от 18° до 26,5°.

Во всех случаях сборы личинок сопровождались сборами планктона. В Евпаторийском районе пробы планктона собирались в течение 3 суток через каждые 4 часа, в Прибосфорском районе и Камышовой бухте зоопланктон собирался одновременно с ихтиопланктоном. Пробы зоопланктона обработаны Э. П. Балдиной и Л. А. Дука.

По нашим наблюдениям в Евпаторийском и Прибосфорском районах и в Камышовой бухте личинки ставриды встречались на горизонтах 5—25 м, в основном, они держались в слое 10—15 м (количество личинок рассчитывалось на один лов). Ночью личинок вылавливалось в полтора раза больше, чем днем. Это обычное явление, связанное с тем, что днем личинки видят сеть и активно ее избегают.

При сопоставлении количества личинок по горизонтам в дневное и ночное время видно, что они и в том и в другом случае держатся в слое 10—15 м. Следовательно, вертикальных миграций у личинок ставриды не наблюдается.

Качественная и количественная характеристики питания личинок

По морфологическим показателям личинки ставриды разделяются на 5 размерных групп (эти группы не трактуются как этапы развития).

К первой группе отнесены предличинки и личинки длиной 2,0—2,3 мм. Питаются они только эндогенно и поэтому анализу не подвергались.

Ко второй группе отнесены личинки длиной 2,3—3,5 мм. Тело их высокое, короткое в преанальной части, окаймлено плавниковой склад-

кой, голова массивная (высота ее почти равна длине), на челюстях имеются зубы. Грудные плавники маленькие. Кишечник образует небольшой изгиб, расположенный ближе к пищеводу. Желточный мешок большой. У личинок этой группы большое значение еще имеет эндогенное питание. Жировая капля расположена в области печени, под грудными плавниками.

При изучении качественного состава питания личинок ставриды этой группы видно, что ассортимент обнаруженных пищевых организмов во всех районах довольно однообразен и ограничивается небольшим числом видов. Наименьшее их количество (3 вида) было у личинок из Евпаторийского района, наибольшее — из района Камышовой бухты (до 12 видов). Во всех случаях в пище личинок преобладали науплиусы *Copepodida* и копеподитные стадии *Oithona minuta* размерами 0,140—0,180 мм (табл. 1).

Для Севастопольской бухты в таблице приведены обобщенные данные за июнь и август. Рассматривая питание личинок этой группы отдельно по месяцам, следует отметить, что в июне личинки потребляли в пищу, главным образом, науплиусов *Copepodida* и *Infusoria*, которые в пище по весу соответственно составляли 67,10% и 21,66%. В планктоне в это время *Infusoria* (*Metacyclops mediterranea* и *Tintinnopsis cylindrica*) составляли только 0,02% от общей биомассы, а науплиусы *Copepodida* 1,23%. Следовательно, эти организмы личинками ставриды активно выбирались. В августе *Infusoria* в пище почти не встречались, а преобладали копеподитные стадии *Oithona*, которые по весу составляли до 89,58% и встречались у 54,8% личинок. *Nauplii Copepodida* встречались у 35% личинок, по весу они составляли только 9,17%. В планктоне инфузории встречались в небольших количествах (меньше 0,01%), *Nauplii Copepodida* было 1,02%, а *Oithona* в 2 раза меньше — 0,6%. Однако, личинки ставриды предпочитали последних, выбирая их из общей массы зоопланктона. Из водорослей в пище личинок очень редко встречались *Cosinodiscus sp.*

Для Евпаторийского района приводятся данные по питанию личинок ставриды размерами 2,6—3,5 мм в августе месяце. Личинки, в основном, питались науплиусами *Copepodida*, которые составляли по весу 84%, по количеству 76% и встречались у 100% личинок. Меньшее значение имели *Oithona minuta*, не превышая по весу и по количеству 16%. В планктоне по численности также преобладали науплиусы *Copepodida* (12%), а *Oithona* было в 2 раза меньше.

В Прибосфорском районе личинки ставриды этой группы питались *Oithona minuta*, которые по весу составляли 65,64%, по количеству 22,83% и были встречены у 48,60% личинок, и науплиусами *Copepodida*, которые, соответственно, составляли 21,45 и 50% и были встречены у 77,1% личинок. У немногих личинок (4,3%) в этом районе в пище были найдены копеподитные стадии *Paracalanus parvus*. По весу они составляли 6,84% и по количеству 0,62%. Таким образом, роль этих организмов в питании личинок ставриды 2-й размерной группы ничтожна. В планктоне Прибосфорского района по численности (38,46%) и по биомассе (5,61%) преобладали *Oithona minuta*, *nauplii Copepodida* было значительно меньше (соответственно 12,49 и 0,43%).

Питание личинок ставриды в Камышовой бухте было значительно разнообразнее. В их пище встречалось 12 видов животных, но основу питания составляли также науплиусы *Copepodida* (50,48% по весу, 66,97% по количеству, при 100% встречаемости) и *Oithona minuta*

Таблица 1

Состав пищи личинок ставриды 2-й размерной группы

Пищевые компоненты	Севастопольская бухта			Евпаторийский район			Прибосфорский район			Камышовая бухта		
	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %
Rhizosolenia alata Bright	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,04	0,07	0,68
Coscinodiscus sp.	0,01	0,90	8,33	—	—	—	0,03	0,41	2,80	—	—	—
Tintinnopsis cylindrica Daday	0,23	2,70	16,66	0,47	8,00	100,0	—	—	—	0,05	0,50	3,42
Metacylis mediterranea (Meresch.)	7,17	34,24	58,40	—	—	—	0,58	3,52	14,30	2,17	8,56	25,34
Copepoda ova	1,38	4,51	25,00	—	—	—	4,24	17,64	55,60	2,28	6,53	26,03
Oithona minuta (ova)	—	—	—	—	—	—	0,31	4,77	5,70	0,25	2,68	2,74
Copepoda nauplii	28,94	41,44	58,40	84,06	76,00	100,0	21,45	50,00	77,10	40,10	63,78	96,58
Harpacticoida (nauplii)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,38	3,19	14,39
Copepoda g. sp.	3,27	0,90	8,33	—	—	—	—	—	—	0,87	0,07	0,68
Paracalanus parvus Claus	—	—	—	—	—	—	6,84	0,62	4,30	—	—	—
Oithona minuta Kricz.	59,00	15,31	25,00	15,47	16,00	100,0	65,64	22,83	48,60	34,01	9,43	41,79
Harpacticoida	—	—	—	—	—	—	0,91	0,21	1,40	0,92	1,13	1,37
Lamellibranchia veliger	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,95	3,41	17,13
Gastropoda veliger	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,98	0,65	3,42

(34,01% по весу, 9,43% по количеству, при частоте встречаемости — 41,79%). Остальные организмы в пище личинок имели небольшое значение.

В планктоне Камышовой бухты науплиусов было меньше, чем взрослых *Oithona*. Первые составляли 4,82% по количеству и 0,34% — по весу, а вторые — соответственно 59,31% и 10,58%. Преобладание в пище личинок ставриды науплиусов *Soperoda*, которых в планктоне меньше, чем других организмов, свидетельствует о том, что личинки их активно выбирали из общей массы зоопланктона. Личинки ставриды второй группы так же, как и более взрослые, употребляли в пищу и яйца *Soperoda*. По весу яйца в пище обычно не превышали 4% (табл. 1, 2, 3), но по количеству в отдельных случаях достигали 32% (табл. 2), встречаясь у 55—57% личинок. Кормовой ценности, очевидно, яйца *Soperoda* не представляют. При кормлении ими в аквариуме личинок ставриды и собачек было замечено, что весь пищевой тракт личинок яйца *Soperoda* проходят без заметных изменений и в фекальных комках всегда остаются хорошей сохранности. Наши сведения совпадают с литературными данными. Так, Е. В. Боруцкий (1960) считает, что «правильнее яйца рассматривать в отношении кормовой ценности как балласт, а в отношении кормовой базы — как резерв ее». Б. С. Грезе (1923) показал, что яйца циклопов из кишечников рыб, отсаженные в профильтрованную воду, нормально развивались и из них выклевывались науплиусы. Нам не удалось вывести науплиусов *Soperoda* из яиц, прошедших через кишечный тракт личинок рыб. М. М. Грандилевская-Дексбах и В. Е. Ожегова (1950) установили факт резистентности яиц *Soperoda* к действию пищеварительных соков рыб. Моррис (R. Morris, 1955) отметил, что яйца *Artemia* личинками рыб не перевариваются, а поэтому при искусственном кормлении личинок он предложил яйца *Soperoda* из рациона исключать. Личинки рыб их поедают в больших количествах и гибнут в результате закупоривания кишечников.

К третьей группе отнесены личинки длиной 3,6—5,5 мм. Тело их окаймлено плавниковой складкой, голова массивная, зубы хорошо развиты, грудные плавники большие. Кишечник образует петлю, несколько сдвинутую к заднему отделу тела, желточный мешок очень мал. Эндогенное питание у личинок этой группы имеет очень небольшое значение.

Количество кормовых видов, как и у личинок второй группы, ограничено, их не более 12, но качественный состав несколько иной. Так, в пище личинок отсутствуют *Infusoria* и появляются *Paracalanus parvus* и *Podon polypnemoides* (табл. 2).

В Севастопольской бухте в июле и августе личинки ставриды третьей группы питались *Oithona minuta* и *Paracalanus parvus*, причем первые составляли по весу 53,38%, по количеству — 41,56%, и встречались у всех личинок. *Paracalanus parvus* имели меньшее значение; по весу они составляли 30,61%, по количеству — только 7,48% и были встречены у 36% личинок. Науплиусы *Soperoda* встречались более чем у 90% личинок, но по весу и по количеству они имели небольшое значение (соответственно 8,41 и 29,14%). У 9% личинок этой группы в пище были найдены *Podon polypnemoides*. Значение их в питании было невелико — по весу они составляли 2,25%, а по количеству — только 0,48%. В планктоне они составляли наибольший процент — 3,18, в то время как *Oithona* и *Paracalanus* — только 0,6% и 0,22%. Таким

Таблица 2

Состав пищи личинок ставриды 3-й размерной группы

Пищевые компоненты	Севастопольская бухта			Евпаторийский район			Прибосфорский район			Камышовая бухта		
	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %
<i>Metacylis mediterranea</i> (Meresch.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,04	0,46	1,8
<i>Copepoda ova</i>	1,20	17,36	54,54	0,4	24,12	56,63	0,18	1,79	16,0	1,25	10,37	17,30
<i>Oithona minuta</i> (ova)	—	—	—	—	—	—	0,72	26,10	37,0	1,80	32,50	31,10
<i>Copepoda nauplii</i>	8,41	29,14	90,90	3,45	20,21	69,00	4,25	19,57	50,0	4,77	10,83	67,30
<i>Harpacticoida</i> (nauplii)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3,41	2,56	15,60
<i>Copepoda g. sp.</i>	4,06	3,82	9,09	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paracalanus parvus</i> <i>Claus</i>	30,61	7,48	36,36	42,15	13,48	56,63	10,72	2,60	29,0	13,85	2,22	22,42
<i>Oithona minuta</i> Kricz.	53,38	41,56	100,0	24,32	39,01	100,0	66,27	45,91	89,50	73,68	40,52	73,68
<i>Podon polyphemoides</i> <i>Leuck.</i>	2,25	0,48	9,09	—	—	—	11,48	3,59	8,00	1,15	0,22	1,72
<i>Penilia avirostris</i> Dana	—	—	—	29,68	3,18	12,50	6,38	0,44	5,00	—	—	—
<i>Lamellibranchia veliger</i>	0,09	0,16	9,09	—	—	—	—	—	—	0,05	0,22	3,45

образом, и в данном случае виден отбор личинками более излюбленного корма.

Питание личинок ставриды этой группы в Евпаторийском районе почти не отличается от того, что мы наблюдали в Севастопольской бухте. Здесь также первое место занимают *Oithona*, которые встречаются у 100% личинок (24,32% по весу и 39,01% по количеству). *Paracalanus parvus* были встречены у 56% личинок, по весу они составляли 42,16%, но гораздо меньше по количеству — 13,48%. Из Cladocera в пище личинок отмечены *Penilia*. По весу эти раки составляли 29,68% и по количеству 3,18%, найдены они были у 12,5% личинок. Таким образом, в питании личинок ставриды эти животные играли второстепенную роль.

В планктоне из кормовых объектов наибольший процент по численности составляли науплиусы Copepoda — 12%, *Paracalanus* и *Oithona* составляли, соответственно, 6,52% и 5,96%. Однако, несмотря на это, два последних организма являлись основными объектами питания личинок ставриды.

В Прибосфорском районе личинки потребляли в пищу, главным образом, *Oithona*, которые по весу превышали 66%, по количеству — 45%. Встречались они у 89,5% личинок. *Penilia*, *Podon* и науплиусы Copepoda в пище личинок по биомассе не превышали 12% и по численности — 20%. В планктоне также преобладали *Oithona*, их было 38,46% от общей численности организмов и 5,61% — от общей биомассы. *Paracalanus parvus* составляли соответственно 6,08% и 2,5%. *Penilia*, *Podon* и науплиусы Copepoda не превышали 3% по численности и сорные доли процента по биомассе.

В Камышовой бухте основной пищей личинок были также *Oithona*, которые составляли 73,68% по весу пищевого комка и 40,52% — по количеству. В планктоне преобладали *Oithona*, их было 58,31% по весу и 10,58% — от общего количества организмов.

Таким образом, личинки третьей группы ставриды во всех районах питались одинаково: основу их пищи составляли *Oithona minuta*, на втором месте были *Paracalanus parvus*.

К четвертой группе отнесены личинки длиной 5,6—10 мм. Тело их окаймлено плавниковой складкой, в которой начинают закладываться базальные лучи. Зубы большие, кишечник образует петлю, желточный мешок полностью резорбирован. Грудные плавники становятся большими и широкими, приобретают большую подвижность и превращаются в органы руления. Личинки свободно перемещаются в толще воды во всех направлениях.

В пище личинок четвертой группы насчитывается 8 видов, для каждого района отдельно, не более 6. Питаются личинки, главным образом, *Oithona minuta* размерами 0,25—0,28 мм, взрослыми стадиями *Paracalanus parvus* и метанауплиусами Copepoda (табл. 3).

К пятой группе отнесены личинки 10—12 мм, с хорошо развитыми птеригофорами в спинном и анальном плавниках, в брюшных и грудных плавниках они начинают закладываться. Кишечник образует петлю ближе к заднему отделу, желудок не обособлен. Личинки этой группы питались, в основном, взрослыми стадиями *Oithona minuta*, размерами 0,25—0,28 мм и *Paracalanus parvus*, размерами 0,48—0,56 мм. В Севастопольской бухте *Oithona* в пище составляли по весу 12,33%, а *Paracalanus* — 21,68%. В Евпаторийском районе значение этих организмов, соответственно, было 35,78% и 48,56% (табл. 4).

Таблица 3

Состав пищи личинок ставриды 4-й группы

Пищевые компоненты	Севастопольская бухта			Евпаторийский район			Прибосфорский район			Камышовая бухта		
	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %
Copepoda ova	0,35	3,75	50,0	0,72	43,68	41,20	—	—	—	0,43	5,35	14,20
Oithona minuta (ova)	—	—	—	—	—	—	2,36	65,20	50,00	0,73	32,58	57,20
Copepoda metanauplii	23,27	47,40	100,0	2,45	12,48	29,50	45,48	18,70	50,00	0,92	4,50	43,00
Paracalanus parvus Claus	—	—	—	45,39	8,61	88,24	24,40	4,6	50,00	22,00	1,50	85,80
Acartia Clausi Giesbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,62	0,40	14,20
Oithona minuta Kricz.	76,38	48,85	100,0	39,00	34,23	100,0	22,10	9,3	100,0	73,30	52,67	100,0
Podon polyphemoides Leuck.	—	—	—	0,28	0,16	5,9	—	—	—	—	—	—
Penilia avirostris Dana	—	—	—	12,16	0,84	24,0	—	—	—	—	—	—
Harpacticoida	—	—	—	—	—	—	5,66	2,2	50,00	—	—	—

Таблица 4
Состав пищи личинок ставриды пятой размерной группы

Пищевые компоненты	Севастопольская бухта			Евпаторийский район		
	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %	В % % по весу	В % % по коли- честву	Частота встре- чаемости в % %
Copepoda ova	0,52	47,70	100,0	1,01	59,82	8,3
Copepoda nauplii	0,09	1,27	80,0	0,78	1,49	8,3
Paracalanus parvus Claus	21,68	19,24	100,0	48,56	9,13	100,0
Pseudocalanus elongatus Boeck	—	—	—	3,37	0,11	2,0
Cenfropages kröyeri Giesbr.	2,27	0,26	20,0	2,36	0,11	16,6
Acartia clausi Giesbr.	—	—	—	0,53	0,11	8,3
Oithona minuta Kricz.	12,33	28,20	100,0	35,78	28,66	100,0
Podon polyphemoides Leuck.	0,18	0,26	20,0	0,87	0,11	16,6
Penilia avirostris Dana	—	—	—	6,74	0,46	25,0
Decapoda zœa	26,23	1,27	20,0	—	—	—
Upogebia litoralis Risso (larvae)	31,46	1,54	20,0	—	—	—
Diogenes pugilator Roux (larvae)	5,24	0,26	20,0	—	—	—

В пище личинок из Севастопольской бухты 62,93% пищевого комка по весу составляли личинки высших ракообразных, однако сказать, что эти организмы играют большую роль в питании личинок, нельзя, так как встречались они только у 20% личинок и в очень небольших количествах (0,27—1,54%).

Таблица 5
Средние индексы наполнения кишечников личинок ставриды по районам

Группы личинок	Прибосфорский район	Евпаторийский район	Севастопольская бухта	Камышовая бухта
II	302,88	301,66	260,50	330,60
III	402,19	341,30	451,20	521,60
IV	281,19	311,67	238,02	457,81
V	—	284,00	184,72	—

На основании изложенных данных можно сделать вывод, что в рационе разных групп личинок ставриды встречается ограниченное число видов организмов (не более 12), причем в питании каждой группы преобладают 2—3 вида, а остальные имеют подчиненное значение. Количественные показатели питания личинок выражены в индексах.

Личинки ставриды питаются довольно интенсивно, индексы наполнения у разных групп колебались от 184,72 до 521,60.

Во всех районах индексы у личинок третьей группы были выше, чем у личинок второй группы. Объясняется это тем, что первые уже целиком перешли на внешнее питание, а вторые частично питаются за счет желтка. У личинок четвертой и пятой групп индексы меньше, чем у третьей. Это обычное явление: с ростом личинок абсолютное значение индексов уменьшается.

Питание молоди

Молодь, размерами 12—57 мм, ловилась сачком под куполами мидуз в Евпаторийском районе и в Севастопольской бухте.

По внешним морфологическим признакам мальки разделены на размерные группы, которые совпадают с этапами, выделенными Н. И. Ребиной (1958).

К первой группе отнесены мальки длиной 11,6—20 мм с хорошо развитыми плавниками, четко выраженной боковой линией, намечающейся дифференцировкой кишечника. Питаются мальки этой группы взрослыми формами *Oithona* и *Paracalanus* (таблица 6), но наряду с ними в пище приобретают значение и *Cladocera* (в Евпаторийском районе — 15,88% по весу и 4,34% — по количеству). В пище немногих мальков встречались также личинки высших раков и моллюсков.

Ко второй группе отнесены мальки длиной 21—32 мм. Пищеварительный тракт их разделен на хорошо выраженный желудок и кишечник, имеются небольшие пилорические придатки.

В списке пищевых компонентов этой группы мальков насчитывается 19 видов организмов. В Севастопольской бухте преобладали *Oithona minuta* 36,15% по весу и 54,80% — по количеству и в Евпаторийском районе — *Upogebia litoralis* — 80,99% по весу, 29% — по количеству при 100% встречаемости.

К третьей группе отнесены мальки длиной 50—57 мм. Мальки имеют вполне сформированный пищеварительный тракт с хорошо развитыми пилорическими придатками.

Первое место в питании этой молоди принадлежит высшим ракообразным и личинкам рыб, *Oithona* и *Paracalanus* встречаются в очень малых количествах.

Таким образом, с возрастом спектр питания молоди ставриды меняется — низшие ракообразные сменяются высшими, а более крупная молодь переходит на питание личинками рыб.

Суточный ритм питания

О суточном ритме питания личинок ставриды в литературе сведений нет. На основании многосуточных наблюдений — 2-суточной станции в Прибосфорском, 8-суточной в Евпаторийском районах и 7-суточной в Камышовой бухте нами было получено представление о ритме их питания.

Ночью личинки ставриды не питаются. Они начинают охотиться с

Состав пищи мальков ставриды

Пищевые компоненты	Севастопольская					
	11,6 — 20 мм			20,1 — 32 мм		
	В % % по весу	В % % по количеству	Частота встречаемости в % %	В % % по весу	В % % по количеству	Частота встречаемости в % %
<i>Copepoda ova</i>	6,32	70,02	85,7	0,50	33,18	25,0
<i>Copepoda nauplii</i>	0,68	0,12	43,0	—	—	—
<i>Cirripedia nauplii</i>	—	—	—	0,15	0,15	33,4
<i>Cypris-larvae Cirripedia</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Paracalanus parvus Claus</i>	8,28	0,75	100,0	3,69	6,41	66,6
<i>Pseudocalanus elongatus (Boeck)</i>	5,51	0,18	28,6	19,03	2,17	66,6
<i>Centropages kröyeri Giesbr.</i>	—	—	—	0,20	0,02	8,3
<i>Acartia clausi Giesbr.</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Oithona minuta Kricz.</i>	64,0	28,18	85,7	36,15	54,80	66,6
<i>Harpacticoida</i>	—	—	—	0,04	0,03	8,3
<i>Podon polyphemoides Leuck.</i>	2,94	0,54	8,57	2,36	1,15	8,3
<i>Penilia avirostris Dana</i>	—	—	—	0,18	0,02	8,3
<i>Microniscus</i>	—	—	—	0,01	0,02	8,3
<i>Decapoda zœa</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Xantho hydrophilus Herbst (larvae)</i>	—	—	—	5,26	0,18	33,4
<i>Pilumnus hirtellus Leach. (larvae)</i>	—	—	—	1,75	0,06	16,6
<i>Upogebia litoralis Risso (larvae)</i>	12,15	0,12	28,6	14,91	0,49	66,0
<i>Leander sp. (larvae)</i>	—	—	—	4,09	0,14	16,6
<i>Diogenes pugilator Roux (larvae)</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Lamellibranchia veliger</i>	0,04	0,03	14,3	2,76	0,83	16,6
<i>Gastropoda veliger</i>	0,08	0,06	14,3	8,62	0,34	16,6
Личинки рыб	—	—	—	0,30	0,01	8,3
Аморфная масса	—	—	—	—	—	—

Таблица 6

различных размерных групп

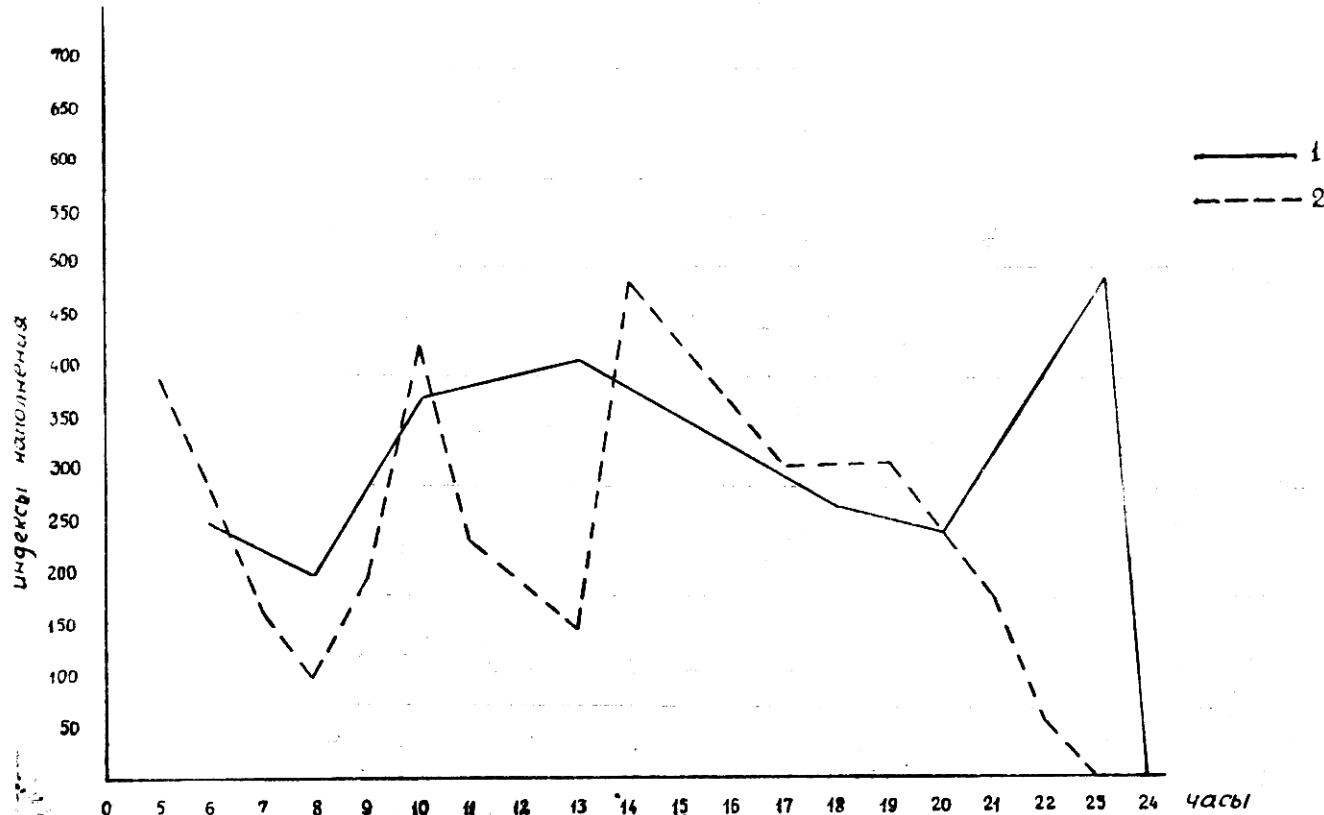


Рис. 1. Суточный ход питания личинок ставриды второй группы:
 1. Прибосфорский район.
 2. Камышовая бухта.

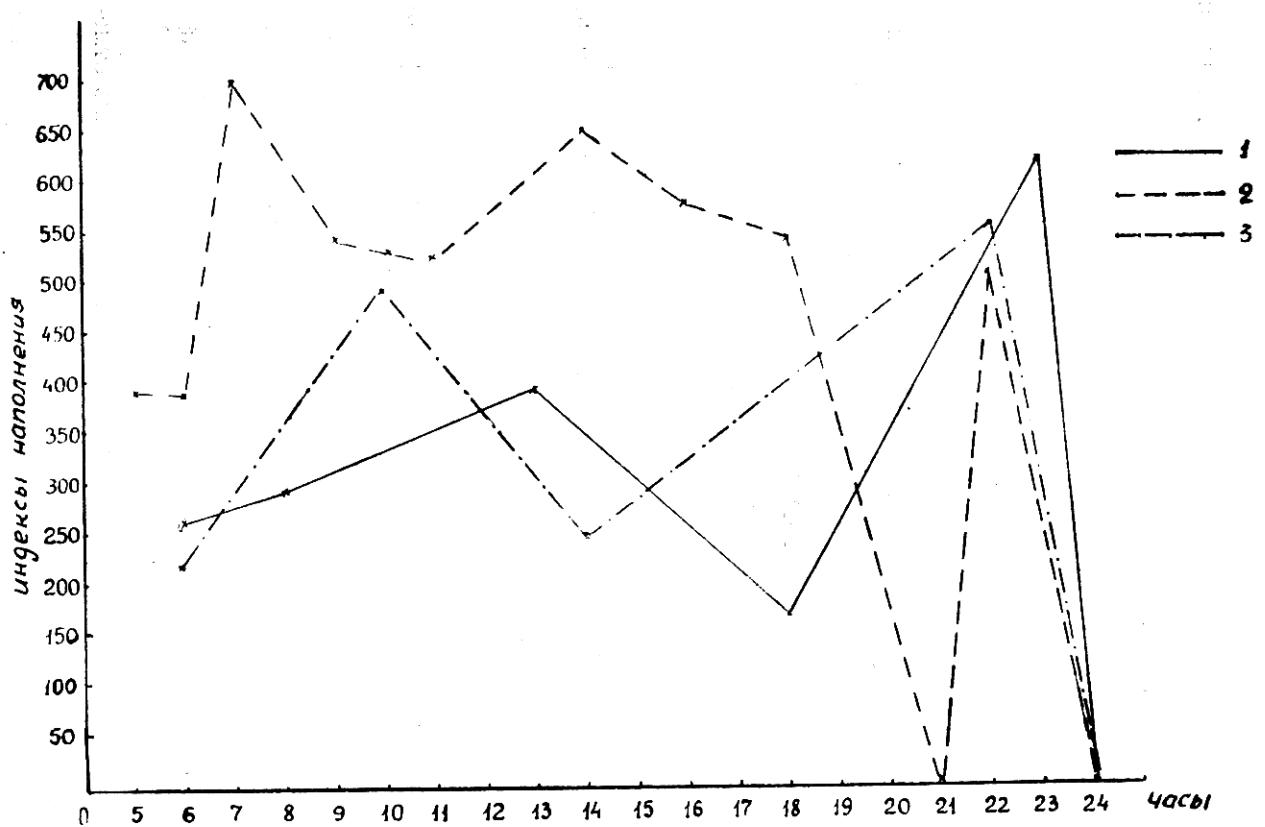


Рис. 2. Суточный ход питания личинок ставриды третьей группы:
 1. Прибосфорский район.
 2. Камышовая бухта.
 3. Евпаторийский район.

5 часов утра, более или менее интенсивно питаются в течение светлого времени суток и перестают брать пищу после 23 часов (передний и средний отделы кишечника, как правило, после 23 часов были пустые, а в заднем отделе встречались переваренные остатки). Суточный ритм питания по районам неодинаков. В Прибосфорском районе для второй и третьей групп личинок и в Евпаторийском для третьей группы характерны два максимума: для первого района — в 13 и в 23 часа, для второго — в 10 и 22 часа. Такие же два максимума в суточном ходе питания отмечала и К. Р. Фортунатова (1948) для годовиков и двухлеток ставриды. В Камышовой бухте для обеих групп отмечались три пика: для второй группы — в 5, 10 и 14 часов и для третьей — в 7, 14 и 22 часа (рис. 1 и 2). Трехвершинную кривую суточного ритма питания можно объяснить скоростью переваривания. Опытами было установлено, что при 23—25° личинки ставриды переваривают пищу в течение 2,5—3 часов. Поэтому после максимального насыщения в 5 часов интенсивность питания снижается к 8 часам, а к 10 часам повышается вновь. Такой ритм сохраняется в течение дня, но после 19 часов личинки питаются уже менее интенсивно, а позднее 23 часов пищи не берут (рис. 1).

Личинок 4-й группы было очень мало, так что о ритме их питания судить трудно. В Камышовой бухте они очень интенсивно питались днем (индекс наполнения доходил до 600), а ночью питание прекращали.

РАЦИОНЫ

Абсолютной мерой интенсивности питания у рыб служит количество пищи, потребляемое в единицу времени — рацион (Шорыгин, 1939, 1952; Ивлев, 1955).

О суточных рационах личинок морских рыб в литературе данных очень мало. А. П. Сушкина (1940) приводит рационы личинок волжской сельди, Р. П. Матвеева (1957) рассчитала суточное потребление пищи молодью сельдевых Северного Каспия и Л. А. Дука (1960) приводит рационы личинок хамсы и Gobiidae. О рационах личинок ставриды в литературе сведений нет.

Для определения суточных рационов необходимо знать продолжительность переваривания пищи, среднесуточное наполнение кишечников и время, в течение которого личинки питаются. Первая величина определялась нами экспериментально, две другие — в экспедиционных условиях.

На продолжительность переваривания пищи влияет ряд факторов: температурный и газовый режимы, состав пищи, степень насыщения личинок. Поэтому при проведении опытов соблюдались одинаковые условия: личинки содержались в 250 см³ фильтрованной воды и до конца опыта вода не менялась, температура ее колебалась от 23 до 25°, состав корма был однородный (*Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*).

Перед началом опыта личинки выдерживались без пищи 16—20 часов, затем отсаживались в кристаллизаторы, куда и добавлялся корм. При определении продолжительности переваривания важно точно отметить время первого захвата пищи. Для облегчения наблюдений зоопланктон предварительно выдерживался в течение 15—30 минут в морской воде, слабо окрашенной нейтральротом. После того, как ракчи окрашивались, их помещали в кристаллизатор с личинками. Первые 5—10 минут личинки беспокойно двигались, а затем начинали активно

охотиться. Время захвата отмечалось по появлению красного комка в начале пищевода личинок. Вначале личинки делали 3—5 хватательных движений в минуту, через 10—15 минут — 1—2 хватательных движения, затем одно в 3—5 минут и потом пищи не брали совсем. Когда кишечники личинок полностью наполнялись пищей, их пересаживали в фильтрованную воду и под бинокуляром велись непрерывные наблюдения за продвижением пищевого комка. Фекалии сразу же после выделения отбирались на счетное стекло. Всего было поставлено 12 опытов с двумя личинками четвертой группы, длиной 6,8 и 7,0 мм и весом 3,25 и 3,15 мг (табл. 7).

Таблица 7

Продолжительность переваривания пищи личинками ставриды (осредненные данные 12 опытов)

Дата наблюдений	Начало питания		Продолжит. переваривания 1 порции пищи		Полная эвакуация кишечника		Вес пищевого комка, в мг	Т° воды
	Часы	Минуты	Часы	Минуты	Часы	Минуты		
9/VII-58	8	45	1	55	2	30	0,191	24,5
10/VII-58	8	30	1	45	2	35	0,203	25,0
11/VII-58	13	10	2	15	3	25	0,327	23,5
12/VII-58	9	53	2	00	2	40	0,185	23,0
13/VII-58	14	00	2	30	3	14	0,317	24,8
14/VII-58	8	40	1	45	2	45	0,209	24,5

Средняя продолжительность переваривания пищи составила 2 часа 51 минуту.

На основании пока что небольшого количества опытов ориентировочно считаем, что полная эвакуация кишечника при температуре воды 23—25° происходит в течение 3 часов. Продолжительность переваривания при всех прочих равных условиях зависит от величины пищевого комка; при большем наполнении кишечника процесс переваривания замедляется (таблица 7).

По полевым наблюдениям выяснено, что личинки ставриды питаются с 5 до 23 часов включительно и пища полностью переваривается за 3 часа, следовательно, в течение суток личинки 6 раз наполняют кишечник. Очевидно, личинки ставриды, как и большинство взрослых рыб, стремятся насытиться в короткий промежуток времени, так как пища их во всех отделах кишечника почти всегда бывает одинаковой степени переваривания, хотя за один прием личинки захватывают более десятка организмов.

На основании вышеизложенных данных и среднего наполнения кишечников рассчитаны суточные рационы личинок ставриды из Камышовой бухты, Евпаторийского и Прибосфорского районов. Параллельно сделана попытка рассчитать рационы теоретически, исходя из функциональной зависимости, установленной Г. Г. Винбергом (1956) и В. С. Ивлевым (1960). Энергетические траты на обмен определялись по потреблению кислорода, расчет производился по формуле $Q = 0,285 \cdot W^{0.81}$, где

Q — количество потребленного кислорода, W — вес личинок, определенный непосредственным взвешиванием и затем осредненный для данной возрастной группы. Полученный результат умножался на коэффициент калорийности 4,77, на 24 и на 2.

Пища, съеденная рыбой, используется на рост, обмен, часть ее выделяется в виде неусвоенных остатков. При расчетах энергетических затрат на процессы обмена вводится поправка на активный обмен. Максимально возможная средняя интенсивность обмена равна удвоенным величинам обычного обмена.

Г. С. Карзинкин (1952) вычислил, что в теле молоди белорыбицы откладывается от 44 до 51% потребленной с пищей энергии, у осетра — от 53,0 до 74,8%. По данным В. А. Леванидова (1955), у мальков кеты откладывается от 40 до 62% энергии. Г. Г. Винберг (1956) считает, что траты на обмен составляют не менее 30—40% от физиологически полезной части рациона. Учитывая это, величина, соответствующая энергетическому балансу, удваивается. В результате получается величина суточного рациона, включающая в себя траты на обмен и на рост (табл. 8, 9). Исключение составляют личинки второй группы, которые пассивно поглощают в толще воды и траты их на обмен сведены к минимуму, поэтому рационы, рассчитанные теоретически, в данном случае удваивать не нужно.

Суточные рационы личинок ставриды (в мг)

Таблица 8

Группы личинок	Евпаторийский район, 1957 г.			Прибосфорский район, 1958 г.			Камышовая бухта, 1959		
	Вес личинок, в мг	Эмпирические рационы	Теоретические рационы	Вес личинок, в мг	Эмпирические рационы	Теоретические рационы	Вес личинок, в мг	Эмпирические рационы	Теоретические рационы
II	0,140	0,02718	0,0268	0,202	0,03780	0,0489	0,174	0,03552	0,0370
III	0,997	0,28428	0,2600	0,688	0,20463	0,2292	0,482	0,16152	0,1725
IV	2,630	0,49820	0,5740	2,440	0,42288	0,6410	1,816	0,52273	0,4930

Более четкая картина получается, если эти данные выразить в процентах к весу тела.

Суточные рационы личинок ставриды (в процентах к весу тела)

Таблица 9

Группы личинок	Евпаторийский район, 1957 г.		Прибосфорский район, 1958 г.		Камышовая бухта, 1959 г.	
	Эмпирические	Теоретические	Эмпирические	Теоретические	Эмпирические	Теоретические
Рационы						
II	19,40	19,14	18,75	24,21	20,40	21,26
III	28,52	26,08	29,73	33,32	33,50	35,78
IV	18,94	21,82	17,57	26,27	28,79	27,15

Приведенные данные таблицы показывают, что рационы, вычисленные и полученные эмпирическим путем, довольно близки.

При сравнении суточных рационов по районам видно, что одни и те же группы личинок питаются почти с одинаковой интенсивностью. Наибольшие рационы, так же, как и индексы наполнения, во всех случаях были у личинок третьей группы.

Изменения суточных рационов по районам в зависимости от величины биомассы и количества кормовых организмов в планктоне не наблюдалось. При сравнении величин суточных рационов питания личинок ставриды с личинками хамсы оказывается, что у последних они почти в два раза меньше (Дука, 1961).

Выедание и избирательная способность

Важным показателем обеспеченности пищей морских рыб является выедание ими кормовых организмов. В настоящее время количественных данных по выеданию планктона личинками рыб очень немного (Дука, 1964).

Таблица 10

Выедание личинками ставриды кормовых организмов (в процентах от их биомассы)

Группы личинок	Прибосфорский район				Камышовая бухта					
	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	% выедания	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Биомасса зоопланктона под 1 м ²	
II	1	0,0378	0,0378	1117,3	0,005	6	0,0355	0,2130	931,7	0,021
III	2	0,2046	0,4092	1583,4	0,022	3	0,1615	0,4845	1697,0	0,032

Таблица 11

Выедание личинками ставриды кормовых организмов зоопланктона (в процентах от их численности)

Прибосфорский район					Камышовая бухта					
Группы личинок	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	% выедания	
II	1	39,36	39,36	584204,5	0,01	6	53,40	320,40	141632,0	0,21
III	2	78,84	157,68	646691,8	0,02	3	88,38	265,14	166944,0	0,18

На основании суточных рационов, количественного распределения личинок под 1 м² поверхности моря, биомассы и численности кормовых организмов рассчитаны проценты выедания кормового зоопланктона личинками ставриды второй и третьей групп. Так как личинки 4—5-й групп в вертикальных ловах не встречались, то рассчитать их количество под 1 м² и процент выедания не представилось возможным. За 100% принималась биомасса и количество только тех форм зоопланктона, которыми питались личинки ставриды каждой группы.

На основании приведенных данных можно считать, что личинки ставриды на ранних этапах развития не испытывали недостатка в корме, величины выедания составляли только сотые и тысячные доли процентов от общего количества пищевых организмов. Все это подтверждает высказанное Т. В. Дехник (1960, 1961) предположение о том, что выживание личинок хамсы и ставриды на ранних этапах не лимитировалось наличием корма.

Степень выедания личинками ставриды отдельных, наиболее охотно потребляемых форм зоопланктона от общей их численности приводятся в таблицах 12 и 13.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что и основные объекты питания выедаются личинками ставриды в очень незначительных количествах от общей их численности. В дальнейших работах данные по выеданию необходимо уточнить, так как здесь не были учтены скорость движения личинок, облавливаемый ими объем воды в единицу времени, плотность распределения кормовых организмов и возможности встречи хищника и жертвы.

Количественные данные по избирательной способности рыб впервые были получены советскими учеными (Шорыгин, 1939, 1952; Грэз, 1939; Ивлев, 1955 и др.).

«Явление избираемости следует рассматривать как функцию одновременно действующих факторов: комплекса особенностей, присущих хищнику, и комплекса признаков, характеризующих жертву» (Ивлев, 1955). Количественная сторона избираемости вычисляется на основании знания соотношения отдельных инградиентов в рационе и соотношения тех же элементов в планктоне. Обычно под избирательной способностью понимается способность питаться кормовыми организмами в иной пропорции, чем они находятся в окружающей среде. Ранее было показано, что из всего многообразия форм зоопланктона личинки ставриды выбирают только два—три вида, что свидетельствует о четко выраженной избирательной способности. Цифровое выражение избираемости приводится на таблице 14. Индексы элективности, равные единице, означают, что личинки съедают эти организмы постольку, поскольку они их встречают; индексы больше единицы соответствуют той или иной степени предпочтения данного вида; индексы меньше единицы свидетельствуют об избегании.

Личинки ставриды из разнообразной массы планктона активно выбирают науплиусов *Copepoda*, *Oithona* и *Paracalanus*, по которым индексы избирания всегда более единицы.

Таблица 12

Выедание личинками ставриды 2-й группы наиболее важных в кормовом отношении организмов зоопланктона (в процентах от их численности)

Пищевые организмы	Прибосфорский район				Камышовая бухта				Интенсивность выедания %
	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки, в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	% выедания	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками, в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	
Copepoda pauplii		20,64	128438,4	0,023		37,98	227,88	31795,0	0,670
Copepoda ova	1	9,24	30613,0	0,043	6	5,20	31,20	21922,5	0,133
Oithona minuta		9,48	396370,5	0,003		5,34	32,04	85582,0	0,035

Таблица 13

Выедание личинками ставриды 3-й группы наиболее важных в кормовом отношении организмов зоопланктона (в процентах от их численности)

Пищевые организмы	Прибосфорский район				Камышовая бухта					
	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	% выедания	Количество личинок под 1 м ²	Среднесуточный рацион одной личинки в количестве экземпляров	Среднесуточное потребление всеми личинками в количестве экземпляров	Количество зоопланктона под 1 м ²	% выедания
<i>Copepoda metanauplii</i>		15,48	30,96	128438,4	0,020		12,0	36,00	31795,0	0,128
<i>Copepoda ova</i>		22,08	44,16	30613,0	0,122		38,22	114,66	21822,0	0,595
<i>Oithona minuta</i>	2	36,36	72,72	396370,0	0,015	3	36,00	108,00	85582,5	0,143
<i>Paracalanus parvus</i>		2,00	4,0	62497,0	0,005		1,98	5,94	24582,0	0,027
<i>Podon polyphemoides</i>				—	—		0,18	0,54	730,0	0,084

Таблица 14

Индексы избирательной способности личинок ставриды по группам

Пищевые организмы	II г р у п п а						III г р у п п а						IV г р у п п а						
	Евпаторий- ский район		Прибосфор- ский район		Камышовая бухта		Евпаторий- ский район		Прибосфор- ский район		Камышовая бухта		Евпаторий- ский район		Прибосфор- ский район		Камышовая бухта		
	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	По весу	По ко- личеству	
Copepoda ova	—	—	—	424,00	5,92	9,12	1,97	20,0	4,78	18,00	0,60	5,00	3,13	36,00	8,65	—	—	1,72	1,62
Oithona minuta (ova)	—	—	—	31,00	1,60	1,0	0,81	—	—	72,00	8,76	7,20	9,92	—	—	236,00	21,91	2,92	9,84
Copepoda nauplii	271,16	6,33	49,88	4,00	117,94	13,23	11,13	1,68	—	9,88	1,57	14,03	2,25	7,90	1,04	284,25	6,68	2,71	1,93
Harpacticoida (nauplii)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,03	0,53	—	—	—	—	—	—	—
Oithona minuta Kricz.	8,94	2,68	11,70	2,59	3,21	2,16	14,14	6,55	11,81	1,19	6,96	1,88	22,67	5,74	3,94	1,24	6,93	1,88	—
Paracalanus parvus Claus	—	—	2,71	0,10	—	—	21,84	2,07	4,25	1,43	6,89	1,59	23,52	1,32	9,68	1,75	10,95	1,21	—
Acartia clausi Giesbr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,50	0,06	—
Harpacticoida	—	—	—	0,30	0,61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Podon polyphe- moides Leuck.	—	—	—	—	—	—	—	143,50	—	14,40	2,00	28,00	2,00	—	—	—	—	—	—

ВЫВОДЫ:

1. Личинки ставриды обитают в основном на глубине 10—15 м.
 2. По мере их роста и развития происходит смена пищевого спектра. Личинки размерами 2,3—3,5 мм питаются, в основном, Infusoria, науплиусами Copepoda и копеподитными стадиями *Oithona minuta*. Пищу личинок размерами 3,6—5,5 мм составляют науплиусы Copepoda, *Oithona minuta* и *Paracalanus parvus*. Личинки размерами 5,6—10 мм питаются метанауплиусами Copepoda, Cladocera, взрослыми стадиями *Oithona minuta* и *Paracalanus parvus*. В пище личинок и молоди размерами 10 мм и старше большое значение приобретают личинки высших ракообразных и рыб.

3. Средние индексы наполнения кишечников у разных групп личинок колебались от 184,72 до 521,6.

4. В питании личинок ставриды наблюдается суточный ритм. В Прибосфорском районе он характеризовался двумя максимумами: один максимум в утренние и другой в вечерние часы; в Камышовой бухте—тремя: двумя дневными и одним вечерним. Ночью личинки не питаются.

5. Продолжительность переваривания пищи при t° 23—25° изменяется от 2 часов 30 минут до 3 часов, составляя в среднем 2 часа 51 минуту.

6. Суточные рационы, определенные эмпирически, близки к вычисленным теоретически и колеблются у разных групп личинок от 18 до 33% от веса тела. Характерны близкие величины рационов в пределах одноразмерных групп для разных районов обитания. Изменения суточных рационов по районам в зависимости от биомассы зоопланктона и количества потребляемых кормовых организмов не наблюдалось.

7. Личинки ставриды обладают ясно выраженной избирательной способностью. Из разнообразной массы зоопланктона они выбирают науплиусов Copepoda, копеподитные и взрослые стадии *Oithona minuta* и *Paracalanus parvus*.

8. Величины выедания личинками ставриды основных потребляемых форм зоопланктона очень малы и составляют десятые, сотые и тысячные доли процентов от их общей численности в планктоне.

ЛИТЕРАТУРА:

- Боруцкий Е. В., 1960. Материалы по кормовой базе и питанию рыб. Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 13.
- Владимиров В. И., 1953. Биология личинок дунайской сельди и ее выживаемость. Тр. Ин-та гидробиологии АН УССР, № 28.
- Винберг Г. Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белгосуниверситета им. В. И. Ленина, Минск.
- Владимиров В. И. и Семенов К. И., 1959. Критический период в развитии личинок рыб. Докл. Ак. наук, т. 126, № 3.
- Грезе Б. С., 1923. К вопросу о выживании яиц ракообразных в кишечнике рыб. Русск. гидробиолог. журнал, т. 2, № 1—2.
- Грезе Б. С., 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком. Известия ВНИОРХ, т. XXI.
- Грандилевская Декебах М. Л. и Ожегова В. Е., 1950. О сохранении жизнеспособности яиц Copepoda, прошедших через кишечник ладожского рипуса. Зоол. журн., т. XXIX, вып. 5.
- Гербильский Н. Л., 1957. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых и костищих на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве. Тр. совещаний по рыбоводству. Изд. АН СССР.
- Дементьев Т. Ф., 1958. Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы. ВНИРО, т. 34.
- Декабрь Т. Д., 1950. Пожалуйста, эксперименты в амброниальный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. Тр. Севастоп. биол. ст., т. XIII.

- Дехник Т. В., 1961. Об изменении численности икры и личинок чёрноморской ставриды в процессе развития. Тр. Севастоп. биол., ст., т. XIV.
- Дука Л. А., 1961. К биологии питания чёрноморской хамсы. Тр. Севастоп. биол., ст., т. XIV.
- Дука Л. А., 1964. Количественные показатели питания личинок чёрноморской хамсы. Тр. Севастоп. биол. ст., т. XV.
- Ивлев В. С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С., 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат.
- Крыжановский С. Г., 1956. Материалы по развитию сельдевых рыб. Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 17.
- Леванидов В. Я., 1955. Питание и рост мальков кеты в пресных водах. Зоол. журн., т. 34, вып. 2.
- Матвеев Б. С., 1952. Рост и начало самостоятельного питания молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения. Зоол. журн., т. 31, вып. 4.
- Матвеева Р. П., 1957. Влияние различной плотности кормовых организмов на питание личинок судака. Тр. Касп. ВНИРО, т. XIII.
- Никольский Г. В., 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых взаимоотношений у рыб. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., т. 54, № 1.
- Николаев И. И., 1958. Некоторые факторы, определяющие колебания численности салаки и атлантическо-скандинавской сельди, Тр. ВНИРО, т. 34.
- Павловская Р. М., 1955. Выживание чёрноморской хамсы на ранних этапах развития. Тр. АзЧерНИРО, вып. 16.
- Покровская И. С., 1957. Питание личинок сельди. Тр. ТИНРО, т. 44.
- Ревина Н. И., 1958. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Чёрном море. Тр. АзЧерНИРО, вып. 17.
- Сушкина А. П., 1940. Питание личинок проходных сельдей в р. Волге. Тр. ВНИРО, т. 14.
- Световидов А. Н., 1952. Колебания уловов южносахалинской сельди и его причины. Зоол. журн., т. 31, вып. 6.
- Фортунатова К. Р., 1948. Очерк биологии питания *Trachurus trachurus* L. Тр. Севастоп. биол. ст., т. VI.
- Шорыгин А. А., 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоол. журн., т. XVIII, вып. I.
- Шорыгин А. А., 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат.
- Ivlev V. S., 1960. Bestimmungsmethode der von dem wachsenden Fisch ausgenutzten Futtermengen. Zeitschrift für Fischerei, Band IX, N. F., Heft 3/4.
- Hjort I., 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed on the light of biological research. Rapp. Proc. Verb. Cons. Explor. Mer, vol. XX.
- Morris R., 1955. Some Consideration regarding the Nutrition of Marine Fish larvae. Journ. du Cons. XX, N 3.
- Soleim P., 1942. Causes of rich and poor year classes of herring. Report of Norweg. Fish. and Mar. Invest., vol. VII, N 2.