

Л. А. ДУКА

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ И ВЕСОВЫЕ ПРИРОСТЫ ЛИЧИНОК ЧЕРНОМОРСКОЙ ХАМСЫ ENGRAULIS ENGRASICHOLUS PONTICUS ALEX В ТЕЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОГО СЕЗОНА

Ранее проведенными исследованиями (Дука, 1961, 1962) были определены качественный состав пищи личинок хамсы, избирательная способность, суточный ритм питания, продолжительность переваривания пищи и величины выедания основных компонентов пищевого спектра.

Задачей настоящей работы было проследить изменение интенсивности питания личинок хамсы в течение нерестового сезона и выявить обеспеченность их пищей в различных условиях питания. В работе анализируются материалы многолетних наблюдений по питанию личинок хамсы в различных районах Черного моря в разные сроки нерестового сезона (табл. 1).

Таблица 1
Районы наблюдений и объем обработанного материала

Район	Год	Период наблюдений	Количество* вскрытых личинок
Евпаторийский	1957	5—12.VII 5—8.VIII	194
Прибосфорский	1958	31.VII—1.VIII	600
Центральная часть моря	1959	1—19.VI	102
Камышевая бухта	1959	23.VII—29.VII	66
Камышевая бухта	1960	9—5.VI, 23—28.VI	60
		8—14.VII, 24—30.VII	150
		15—20.VIII	50
		1—13.IX	32
Камышевая бухта	1961	17—22.VI	58
		14—25.VII	256
		14—24.VIII	93

* Все личинки, проанализированные на питание, собраны в светлое время суток.

Методика сбора материала была описана ранее (Дука, 1961). Во всех районах работ параллельно с нашими наблюдениями производился сбор зоопланктона сотрудниками Севастопольской биологической станции В. Н. Грезе и Э. М. Балдиной. Таким образом, данные по питанию личинок могут быть сопоставлены с соответствующими во времени и пространстве данными по численности кормовых организмов зоопланктона.

Качественный состав пищи. На основании ранее проведенных наблюдений (Дука, 1961) было показано, что спектр питания личинок хамсы очень ограничен. Основными объектами питания личинок размером 3,6—5,0 мм являются яйца, науплиусы и метанауплиусы *Copepoda* и копеподитные стадии *Oithona minuta*. С увеличением размеров до 6,1—8,0 мм основную роль в питании продолжают играть науплиусы и метанауплиусы *Copepoda*. Кроме этих основных объектов, в пищевом комке появляются более подвижные крупные организмы — копеподитные формы *Acartia clausi* и взрослые формы *Oithona minuta*.

Многолетние наблюдения, проведенные в разное время нерестовых сезонов и в различных районах Черного моря, подтверждают выявленную стенофагию в питании личинок хамсы. Доминирующими формами питания личинок в период смешанного и активного питания во всех случаях являются науплиусы и метанауплиусы *Copepoda* и взрослые формы *Oithona minuta*. Эти организмы составляют свыше 90% по весу и по количеству пищевого комка (табл. 2). В некоторых случаях науплиусы *Copepoda* составляют 100% пищевого комка (Камышевая бухта, VIII—IX 1960 г.). Все другие организмы пищевого спектра занимают незначительное место в питании личинок хамсы. В отдельных случаях повышается значение в питании тех или иных организмов. Так, в июле 1960 г. (Камышевая бухта), значение личинок *Lamellibranchiata* и *Gastropoda* возросло по весу до 15%, в июне 1959 г. в Центральной части Черного моря относительно высокий процент пищевого комка составляла инфузория *Stenosemella ventricosa* (23% по количеству и 4% по весу), однако и в этих случаях основное значение в питании принадлежало науплиусам и метанауплиусам *Copepoda* (табл. 2).

Таким образом, все приведенные данные показывают четко выраженную стенофагию в питании личинок черноморской хамсы в разные периоды наблюдений при различной концентрации пищевых организмов — от 47 до 557 тыс. экз. под 1 м² (табл. 3). Пищевой спектр личинок неизменно составляет две группы организмов — науплиусы и метанауплиусы *Copepoda* и взрослые формы *Oithona minuta*. Эти данные свидетельствуют о том, что наблюдаемая в Черном море концентрация потребляемых форм удовлетворяет пищевые потребности личинок хамсы на ранних стадиях развития.

Ранее было установлено, что у личинок хамсы новый захват пищи начинается только после полной дефекации предшествующей порции. Прослеженный ритм потребления пищи и продолжительности переваривания ее личинками позволили прийти к заключению, что личинки с пустыми кишечниками характеризуют не плохие кормовые условия, а отражают суточный ритм питания (Дука, 1961).

При изучении питания личинок хамсы было обращено внимание на количество личинок с пустыми кишечными трактами в светлое время суток, т. е. в период активного их питания. Процент таких личинок в разные нерестовые сезоны колеблется, по нашим данным, в пределах 31—60 (табл. 4). Если исключить минимальное значение (31%), так как оно получено не по осредненным многосуточным наблюдениям, а по однодневным сборам в утренние часы (от 6 до 11 часов), когда все личинки после ночного перерыва начинают активно питаться, то колебание процента личинок с пустыми кишечниками в течение ряда лет будет сравнительно небольшим — 45—60.

При сопоставлении процента личинок с пустыми кишечниками с численностью науплиусов и метанауплиусов *Copepoda* в соответствующ-

Качественные и количественные показатели пита

Размер личинок	Компоненты пищи	Евпаторийский р-н VII 1957 г.		Прибосфорский р-н VII—VIII 1958 г.		Центральная часть моря VI 1959 г.		Камышевая бухта VII 1959 г.	
		Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение
3,6 — 6,0 мм (II группа)	Copepoda (яйца)	0,30	2,70	4,77	13,45	0,92	6,54	0,20	1,92
	Copepoda (науплиусы)	17,87	51,35	75,72	75,57	59,97	42,06	40,04	84,60
	Copepoda (метанауплиусы)	1,51	2,70	3,26	1,57	18,34	14,02	7,11	7,60
	Oithona minuta Kricz.	80,14	29,74	15,11	3,81	16,37	4,68	52,65	5,88
	Lamellibranchiata (личинки)	—	—	0,20	0,22	—	—	—	—
	Stenosemella ventricosa Clap. Lachm.	—	—	—	—	4,37	23,36	—	—
	Exuviaella cordata Ostf.	0,06	9,46	0,10	3,14	0,03	9,34	—	—
	Prorocentrum micans Ehrenberg.	—	—	0,80	2,02	—	—	—	—
	Peridinium sp.	0,07	1,35	0,04	0,22	—	—	—	—
	Goniaulax sp.	0,01	1,35	—	—	—	—	—	—
	Coscinodiscus sp.	0,04	1,35	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6,1—8,9 мм (II группа)	Copepoda (яйца)	—	—	0,14	1,20	—	—	—	—
	Copepoda (науплиусы)	22,80	50,00	30,34	66,27	—	—	—	—
	Copepoda (метанауплиусы)	—	—	0,71	1,20	—	—	—	—
	Oithona minuta Kricz.	45,67	35,41	68,68	27,72	—	—	—	—
	Acartia clausi Giesbr.	26,97	4,17	—	—	—	—	—	—
	Gastropoda (личинки)	4,50	2,09	—	—	—	—	—	—
	Lamellibranchiata (личинки)	0,01	6,24	—	—	—	—	—	—
	Exuviaella cordata Ostf.	0,05	2,09	0,13	3,61	—	—	—	—

Таблица 3

Численность основных пищевых организмов личинок черноморской хамсы под 1 м² поверхности моря в слое 0—25 м

Пищевые организмы	Евпаторийский р-н	Прибосфорский р-н	Центральная часть моря	Камышевая бухта	Камышевая бухта				Камышевая бухта	
	VII 1957 г.	VII 1958 г.	VI 1959 г.	VII 1959 г.	VI 1960 г.	VII 1960 г.	VIII 1960 г.	IX 1960 г.	VI 1961 г.	VII 1961 г.
Copepoda (яйца)	22137	30613	87830	21922	23562	133107	34276	—	83882	185085
Copepoda (науплиусы и метанауплиусы)	52643	128438	28009	31795	170167	64146	95358	17964	143910	148025
Oithona minuta Kricz.	26152	396370	199342	85582	140999	146517	285297	29820	—	223792
Tintinnidae	—	1760	2951	—	—	—	—	—	—	—
Всего	100932	557185	318132	139299	334759	343770	414931	47784	227783	556902

Таблица 2

ния личинок черноморской хамсы (в %)

Камышевая бухта								Камышевая бухта							
VI 1960 г.		VII 1960 г.		VIII 1960 г.		IX 1960 г.		VI 1961 г.		VII 1961 г.		VIII 1961 г.			
Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение	Весовое значение	Количественное значение
1,72	6,06	5,13	23,40					1,4	6,66	0,93	6,41	0,49	1,20		
68,36	87,88	51,11	68,07	100	100	100	100	98,6	93,34	84,18	76,92	58,5	87,95		
29,92	6,06	28,83	5,34	—	—	—	—	—	—	3,41	6,41	4,20	4,82		
—	—	14,93	3,19	—	—	—	—	—	—	11,19	7,27	36,81	6,03		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,29	2,99	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	71,43	1,18	5,54	—	—	—	—	—	—	0,39	2,62	—	—	—	—
75	28,57	23,55	59,09	100	100	19,22	68,42	55,69	77,77	18,98	48,37	38,09	61,95		
—	—	—	—	—	—	—	—	2,80	2,77	5,47	8,49	13,67	10,88		
—	—	—	—	—	—	—	—	27,67	8,35	75,16	40,52	48,24	27,17		
—	—	—	—	—	—	—	—	13,84	11,11	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	15,12	5,26	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

Таблица 4

Количество личинок с пустыми кишечниками (в %)

Показатели	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.
	Евпаторийский	Прибосфорский	Центральная часть моря	Камышевая бухта	Камышевая бухта	Камышевая бухта
Процент личинок с пустыми кишечниками	59	45	31	46	60	53
Средняя численность науплиусов и метанауплиусов под 1 м ²	52643	128438	28009	31795	115953	109890

щие периоды наблюдений прямой зависимости не выявлено. Минимальному проценту пустых кишечников в 1959 г. (центральная часть Черного моря) соответствует наименьшая численность основных форм, потребляемых личинками хамсы.

Было показано (Дука, 1961, 1962), что личинки хамсы размером 3,5—8,6 мм утилизируют мелкие формы (науплиусы и метанауплиусы).

сы *Sopropoda*) до аморфного состояния, а крупные организмы (*Oithona minuta*, *Acartia clausi*) после прохождения через кишечник сохраняют свою форму и не утилизируются до аморфной массы. В 1962 г. были проведены экспериментальные наблюдения по питанию личинок хамсы. В опытах содержались личинки хамсы размером 10—11 мм. Личинок кормили взрослыми формами *Sopropoda*, преимущественно *Oithona minuta* и *Acartia clausi*. При сравнительно невысоких концентрациях этих форм в аквариуме личинки утилизировали их до аморфного состояния. Фекальные комки личинок состояли из прозрачной слизи, в которой не было никаких оформленных элементов съеденной пищи. При фиксации личинок прозрачная слизь темнеет, уплотняется у стенок кишечника и становится почти незаметной. Кишечники личинок со слизистым содержанием при вскрытии выглядят пустыми. (Такое явление наблюдалось нами также при кормлении личинок бычков предличинками хамсы).

При избыточном кормлении (40 пищевых организмов в 1 л — такие концентрации никогда не наблюдались нами в Черном море) личинки не переваривают крупные организмы до аморфного состояния. В фекальном комке можно установить видовую принадлежность проглоченных животных. Личинки в один прием захватывают большее количество организмов, чем личинки не голодавшие. Известно, что при обильном кормлении пища усваивается хуже (Карзинкин, 1935). В наших опытах при избыточном кормлении предварительно голодавших личинок бычков некоторые организмы после дефекации оставались живыми, способными к слабым движениям (Дука, 1959). По наблюдениям Подболотовой Т. И. (1958), при избыточном кормлении мальков плотвы процент усвоения пищи заметно снижается, в экскрементах сохраняется форма и цвет пищевых организмов.

Понижение усвояемости пищи при избыточном питании известно для ряда ракообразных (Монаков и Сорокин, 1961; Маловицкая и Сорокин, 1961).

При обработке большого количества личинок хамсы на питание было обнаружено несколько экземпляров (15 штук за все годы наблюдений) размером 3,6—6,0 мм, у которых одну порцию пищи составляют не 2—3 организма, что является типичным в питании личинок этого вида, а 5—6 организмов, которые, находясь в заднем отделе кишечника, не были переварены до аморфной массы. Эти личинки могли находиться в условиях избыточного питания, что может иметь место при неравномерном распределении организмов в море.

В. С. Ивлев (1955) считает, что в том случае, когда пищевой материал распределен достаточно равномерно, он используется менее интенсивно. В естественных условиях почти не приходится наблюдать абсолютно равномерного распределения пищевого материала любых животных.

Суточный ритм. В питании личинок хамсы был выявлен четко выраженный суточный ритм. Установлено два пика интенсивного питания: утренний и вечерний. Ночью личинки не питаются (Дука, 1961).

Сравнительных данных по суточному ритму питания личинок рыб в разные нерестовые сезоны в литературе очень мало.

А. П. Сушкина (1940) выявила одинаковый суточный ритм питания у личинок волжской сельди в июне—июле 1937—1938 гг. в реке и в августе в затоне при разной численности потребляемых организмов в планктоне. Р. П. Матвеева (1962) наблюдала один дневной мак-

симум в питании личинок волжской сельди в 1959—1960 гг. в середине и конце июля. В. И. Синюкова (1963), детально анализируя питание личинок черноморской ставриды в течение ряда нерестовых сезонов при разной численности потребляемых зоопланктеров, пришла к заключению, что в суточном ходе питания личинок ставриды выражено три максимума интенсивного питания.

Изменение индексов наполнения кишечника личинок хамсы в течение суток (без учета личинок с пустыми кишечными трактами) в июле 1959—1961 гг. показано на рис. 1. Характер кривой, отражающий суточный ритм в питании личинок хамсы, остается постоянным в течение трех лет, в то время как численность основных компонентов пищи в эти годы существенно менялась.

Первый максимум приходится на 6—8 часов утра. К 12—14 часам интенсивность питания снижается и снова возрастает к 15 часам, достигая второго максимума в 17—18 часов. Ночью питание прекращается. Характерно, что величины индексов в соответствующие часы наблюдений почти стабильны в разные годы. Постоянство суточного ритма в питании рыб свидетельствует об их приспособлении к условиям питания (Мантейфель, 1959).

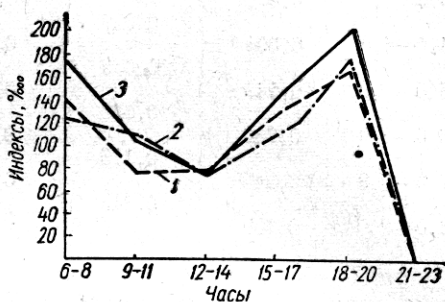


Рис. 1. Суточный ритм в питании личинок хамсы в 1959—1961 гг.; 1 — июль 1959 г., 2 — июль 1960 г., 3 — июль 1961 г.

ИЗМЕНЕНИЕ СРЕДНЕГО ВЕСА ЛИЧИНОК В ТЕЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОГО СЕЗОНА

Особый интерес представляет изучение изменений среднего веса личинок в зависимости от концентрации кормовых организмов (в период наблюдений). Изменение среднего веса личинок хамсы было прослежено в течение двух нерестовых сезонов (1960—1961 гг.) в районе Севастополя (Камышевая бухта). Взвешивание личинок производилось на аналитических весах типа АДВ-200. Для взвешивания отбирали личинок, выловленных ночью с пустыми кишечными трактами, фиксировали 2%-ным формалином и выдерживали в течение 4 месяцев по методу Боруцкого (1934).

Для каждой одноразмерной группы количество личинок в навеске и число взвешиваний было одинаковым. Средний вес личинок каждой группы определялся по трем—пяти взвешиваниям. Для взвешива-

Таблица 5

Средний вес предличинок хамсы в течение нерестового сезона (в мг)

Показатели	1960 г.			1961 г.		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
Средний размер икринок, мм	1,284	1,200	1,140	1,236	1,176	—
Средний вес предличинок размером 2,0—2,9 мм	0,034	0,023	—	0,024	0,023	0,019
Средний вес предличинок размером 3,0—3,5 мм	0,035	0,033	—	0,034	0,026	0,024

Средний вес и весовой прирост

Размер личинок, мм	1960 г.					
	VI		VII		VIII	
	Средний вес	Прирост	Средний вес	Прирост	Средний вес	Прирост
3,6—3,9	0,064	—	0,040	—	0,034	—
4,0—4,9	0,091	0,027	0,068	0,028	0,089	0,055
5,0—5,9	0,147	0,056	0,144	0,076	0,200	0,111
6,0—6,9	0,230	0,083	0,180	0,036	0,305	0,105
7,0—7,9	0,345	0,115	0,350	0,170	0,529	0,224
8,0—8,9	0,660	0,315	0,680	0,330	1,070	0,334

ния отбирали 50—100 личинок. На основании полученных данных были выявлены характерные особенности в изменении среднего веса предличинок в течение нерестового сезона (табл. 5) и средних весов личинок (табл. 6).

Средний вес предличинок хамсы закономерно уменьшается от июня к августу. Уменьшение веса наблюдается как у только что выклюнувшихся предличинок — 2,0—2,9 мм длиной, так и у предличинок с частично резорбированным желточным мешком длиной 3,0—3,5 мм.

Изменение среднего веса предличинок в течение нерестового сезона находится в соответствии с изменением диаметра икринок от начала к концу нерестового периода. Наблюдения Т. В. Луговой (1963) показывают, что диаметр икринок черноморской хамсы в разные нерестовые сезоны неизменно уменьшается от июня к сентябрю. Уменьшение размеров развивающихся пелагических икринок в течение нерестового сезона отмечается многими исследователями (Bigelow а. Welsh, 1925; Расс, 1953). С одной стороны, уменьшение определяется изменением размерного, соответственно и возрастного, состава нерестовых популяций (Расс, 1953; Луговая, 1963), с другой — повышением температуры воды в течение нерестового сезона (Higgins, 1927—1928; Fish, 1928; Расс, 1953; Дука, 1958).

Размер икринок хамсы, по данным Т. В. Луговой (1963), в 1960 г. уменьшается от июня к августу от 1,284 до 1,140 мм. Средний вес предличинок размером 2,0—2,9 мм уменьшается соответственно от 0,034 до 0,023 мг от июня к июлю. В 1961 г. средний размер икринок от июня к июлю уменьшается в пределах 1,236—1,76 мм, а средний вес предличинок этой же группы от июня к августу уменьшается от 0,024 до 0,019 мг. Соответственно уменьшается от июня к августу средний вес предличинок размером 3,0—3,5 мм (табл. 5).

Приведенные данные дают основание полагать, что вес предличинок определяется размерами выметанных икринок. Такой же закономерности подчиняется изменение среднего веса личинок хамсы со смешанным питанием 3,6—3,9 мм длиной. Соответственно уменьшению среднего веса предличинок средний вес личинок со смешанным питанием уменьшается в 1960 г. от 0,064 до 0,034 мг от июня к авгу-

Таблица 6

личинки черноморской хамсы (в мг)

IX		1961 г.					
		VI		VII		VIII	
Средний вес	Прирост	Средний вес	Прирост	Средний вес	Прирост	Средний вес	Прирост
—	—	0,067	—	0,045	—	0,037	—
0,083	—	0,095	0,028	0,080	0,035	0,093	0,111
0,125	0,042	0,207	0,112	0,196	0,116	0,210	0,117
0,200	0,075	0,313	0,106	0,310	0,114	0,311	0,101
0,328	0,128	0,606	0,293	0,512	0,202	0,568	0,257
0,357	0,290	0,940	0,334	0,840	0,428	1,102	0,534

сту и в 1961 г. от 0,067 до 0,037 мг от июня к августу (табл. 7). Таким образом, вес личинок со смешанным типом питания определяется в основном размерами предличинок и, следовательно, размерами выметанных икринок.

Таблица 7

Средний вес предличинок и личинок со смешанным питанием (в мг)

Показатели	1960 г.			1961 г.		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
Средний вес предличинок размером 2,0—3,5 мм	0,035	0,028	—	0,029	0,025	0,022
Средний вес личинок размером 3,6—3,9 мм	0,064	0,040	0,034	0,067	0,045	0,037

После перехода личинок на внешнее питание (начиная от 4,0 мм длины) вес их изменяется независимо от веса предличинок. Если вес предличинок и личинок со смешанным питанием от начала к концу нереста закономерно уменьшается, то средний вес личинок, перешедших на активное питание в течение нерестового сезона, наоборот, увеличивается (табл. 6). Изменение среднего веса личинок размером 4,0—8,9 мм в течение нерестового сезона отчетливо прослеживается по изменению весовых приростов (табл. 8).

Таблица 8

Изменение весового прироста личинок черноморской хамсы в течение нерестового сезона (в мг)

Размер личинок, мм	1960 г.				1961 г.		
	VI	VII	VIII	IX	VI	VII	VIII
3,6—6,0	0,055	0,046	0,090	0,059	0,082	0,088	0,109
6,1—8,9	0,215	0,250	0,279	0,209	0,313	0,315	0,395
Температура воды	19°,1	22°,2	23°,4	20°,9	19°,9	22°,9	24°,7
Численность науплиусов и метанауплиусов (в тыс. экз. под 1 м²)	170	64	95	17	143	148	—

Попытаемся проанализировать причины, определяющие изменение среднего веса личинок.

Зависимость между линейными размерами и средними весами личинок в логарифмической шкале выражается прямой линией (рис. 2) и может быть определена уравнением (табл. 9):

$$\lg W = y_0 + k \cdot \lg l \pm S,$$

где W — вес личинок в мг, l — длина в мм, y_0 — коэффициент уравнения, $\pm S$ — дисперсия связи, k — коэффициент, характеризующий темп весового прироста. Чем больше k , тем больше вес личинок при данной длине (см. рис. 2).

Величина весового прироста k , как это видно из приведенных данных, соответствует среднему значению

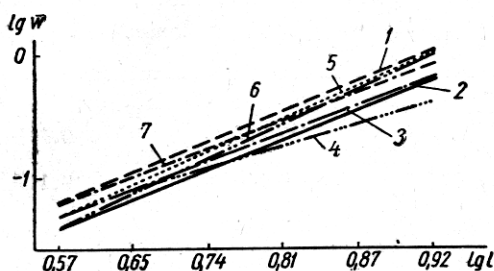


Рис. 2. Зависимость веса личинок хамсы от линейных размеров:

1 — июнь 1960 г., 2 — июль 1960 г., 3 — август 1960 г., 4 — сентябрь 1960 г., 5 — июнь 1961 г., 6 — июль 1961 г., 7 — август 1961 г.

температуры в каждый период наблюдений. Температура воды повышается от июня к августу от 19,1 до 23°,4 и снова понижается в сентябре. Соответственно средний прирост личинок хамсы размером 3,6—6,0 мм увеличивается от июня к августу 1960 г. от 0,055 до 0,090 мг и в сентябре падает до 0,059 мг (табл. 8). Средний весовой прирост личинок размером 6,1—8,9 мм увеличивается от 0,215 до 0,279 мг от июня к августу и уменьшается до 0,209 мг в сентябре. Такая же зависимость весовых приростов от температуры воды прослеживается и в 1961 г. в течение всего нерестового сезона (табл. 8).

Четкая зависимость весовых приростов от температуры воды выявляется при сопоставлении различных нерестовых сезонов.

В 1960 г. средняя температура воды в течение всего нерестового сезона была ниже, чем в 1961 г., соответственно и весовые приросты личинок обеих размерных групп в 1960 г. были значительно ниже, чем в 1961 г. (табл. 8).

Коэффициент корреляции между температурой воды t (в°С) и темпом весового прироста k положительный — 0,28. Небольшое значение коэффициента корреляции объясняется, по-видимому, тем, что зависимость весовых приростов личинок от температуры воды не прямая, а опосредована через интенсивность потребления пищи. Последняя должна удовлетворять потребностям роста и обмена, т. е. должна изменяться соответственно сумме двух величин.

Таблица 9
Зависимость веса личинок хамсы от линейного размера

Период наблюдений*	$\lg w = y_0 + k \cdot \lg l \pm S$
VI 1960 г.	$\lg W_1 = -2,7176 + 2,75 \lg l \pm 0,1030$
VI 1961 г.	$\lg W_2 = -3,0930 + 3,26 \lg l \pm 0,0798$
IX 1960 г.	$\lg W_3 = -2,6802 + 2,44 \lg l \pm 0,3210$
VII 1960 г.	$\lg W_4 = -3,3114 + 3,30 \lg l \pm 0,2710$
VII 1961 г.	$\lg W_5 = -3,5000 + 3,81 \lg l \pm 0,0630$
VIII 1960 г.	$\lg W_6 = -2,9974 + 3,07 \lg l \pm 0,1631$
VIII 1961 г.	$\lg W_7 = -3,6330 + 3,92 \lg l \pm 0,0150$

* Период наблюдений располагается от более низкой к более высокой средней температуре воды.

Установленная коррелятивная зависимость свидетельствует о том, что с увеличением температуры воды (в пределах адаптации вида) увеличивается интенсивность потребления пищи, а соответственно и весовой прирост k (рис. 3).

Зависимость между коэффициентом весового прироста k и температурой t выражается формулой:

$$k = 1,61 + 0,0739 t^{\circ} \text{C} \pm 0,4913.$$

Сопоставление значения k при минимальной температуре $19^{\circ},1$ и при максимальной $24^{\circ},7$ показало наличие существенной разницы ($t=3,42$ при $p<0,05$), что отражает действительную связь темпа весового прироста личинок с температурой воды. Зависимости между изменениями весовых приростов и концентрацией основных потребляемых форм в планктоне, составляющих наибольший процент в пищевом комке личинок (науплиусы и метанауплиусы *Soropoda*), из полученных данных не выявлено.

В период наблюдений 1957—1961 гг. в различных районах Черного моря численность кормовых объектов в течение ряда нерестовых сезонов колебалась в слое 0—25 м от 47 до 557 тыс. под 1 м^2 поверхности моря (табл. 3).

При высокой концентрации пищевых организмов в июне 1960 г. весовые приросты личинок размером 3,6—6,0 и 6,1—8,9 мм были значительно ниже, чем в августе, когда численность науплиусов и метанауплиусов *Soropoda* была почти вдвое меньше. В сентябре и июне 1960 г. весовые приросты личинок хамсы были близки, а численность науплиусов и метанауплиусов *Soropoda* отличалась в 10 раз (табл. 3 и 8). В 1961 г., так же, как и в 1960 г., прямой зависимости между численностью кормовых организмов и весовыми приростами не прослеживается.

Коэффициент корреляции между темпом весовых приростов k и численностью кормовых организмов p имеет отрицательное значение ($-0,0485$) *. На основании полученных данных можно прийти к выводу, что в период 1960—1961 гг. в районе Камышевой бухты величина весовых приростов личинок определялась не численностью кормовых организмов, а температурными условиями, определяющими интенсивность потребления пищи.

Суточные рационы. В работах по питанию личинок рыб интенсивность питания часто определяется по индексам наполнения пищеварительного тракта.

До настоящего времени единой методики вычисления индексов нет. Одни авторы вычисляют средние индексы для всех личинок с наполненными и пустыми трактами (Матвеева, 1962), другие — только для личинок, содержащих пищу в кишечном тракте (Павловская, 1958; Дементьева, 1958; Дука, 1961; Синюкова, 1962; Лубны-Герцык, 1962). А. П. Сушкина (1940). Д. Н. Логвинович и В. А. Фельдман (1951)

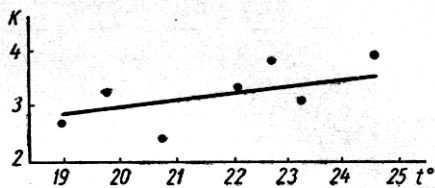


Рис. 3. Зависимость темпа весового прироста личинок хамсы от температуры воды.

* Математическая обработка данных проводилась при консультации В. С. Тена.

Суточные рационы личинок черноморской хамсы

Показатели		Евпаторийский р-н 1957 г.				Прибосфорский р-н 1958 г.				Центральная часть моря 1959 г.			
Размер личинок	Время нерестового сезона	Средняя температура	Средний вес личинок, мг	Рационы, мг	Рационы (в % к весу тела)	Средняя температура	Средний вес личинок, мг	Рационы, г	Рационы (в % к весу тела)	Средняя температура	Средний вес личинок, мг	Рационы в мг	Рационы (в % к весу тела)
3,6—6,0 мм	VI VII VIII	— 21,2 —	— 0,101 —	— 0,00858 —	— — —	— 23,2 —	— 0,148 —	— 0,00994 —	— 8,36 —	20° — —	0,121 — —	0,00900 — —	7,43 — —
6,1—8,9 мм	VI VII VIII	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —

рассчитывают индексы или только для питающихся личинок или для питающихся и непитающихся вместе.

Л. Е. Фесенко (1953), Л. Н. Лисивненко (1961), Д. А. Панов (1962) в своих работах вообще не указывают, как вычислялись индексы.

Используя индексы наполнения как показатель интенсивности питания, авторы в большинстве случаев не учитывают продолжительность переваривания пищи, не отмечают время сбора материалов на питание. Как отмечает В. С. Ивлев (1955а), индекс наполнения может быть интерпретирован как показатель интенсивности питания лишь при знании скорости пищеварительных процессов.

Н. Я. Липская (1960), изучая питание барабули в экспериментальных и естественных условиях, установила, что минимальному индексу наполнения соответствует максимальная физиологическая накормленность рыбы. Наличие высокой накормленности при низких значениях индексов подтверждается ростом барабули. Так, летом процесс переваривания пищи происходит настолько быстро, что, несмотря на повышение общей интенсивности потребления, пища не успевает накапливаться в желудке и индексы накопления в это время очень низкие.

При изучении питания личинок хамсы мы определяли интенсивность потребления пищи не по индексам наполнения кишечника, а по величинам суточных рационов (Дука, 1961). При расчетах суточных рационов были использованы следующие параметры: продолжительность переваривания пищи, среднее наполнение кишечника и число захватов пищи в течение суток.

Переваривание пищи в естественных условиях обитания при температуре 20—21° происходит в среднем за 2 часа 30 минут, при температуре 22—23° — за 2 часа. В эксперименте переваривание пищи при температуре 23° происходило за 2 часа, при температуре 24°,8 — за 1 час 40 минут.

Можно допустить, что полученные нами величины суточных рационов личинок хамсы занижены, так как метод расчета недостаточно точен. Но так как данный метод является общим для всех периодов наблюдений, это дает возможность выявить характер изменений рационов и подойти к анализу этих изменений.

Таблица 10

в течение нерестового сезона

Камышевая бухта 1959 г.				Камышевая бухта 1960 г.				Камышевая бухта 1961 г.			
Средняя тем-пература	Средний вес личинок, мг	Рационы, мг	Рационы (в % к весу тела)	Средняя тем-пература	Средний вес личинок, мг	Рационы в мг	Рационы (в % к весу тела)	Средняя тем-пература	Средний вес личинок, мг	Рационы, мг	Рационы (в % к весу тела)
—	—	—	—	19,1	0,101	0,00630	6,23	19,9	0,123	0,00774	6,29
23°	0,079	0,00803	10,16	22,2	0,084	0,00728	8,66	22,9	0,107	0,01095	10,22
—	—	—	—	23,4	0,106	0,01125	10,60	24,8	0,113	0,01127	9,97
—	—	—	—	19,1	0,412	0,01308	4,50	19,9	0,619	0,6294	4,75
—	—	—	—	—	—	—	—	22,9	0,625	0,02595	4,15
—	—	—	—	—	—	—	—	24,8	0,660	0,05031	7,62

Изменение суточных рационов в течение нерестового сезона за ряд лет приведено в табл. 10.

Рационы личинок второй размерной группы — 3,6—6,0 мм во всех случаях выше, чем у личинок третьей группы размером 6,1—8,9 мм. В пределах каждой размерной группы рационы увеличиваются от июня к августу (Камышевая бухта, 1960—1961 гг.). Выявляется зависимость рационов от температуры воды в период наблюдений, от линейных размеров и веса личинок.

Интенсивность питания личинок, выраженная в процентах к весу тела, находится в обратной зависимости от линейных размеров личинок хамсы. Средние рационы личинок размером 3,6—6,0 мм колеблются в течение ряда нерестовых сезонов от 6 до 10%, а рационы личинок хамсы размерами 6,1—8,9 мм — от 4 до 8% (табл. 10). Величина суточных рационов в течение нереста меняется в зависимости от температуры, определяющей различную интенсивность потребления пищи. С повышением температуры от июня к августу суточные рационы увеличиваются.

Так, в Камышевой бухте в 1960 г. температура воды от июня к августу повышается от 19,1 до 23°,4, соответственно и рационы личинок размером 3,6—6,0 мм увеличиваются от 6 до 10%. В 1961 г. в том же районе наблюдается такая же закономерность в изменении суточных рационов для обеих размерных групп личинок (табл. 10).

Суточные рационы личинок хамсы в ряде наблюдаемых районов в разные годы в условиях близких температур колеблются в очень узких пределах. В июле 1957 г. (Евпаторийский район), в июне 1959 г. (центральная часть моря) средняя температура воды колебалась в пределах 1° — от 20°,0 до 21°,2; суточные рационы личинок хамсы размером 3,6—6,9 мм были равны 7% веса тела (табл. 10). При средней температуре около 23° в июле 1959 г. и в июле 1961 г. (Камышевая бухта) величины суточных рационов личинок хамсы размером 3,6—6,0 мм также очень близки: 10,16—10,22% (табл. 10).

Рационы личинок хамсы размером 6,1—8,9 мм при близких температурах в разные периоды нерестовых сезонов колеблются в небольших пределах.

Коэффициент корреляции между величинами рационов и средними температурами равен 0,92. Высокая коррелятивная зависимость свидетельствует о том, что между температурой и величиной суточных рационов личинок хамсы существует прямая связь: с повышением температуры (в пределах адаптации вида) рационы увеличиваются. Это находится в соответствии с общей закономерностью для всех пойкилотермных организмов: изменения интенсивности питания в зависимости от температуры среды обитания.

Зависимости между суточными рационами личинок хамсы и численностью кормовых организмов в планктоне, по наблюдениям в течение ряда лет, не обнаружено.

Численность кормовых организмов в разных районах Черного моря в период наблюдений колебалась от 100 тыс. до 557 тыс. под 1 м² (табл. 3). При максимальных концентрациях зоопланктеров — около 557 тыс. организмов под 1 м² — в июле 1958 (Прибосфорский район) и 1961 гг. (Камышевая бухта) рационы личинок хамсы размером 3,6—6,0 мм колебались от 8 до 10% веса тела, рационы личинок размером 6,1—8,9 мм составляли приблизительно 4% веса тела.

При средних концентрациях зоопланктеров (от 318 тыс. до 414 тыс. под 1 м²) в течение всего нерестового сезона 1960 г. (Камышевая бухта) и в июне 1959 г. (центральная часть Черного моря) рационы личинок размером 3,6—6,0 мм колебались от 7 до 10%, а у личинок размером 6,0—8,9 мм (Камышевая бухта, 1960 г.) они были равны 4%. При минимальных концентрациях кормовых организмов (от 100 тыс. до 139 тыс. под 1 м²) в июле 1957 г. (Евпаторийский район) и в июле 1959 г. (Камышевая бухта) рационы личинок второй размерной группы колебались в таких же пределах, как и при самой высокой численности кормовых организмов — от 7 до 10% от веса тела. Коэффициент коррелятивной зависимости между величиной суточных рационов и количеством кормовых организмов отрицательный (−0,309).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что величины суточных рационов личинок черноморской хамсы в период 1957—1961 гг. не зависели от численности кормовых организмов.

Выедание. Выедание кормового планктона личинками рыб изучено очень слабо. Имеются некоторые данные о выедании кормовых организмов в опытных прудах (Максимова, 1962). Выедание беспозвоночных в прудах достигает очень высоких величин и зависит от уровня развития в прудах кормовой базы и плотности посадки рыбы. Чем богаче кормовая база или чем ниже плотность посадки, т. е. чем больше кормовой биомассы приходится на одну личинку или сеголетка, тем меньше степень выедания беспозвоночных.

Процент выедания отдельных видов беспозвоночных в прудах бывает очень высокий. По данным Л. П. Максимовой, сеголетки карпа выедали до 77% дафний. Выедание основных кормовых компонентов личинками ставриды в Черном море, по данным В. И. Синюковой (1962), составляет лишь сотые, а иногда и тысячные доли процента общей биомассы потребляемых организмов в планктоне (по наблюдениям в течение ряда нерестовых сезонов).

Исходя из количества личинок под 1 м² поверхности моря в слое 0—25 м, суточного потребления пищи и биомассы кормового планктона в наблюдаемых микрорайонах за период 1957—1961 гг. для личинок черноморской хамсы размером 3,6—6,0 мм рассчитана величина выедания основных форм науплиусов, метанауплиусов *Copepoda* и

Oithona minuta. Выедание кормовых организмов личинками рыб является важным показателем обеспеченности их пищей в период активного питания.

Величина выедания пищевых организмов личинками хамсы изменяется в соответствии с изменением численности пищевых организмов и суточного потребления пищи. Данные наблюдений за ряд лет (табл. 11) свидетельствуют о том, что суточный процент выедания основных

Таблица 11
Выедание основных пищевых компонентов личинками хамсы

Район наблюдений	Среднее количество личинок (под 1 м ²)	Средний суточный рацион одной личинки (в мг)	К-во зоопланктона, потребляемого личинками в течение суток (под 1 м ² в мг)	Средняя биомасса пищевых компонентов (под 1 м ² в мг)	Выедание пищевых компонентов (в %)
Евпаторский, 1957 г.	5	0,00858	0,04290	366,593	0,012
Прибосфорский, 1958 г.	48	0,00994	0,47712	1112,020	0,043
Центральная часть моря, 1959 г.	4	0,0090	0,0360	793,402	0,004
Камышевая бухта, 1959 г.	2	0,00803	0,01606	890,605	0,001
Камышевая бухта, 1960 г.					
VI	1	0,00630	0,00630	646,896	0,001
VII	4	0,00728	0,02912	556,736	0,005
VIII	2	0,01125	0,02250		
Камышевая бухта, 1961 г.					
VI	2	0,00774	0,01548	609,062	0,002
VII	27	0,012375	0,33413	806,205	0,041
VIII	6	0,011266	0,067596	—	—

пищевых компонентов всей популяцией личинок хамсы в течение нерестового сезона очень низок и колеблется в пределах 0,04—0,001% всей биомассы этих организмов. Незначительные величины выедания, наблюдаемые в течение пяти лет при резко меняющихся концентрациях кормовых организмов, дают основание предположить, что личинки хамсы в период активного питания не испытывают недостатка в пище.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие исследователи считают, что выживание и численность поколений определяется обеспеченностью личинок пищей в период перехода их на активное питание.

По данным Иорта (Hiort, 1914), Огильви (Ogilvi, 1927), Солейма (Soleim, 1942), Матвеева, 1952, Зайцевой, (1953, 1954), Фесенко, (1953), Гербильского, (1954), Логвинович, (1955), Павловской, (1955, 1958, 1958а), Ревинной, (1958), Раннак, (1958), Грудинина, (1961), Лисивненко, (1961), расхождение сроков развития личинок и основных потребляемых личинками форм в планктоне ведет к голоданию и гибели личинок преимущественно в начале периода активного питания, когда смертность личинок, как отмечается, особенно велика. Показателями голодания молоди некоторые исследователи (Павловская, 1958, 1958а; Ревина, 1958; Грудинин, 1961; Лисивненко, 1961) считают процент

пустых кишечника и низкие величины индексов наполнения пищеварительных трактов.

Изучая питание личинок и молоди черноморской (Павловская, 1958а) и азовской хамсы (Грудинин, 1961), авторы вычислили минимальные и оптимальные концентрации пищевых организмов, необходимые для личинок этого вида. Оптимальной численностью пищевых организмов для личинок черноморской хамсы Р. М. Павловская считает 10—14 тыс. экземпляров в 1 м³, для азовской хамсы, по данным Грудинина, численность в 42 тыс. экземпляров не является оптимальной. В этих условиях в среднем 36% личинок не питается (они вылавливаются с пустыми кишечными трактами). Такие существенно различные выводы для одного вида требуют дальнейшего изучения вопроса и уточнения полученных данных.

Сопоставляя величины смертности личинок черноморской хамсы с численностью основных пищевых организмов в планктоне за ряд лет, Т. В. Дехник (1960, 1963) высказывает предположение о том, что выживание личинок черноморской хамсы не лимитируется количеством корма в море. Наши наблюдения за питанием личинок хамсы в Черном море, проведенные в течение пяти лет, подтверждают высказанное Т. В. Дехник предположение.

Результаты многолетних наблюдений позволяют предположить, что пищевые потребности личинок хамсы в Черном море удовлетворяются при различных концентрациях пищевых организмов в планктоне.

Этот вывод подтверждается следующими основными положениями:

1. Личинки черноморской хамсы являются типичными стенофагами. Их качественный состав питания ограничен двумя-тремя основными формами (науплиусы и метанауплиусы *Sopropoda* и взрослые формы *Oithona minuta*) и остается без изменения в разных кормовых условиях. Стенофагия — один из показателей обеспеченности пищей.

2. В один прием личинки хамсы захватывают 2—3 организма и утилизируют их до аморфного состояния. Способность личинок переваривать небольшую порцию пищи до аморфного состояния является одним из приспособлений к повышению обеспеченности пищей в раннем онтогенезе.

3. В период активного питания (в светлое время суток) количество личинок с пустыми кишечниками в разные периоды наблюдений колеблется в пределах 45—60% общей численности личинок в планктоне. Соотношение пустых и наполненных кишечника отражает суточный ритм питания личинок. Суточный ход питания личинок в течение всех периодов наблюдений остается постоянным.

4. Средний вес предличинок и личинок со смешанным типом питания определяется размерами выметанных икринок. Средний вес и весовой прирост личинок, перешедших полностью на внешнее питание, изменяется в зависимости от температуры воды в период их развития и не зависит от концентрации пищевых организмов.

Коэффициент корреляции между температурой воды и темпом весового прироста положительный. Коэффициент корреляции между темпом весового прироста и численностью пищевых организмов в планктоне имеет отрицательное значение.

5. Суточные рационы личинок хамсы изменяются с возрастом, а в пределах каждой возрастной группы рационы колеблются незначительно.

Установлена прямая коррелятивная зависимость между температурой воды в период наблюдений и величиной суточных рационов. Зависимости между суточными рационами и численностью пищевых организмов в планктоне по наблюдениям в течение ряда лет не выявлено.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В., 1934, К вопросу о технике количественного учета донной фауны II, Тр. лимнол. ст. в Косино, т. 18.
- Гербильский Н. Л., 1954, Гистофизиологический анализ пищеварительной системы осетровых на раннем периоде развития и методика работы с личинками в рыбоводстве, Тр. совещ. по рыбоводству. Изд-во АН СССР.
- Грудинин П. И., 1961, Влияние кормовой базы на выживаемость личинок азовской хамсы, Тр. совещ. по динамике численности рыб, вып. 13, Изд-во АН СССР.
- Дехник Т. В., 1960, Показатели элиминации в эмбриональный период развития черноморской хамсы, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIII.
- Дехник Т. В., 1963, Некоторые закономерности колебаний численности и элиминации икринок и личинок *Engraulis encrasicolus ponticus* Alex. в условиях Черного моря, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Дементьева Т. Ф., 1958, Методика изучения влияния факторов на численность азовской хамсы, Тр. ВНИРО, т. XXXIV.
- Дука Л. А., 1958, Размножение и развитие морского налима *Gaidropsarus mediterraneus* L., Тр. Севаст. биол. ст., т. X.
- Дука Л. А., 1959, Питание молоди *Gobiidae*, Тр. Севаст. биол. ст., т. XII.
- Дука Л. А., 1961, Питание личинок черноморской хамсы, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIV.
- Дука Л. А., 1964, Количественные показатели питания личинок черноморской хамсы, Тр. Севаст. биол. ст., т. XV.
- Зайцева Г. Я., 1953, Питание Дунайской сельди, Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 28.
- Зайцева Г. Я., 1954, Питание дунайской сельди (*Alosa kessleri pontica*—Eichwald), Автореф. дисс., Изд-во АН УССР.
- Ивлев В. С., 1955а, Прения по докладам, Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб, Изд-во АН СССР.
- Ивлев В. С., 1955, Экспериментальная экология питания рыб, Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С., 1935, К познанию рыбной продуктивности водоемов, Тр. Лимнол. ст. в Косино, т. 19, сообщ. II.
- Луговая Т. В., 1963, Изменение размеров икры хамсы (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alex) в течение нерестового сезона, Тр. Севастоп. биол. ст., т. XVI.
- Лубны-Герцык Е. А., 1962, Связь состава пищи молоди минтая с распределением планктона, Тр. Ин-та океанологии, т. LVIII.
- Липская Н. Я., 1960, Биология питания барабули, Автореф. дисс.
- Лисивненко Л. Н., 1961, Планктон и питание личинок салаки в Рижском заливе, Тр. НИИРХ СНХ Латв. ССР, т. III.
- Логвинович Д. Н., 1955, Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща (*Abramis brama* L.) и судака (*Luciopeca luciopeca* L.), Тр. ВНИРО, т. XXXI, вып. 2.
- Логвинович Д. А. и Фельдман В. А., 1951, О питании личинок азовской тюльки, Тр. АзЧерНИРО, вып. 15.
- Максимова Л. П., 1962, Выедание корма сеголетками гибридных карпов в прудах Северо-Запада СССР, Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам прудового рыбоводства, вып. 14.
- Маловицкая Л. М. и Сорокина Ю. И., 1961, Экспериментальные исследования питания *Diaptomus* (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14} , Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 4 (7).
- Мантейфель Б. П., 1959, Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона, Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцева АН СССР, вып. 13.
- Матвеев Б. С., 1952, Рост и начало самостоятельного питания молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения, Зоол. журн., т. 31.
- Матвеева Р. П., 1962, Питание и кормовая база личинок сельди в нижней Волге до и после сооружения Волгоградской плотины.
- Монаков А. В. и Сорокин Ю. И., 1961, Количественные данные о питании дафний, Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 4 (7).
- Павловская Р. М., 1955, Выживание черноморской хамсы на ранних этапах развития, Тр. АзЧерНИРО, вып. 16.

- Павловская Р. М., 1958. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности, Там же, вып. 17.
- Павловская Р. М., 1958а, О выживаемости личинок хамсы в северо-западной части и некоторых других районах Черного моря 1954—1955 гг. в зависимости от кормовых условий, ДАН СССР, т. 120, № 2.
- Панов Д. А., 1962, Условия питания личинок некоторых видов рыб в рыбинском водохранилище, Вopr. экол., т. 5.
- Подболотова Т. И., 1958, Экспериментальное исследование питания и пищеварения молоди некоторых промысловых рыб, Уч. зап. Петрозавод. ун-та, т. IX, вып. 3.
- Расс Т. С., 1953, Значение строения икринок и личинок для систематики рыб, Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд-во АН СССР.
- Ревина Н. И., 1958, К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море, Тр. АзЧерНИРО, вып. 17.
- Раннак Л. А., 1958, Количественный учет эмбрионов и личинок салаки в северной части Рижского залива и основные факторы, обуславливающие их выживание, Тр. ВНИРО, т. XXXIV.
- Сушкина А. П., 1940, Питание личинок проходных сельдей в р. Волга, Тр. ВНИРО, т. 14.
- Синюкова В. И., 1964, Питание личинок черноморской ставриды, Тр. Севаст. биол. ст., т. XV.
- Синюкова В. И., 1963, Об обеспеченности пищей личинок ставриды на ранних этапах развития, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Фесенко Е. А., 1953, Питание личинок судака и кормовая база в реке Дон и восточной части Таганрогского залива, ДАН СССР, т. X, № 3.
- Bigelow H. B. and Welsh W. W., 1925, Fishes of the gulf of Maine, Bull. U. S. Bur. Fish., vol. 40, Document № 965 (цит. по О. Е. Sette, 1943).
- Fish Cl., 1928, Production and distribution of Cod eggs in Massachusetts Bay, Bull. Bur. Fish., vol. 43.
- Higgins E., 1927—1928, Progress in biological inquiries 1926, Rep. U. S. Fish Comm. app., IX (цит. по Т. С. Расса, 1953).
- Hjort J., 1914, Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. proc. Verb. cons. l'explor. mer., vol. XX.
- Sette O. E., 1943, Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scomber*) of North America. Part I. Early life history, including growth, drift and mortality of the egg and larval populations, Fish. Bull., 38, vol. 50.
- Soleim P. A., 1942, Causes of rich and poor year classes of herring, Rep. Norw. Fish. and Mar. Investig., vol. VII, № 2.
- Ogilvie H., 1927, Observations on the food of post larval herring from the Scottish coast fisheries, Scotland Sci. Invest., No. 1.