

ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК ПРОХОДНЫХ СЕЛЬДЕЙ В р. ВОЛГЕ

А. П. Сушкина

THE FEEDING OF THE LARVAE OF ANADROMOUS SHADS IN THE VOLGA-RIVER

By A. P. Sushkina

Введение

После реконструкции Волги, когда гидрологический режим резко изменится и часть нерестилищ проходных рыб будет отрезана плотинами, перед рыбным хозяйством встанет первоочередная задача — обеспечить ежегодное пополнение стада ценных промысловых пород проходных рыб в новых гидрологических условиях. По сравнению с другими проходными рыбами, сельдь находится в особенно неблагоприятном положении, так как, по исследованиям И. И. Кузнецовой [19] и И. В. Тонких [44], применение искусственного рыборазведения к этой породе не дает нужного эффекта вследствие порционности созревания половых продуктов. Поэтому, пока не разработан более интенсивный метод сохранения и увеличения стада сельдей, наши мероприятия, в основном, должны строиться на создании благоприятных условий для естественного размножения и дальнейшего развития икры, личинок и молоди сельди.

Вопрос о выживании личинок и молоди проходных сельдей является одним из важнейших при оценке эффективности их естественного нереста.

Среди факторов, от которых зависит выживание личинки, питание занимает одно из первых мест. В особенности после того, как будет построена Камышинская плотина и нерест проходных сельдей, возможно, будет сконцентрирован ниже плотины, вопрос об обеспечении пищей массы личинок, питавшихся раньше на большом пространстве реки, встанет чрезвычайно остро. Поэтому перед нами в первую очередь возникает необходимость выяснить кормовую базу для сельдяной молоди. Вопрос о ней чрезвычайно сложен.

Прежде всего, необходимо определить потребность личинок и мальков в корме — качественный состав и количество потребляемой пищи, т. е. рацион личинок различных возрастов, чтобы иметь возможность вычислить, сколько и какого корма нужно личинке для достижения того или иного возраста. Эти сведения, в первую очередь, потребуются для планирования искусственного рыборазведения в связи с гидростроительством.

Количество корма, потребляемое всем стадом личинок за время их пребывания в реке, устанавливается по величине стада и возрастному составу скатывающихся личинок (другими словами, по «ли-

чинко-дням»); это весьма сложная задача, так как нерест происходит в достаточной степени рассеянно во времени и пространстве, благодаря чему срок пребывания личинок в реке, в зависимости от места их выклева, весьма различен, а следовательно, различно и количество пищи, потребляемое каждой из них.

Для определения, в какой мере личинки обеспечены кормом, и решает ли кормовая база дальнейшее увеличение стада, необходимо знать запас кормовых объектов в реке, сезонный ход его развития (динамика биомассы), и совпадает ли его распределение с распределением личинок, т. е. имеются ли в достаточном количестве подходящие кормовые объекты в местах выкорма во время появления массы личинок. Нужно изучить экологию питания личинок, способ, каким они обнаруживают и захватывают пищевые объекты, влияние гидро-метеорологических факторов и других факторов внешней среды на интенсивность питания, ибо возможны случаи, что и при наличии корма личинка будет захватывать его в недостаточном количестве или совсем не будет его брать вследствие каких-либо неблагоприятных условий.

Кроме того, нельзя забывать о конкурентах, которые, питаясь теми же объектами и в тех же местах, что и личинки сельдевых, могут нанести им серьезный вред, лишая их необходимых запасов корма.

Таковы основные моменты, необходимые для выяснения кормовой базы личинок сельди.

Задачей настоящей работы является выяснение первого из указанных вопросов, а именно: качественная и количественная оценка питания личинок сельди в речной период их жизни и изучение некоторых моментов экологии их питания.

Полевые работы по изучению питания личинок проходных сельдей велись нами в течение двух лет. В 1937 г. работы производились с начала июня по конец июля в с. Никольском, в 260 км ниже Сталинграда, на наблюдательном пункте Сельдяной экспедиции, а в 1938 г. — в районе Саратова.

Обзор литературы

Литература по питанию каспийских сельдей весьма небогата; исследователи, в основном, ограничиваются выяснением качественного состава пищи взрослых сельдей. Варпаховский [45], Диксон [8], Бородин [5], Державин [7] дают процентное соотношение различных объектов в пище различных видов сельди в Волге.

Единственной работой, где исследование питания выполнено современным количественным методом, является работа Чаяновой [47], изучавшей питание взрослого пузанка. О питании молоди сельди имеются указания только у Диксона [9], утверждавшего, что кишечника личинок сельди были набиты пищей из водорослей. Надо, однако, заметить, что автор, повидимому, не производил вскрытий, а судил о составе пищи по зеленоватой окраске наполненных кишечника, просвечивающих сквозь стенки тела.

Значительно более богатой является литература по питанию сельди в европейских и американских водах. Количество работ, посвященных различным вопросам питания взрослой сельди и взаимоотношения ее с планктоном, весьма велико, и мы не будем касаться их в нашем разборе.

Большая часть авторов, изучавших питание личинок и молоди сельди, ограничивается выяснением качественного состава пищи и различных явлений в экологии питания. Очень немногие занимаются экспериментальными исследованиями. Вопрос о количественном изу-

чении питания также почти не затронут. Упомянем некоторые из этих работ.

Meуer [34] выращивал личинок мечущей весной атлантической сельди в проточном сосуде; он изучал влияние температуры на скорость развития икры, следил за ростом и морфологическим развитием личинок и за характером их питания, причем основным кормом на ранних стадиях считал личинок моллюсков, а у более поздних — *Copepoda*. Он сравнивал рост в аквариуме и в природе. Указал на положительный фототаксис личинок.

Многочратно изучала питание личинок сельди, начиная с самых ранних стадий, Lebourg [22—27]. Она описывает стадии развития личинок, качественный состав пищи, изменение его по мере роста личинок и значение отдельных объектов питания, различные явления экологии питания и т. д., наконец, она устанавливает пищевую цепь, в которой личинки являются одним из промежуточных звеньев.

Заслуживает внимания большая работа Hardy [12], изучавшего питание и молоди и взрослой сельди у побережий Англии. Автор тщательно следил за сменой состава пищи по мере роста молодых сельдочек и указал на отбор, основанный на величине и форме пищевого объекта. Он производит сравнение пищи с составом планктона, сравнивает пищевые объекты по весу, принимая за единицу одну молодую песчанку или 1000 *Temora*.

Обширная работа Leim [28] посвящена подробному изучению естественной истории американской проходной сельди шед (*Alosa sapidissima*). Между прочим, он касается и питания личинок за время их пребывания в реке. Автор указывает среднее количество организмов, найденное в пищеварительном тракте личинок различных возрастных групп. Основной пищей личинок он считает *Copepoda*; у более взрослых стадий (28—40 мм) заметную роль в питании начинают играть личинки *Chironomidae*.

Jespersen [14] исследует питание сельди различного возраста в датских водах на основании вскрытий желудков. Он дает процент встречаемости каждого организма в желудке, среднее количество организмов на сельдь (для каждого пищевого объекта отдельно) и сравнивает встречаемость организмов в пище и в планктоне. Указывает на изменение интенсивности питания по возрастам: постепенное повышение к концу метаморфоза и последующее снижение. Первой пищей он считает фитопланктон, затем *Copepoda*. Указывает, что молодь сельди питается, главным образом, днем.

Ogilvie [37] изучает питание молоди (сельди на стадии метаморфоза в шотландских водах и подсчитывает количество экземпляров в желудках. Основным объектом питания этот автор считает *Copepoda*, первой пищей — фитопланктон и другие одноклеточные организмы. Она обращает внимание на то, что *Copepoda* не всегда заглочены головой вперед, отмечает чрезвычайно высокий процент наполнения кишечника по сравнению с данными других авторов и высказывает предположение, что здесь влияет время суток (материал собран утром — от 6 до 10 час.).

Marshall, Nicholls and Orr [33] изучают весеннемечущую сельдь из Клайда, стадии развития личинок, качественный состав их питания. Говоря о соотношении состава пищи и планктона, они отрицают избирательность в питании личинок.

Наконец, мы считаем нужным особо остановиться на американской работе Battle, Huntsman a. oth. [2], как на первом и пока единственном серьезном экспериментальном исследовании питания молоди сельди. Авторы исследовали упитанность, питание и пищу молодой

сельди из бухты Пассамакводди (Канада). Опыты с кормлением производились в больших бассейнах, где можно поддерживать определенную температуру и определенное освещение. Эксперименты показали, что рыбы активно ловят свою добычу, руководствуясь при этом зрением, и в темноте не питаются. Для изучения скорости переваривания голодавших перед этим рыб кормили до насыщения и затем помещали в бассейн с желаемой температурой; через определенные промежутки времени по несколько рыб вскрывали и исследовали содержимое желудка и параллельно определяли величину рН.

Реакция пищеварительного сока, показывающая момент прекращения секреции пищеварительных желез, помогала уточнить определение скорости переваривания. В работе подчеркивается, насколько важно при изучении питания знать распределение сельди и планктона, так как питание происходит, в основном, в верхних слоях воды.

Итак, вопрос о питании личинок проходных сельдей во время их пребывания в р. Волге в литературе совершенно не освещен, если не считать нашей работы [42], являющейся результатом исследований 1937 г. в низовьях Волги.

Мы надеемся, что предлагаемая работа до некоторой степени заполнит существующий пробел в изучении биологии этих ценных промысловых рыб, являющихся одним из основных объектов промысла Каспия.

Ввиду того, что основным объектом питания личинок сельдей в р. Волге является зоопланктон, будет не лишним дать его краткую характеристику.

Планктон

Имеется ряд работ, посвященных планктону разных участков реки и в разные сезоны. Общая характеристика дана Бенингом [3].

Данных о волжском планктоне, охватывающих годовой цикл и дающих представление о динамике биомассы планктона, в литературе пока не имеется.

Планктон Волги типичен для всех больших рек средней полосы; для него характерны бедность зоопланктона по сравнению с фитопланктоном и преобладание коловраток над ракообразными. В затоках и других придаточных водоемах состав планктона несколько иной. Среди представителей зоопланктона на первое место здесь выходят ракообразные, в частности — *Sopropoda*, которыми часто буквально кишат эти водоемы. Все это делает эти водоемы идеальными площадями для выкорма молоди и нагула целого ряда рыб как туводных, так и проходных.

Нами обработано около 150 проб планктона из районов Никольского и Саратова. Способ сбора и обработки описан в главе «Материал и методика». В табл. 1 приведен перечень форм, найденных нами в пробах, с указанием их весовой биомассы на 1 м³ в реке и в затоне. Некоторые организмы были встречены в единичных экземплярах. В двух пробах (1937 г.) было найдено большое количество *Macrothrix hirsuticornis*. В 1937 г. была грандиозная, но короткая вспышка *Diurella* и несколько меньшая — *Brachionus pala*. С июня до половины августа в планктоне Волги в огромных количествах появляются личинки *Dreissena polymorpha*, составляющие иногда до 70% всей биомассы зоопланктона.

Состав зоопланктона в Волге по данным 1938 г.
(средние в г на 1 м³)

	Затон	Река
Сoрeрoдa		
<i>Cyclops dybowskii</i> Lande	18 528	200
" sp. juv.		
<i>Heterocope appendiculata</i> G. O. Sars	856	—
<i>Eurytemora velox</i> (Lill)	—	88
<i>Diaptomus</i> sp. juv.	2 792,0	—
<i>Nauplii</i>	352	16
Cladocera		
<i>Bosmina longirostris</i> — <i>brevicornis</i> . Hellich	44	—
" " — <i>cornuta</i> Jurine		
" <i>coregoni</i> Baird	22 168	4
<i>Daphnia longispina</i> Müller (гл. обр. <i>hyalina</i> Leydig)		
<i>Molna rectirostris</i> Leydig	40	38
" <i>brachiata</i> (Jurine)		38
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	804	33,6
<i>Chydorus sphaerius</i> O. F. M.	212	2
<i>Pleuroxus trigonellus</i> O. F. M.	3	2
<i>Simoccephalus</i> sp.	48	—
<i>Acroperus harpae</i> Baird	1	—
<i>Ceriodaphnia</i> sp. sp.	16	—
<i>Sida crystallina</i> (O. F. M.)	12	—
<i>Alona</i> sp. sp.	4	—
<i>Peracantha truncata</i>	8	—
<i>Polyphemus pediculus</i> L.	8	—
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	52	—
Rotatoria		
<i>Anuraea aculeata</i> Ehrbg.	12	1
" <i>cochlearis</i> Gosse	2	10
<i>Brachionus pala</i> (Ehrbg.)	—	6
" <i>angularis</i> Gosse	2	46
" " <i>v. bidens</i> (Plate)		
" <i>urceolaris</i> Müller	4	—
<i>Polyarthra platyptera</i> Ehrbg.	492	36
<i>Schizocerca diversicornis</i> Daday (гл. обр. <i>v. homoceros</i> Wierz)	0,2	0,04
<i>Triarthra longiseta</i> Ehrbg.	3	1
" <i>mystacina</i> "	+	—
<i>Monostyla lunaris</i> "	1	+
<i>Dinocharis tetractis</i> "	—	+
<i>Pedalion mirum</i> Huds.	1	—
<i>Notommatidae</i> g. sp.	2	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	—	+
" <i>brightwelli</i> "	—	+
<i>Colurella</i> sp.—Bory de St. Vinc.	2	+
<i>Diurella</i> sp. sp. " " (гл. обр. <i>porcellus</i> Gosse)	—	до 5,6
<i>Rattulus</i> sp.	0,2	+
<i>Rotifer</i> sp.	0,2	—
<i>Pterodina</i> sp.	0,3	—
<i>Cathypna luna</i> (O. F. M.)	+	+
<i>Notholca acuminata</i> Ehrbg.	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrbg.	+	—
Личинки <i>Dreissena polymorpha</i> Andrus ¹⁾	21 684	1 212 400

1) Данные 1937 г.

Процентное соотношение основных групп зоопланктона в 1937 и 1938 гг. было несколько различно, как видно из табл. 2.

Таблица 2

Процентное соотношение групп зоопланктона в Волге

		Copepoda	Cladocera	Rotatoria	Личинки <i>Dreissena</i>
1937 г. (июль)	Река . . .	31,61	3,81	1,61	62,97
	Затон ¹⁾ .	89,37	4,80	0,21	7,60
1938 г. (конец августа)	Река . . .	64,50	21,62	13,88	—
	Затон . .	45,30	51,90	2,70	—

Из таблицы видно, что в 1938 г. процент Copepoda был заметно ниже, чем в 1937 г. Небольшой процент личинок *Dreissena polymorpha* в затоне Чечоры в 1937 г. и отсутствие их в пробах 1938 г. объясняется тем, что пробы эти были собраны, когда они уже исчезли из планктона.

Биомасса планктона в затоне, совершенно естественно, значительно богаче, чем в реке. Изучение распределения планктонных организмов обнаруживает некоторые своеобразные особенности: прежде всего, все без исключения береговые пробы как в реке, так, в особенности, в затоне, заметно беднее, чем удаленные от берега. Это, как мы увидим ниже, может быть связано с распределением и питанием планктоноядных рыб, в частности личинок сельди. В реке, кроме того, это может объясняться сносом под влиянием циркуляции струй (большая часть проб собрана у низкого берега, от которого поверхностные слои воды перемещаются к подмываемому берегу). В затоне же это явление может усиливаться тем, что частые ветры постоянно поднимают волнение и взмучивают ил у берегов, совершенно не защищенных водной растительностью, что заставляет зоопланктонные организмы держаться в некотором удалении от берега.

Другой особенностью распределения планктона является большая концентрация его в глубоких слоях воды и сравнительная бедность в поверхностных. В дальнейшем необходимо произвести тщательное изучение суточных миграций планктонных организмов и их влияния на распределение биомассы планктона; однако поскольку указанные соотношения имеют место во все часы суток, их, весьма вероятно, можно также поставить в связь с питанием планктоноядных рыб. И, наконец, колебание биомассы планктона в течение суток обнаруживает ярко выраженную связь с кривой суточного хода питания личинок. На этом мы остановимся подробнее в конце работы.

Материал и методика исследования

Основной задачей полевых работ в 1937 г. являлся сбор материалов; собрано более 450 проб личинок сельди, сделано 10 суточных серий ловов личинок через каждые 2 часа параллельно с количественным сбором планктона.

По окончании работ в Никольском были выполнены две серии суточных ловов в 7 км выше Саратова, в затоне Чечоры в первой половине августа. Там же, на берегу затона Чечоры, на Зеленом острове, в 1938 г. был организован наш лагерь, где с 25/VI по 7/IX производились экспериментальные исследования питания личинок, имеющие главной целью накопить материал для выяснения суточного ра-

¹⁾ Затон Чечоры под Саратовом.

циона личинок, а также проверить экспериментальным путем данные, полученные на основании обработки материалов 1937 г. Сбор формалинового материала стоял на втором плане. Прделано 5 суточных серий с интервалом между сбором проб от 0,5 до 1,5 часа. Две серии сопровождалась сбором планктона. Живой материал добывался как из затона, так и из реки.

1) Сбор формалинового материала

В 1937 г. сбор личинок производился главным образом стандартной икорной сеткой, применявшейся на всех пунктах сельдяной экспедиции: диаметр кольца 50 см, длина сетки 1,5 м. Со второй половины июля, кроме икорных сеток, в которые к этому времени выросшие личинки почти перестали ловиться, начали применять мальковую волокушу из крупного мельничного газа, большей частью у берега, но иногда и на плаву. Лов производился, главным образом, суточными сериями: шесть раз в сутки пробы с трех горизонтов брались в трех пунктах реки: у правого берега — под яром, в середине и у левого берега. Такие суточные разрезы производились первое время каждую пятидневку. После массового появления личинок было сделано несколько серий суточных стационарных ловов с прорези — у правого и у левого берегов, где течение значительно слабее, чем на стрежне. Пробы брались каждые 2 часа (12 проб в сутки) и сопровождалась параллельными количественными пробами планктона.

Так как итоги работ сельдяной экспедиции 1937 г. показали низкую уловистость икорной сети, в 1938 г. мы применяли сетку Кори и большую мальковую волокушу, которой ловили как у берега, так и на плаву с двух лодок. Материал фиксировался 2%-ным формалином.

Планктон в 1937 г. собирался следующим образом: с поверхности 10 или 100 л воды зачерпывали ведром и процеживали через планктонную сеть из газа № 20. С глубины брали 10 л воды батометром Рутнера и также процеживали через планктонную сетку. В 1938 г. для сбора планктона употреблялся планктический батометр системы Богорова емкостью 25 л, стенки которого состояли из газа № 20.

2) Камеральная обработка

Обработка формалинового материала частично была выполнена еще на месте и продолжалась в Москве, в лаборатории рыбоводства и мелиорации ВНИРО.

Личинки помещали под бинокляр на стеклянной пластинке с миллиметровой сеткой (часть этой пластинки была разграфлена более мелко — на 0,25 мм). Измерялась длина личинки, длина ее кишки и положение в ней пищи, для чего, благодаря прозрачности ранних стадий, не требуется вскрытия.

У большинства личинок желудок еще не был развит и пищеварительный тракт представлял собою прямую трубку. Кишечник вскрывался, содержимое его переводилось на участок пластинки с более мелкой сеткой (0,25 мм) и здесь производились определение, просчет и измерение найденных организмов. Организмы более мелкие, чем деления счетного стекла, измерялись при помощи окуляр-микрометра. Если встречались разрушенные организмы, определяемые, но не поддающиеся измерению, размер их принимался за средний, свойственный данному виду. Так же поступали и с обломками, если по

ним можно было установить количество организмов. Всего таким образом обработано около 3500 личинок, причем половина из них (около 1750 шт.) приходится на ранние стадии.

Мы пользуемся (табл. 3) делением личинок на возрастные группы, установленные нами еще в 1937 г. [42].

Таблица 3

Характеристика возрастных групп личинок сельди

Возрастная группа	Отличительные признаки	Длина (в мм)	Вес (в мг) (10 личинок)	Возраст (в днях)	Соотв. след. группам по Крыжановскому
I	Личинки с эмбриональным плавником	6—8,5	3,95	5—15	1—5
II	Развивается спинной и анальный плавники	9—15,5	61,3	15—25	6—8(9)
III	Появляются брюшные плавники	16—21,5	300	25—40	9—10
IV	Дифференцируется желудок	22 и выше	740	40 и больше	(10)11—13

Планктонные пробы просчитывали на такой же стеклянной пластинке с миллиметровыми делениями. Пластинку покрывали тонким слоем парафина, на котором прочерчивали извилистую полосу, по ширине равную полю зрения микроскопа или бинокуляра, с которым проводилась работа. (Получалось подобие уменьшенной камеры Богорова для счета морского планктона). Употребление такой пластинки очень ускоряет и облегчает счет зоопланктона, уменьшает возможность ошибки при счете и позволяет быстро ориентировочно определить размеры крупных форм (*Copepoda* и *Cladocera*), что при изучении питания чрезвычайно важно, так как размер пищевого организма является одним из основных лимитирующих факторов при поимке добычи. Для просчета мелких организмов брали несколько объемов штемпель-пипетки емкостью 0,5 см³, крупные же организмы просчитывали обычно во всей пробе. Одновременно производилось измерение мелких и части крупных организмов окуляр-микрометром¹⁾.

3) Определение веса пищевых компонентов

Благодаря малой величине самих личинок и совершенно ничтожному количеству пищи, содержащемуся в их кишечниках, произвести непосредственное взвешивание пищевых комков и тем более отдельных кормовых объектов оказалось практически невыполнимым. Пришлось воспользоваться объемным методом проф. Яшнова, заключающимся в том, что объем организма приравнивается к объему какого-нибудь геометрического тела, который можно вычислить, имея несколько линейных его измерений (такой способ измерения объема был предложен еще Lohmann'ом [30]. Полученная величина (в мм³), характеризующая объем данного тела, и является выражением веса (в мг), так как вес планктонных организмов без существенной ошибки можно приравнять к весу воды. Перемножив полученные веса на количество организмов, найденных в кишечнике, мы получаем вес съеденной пищи.

¹⁾ Часть планктонных проб обработана научным сотрудником кафедры гидробиологии при Мосрыбвтузе т. Березиной Н. А., остальная же часть—автором. Всего обработано около 150 проб планктона.

Приводим таблицу вычисленных нами и проверенных В. А. Яшновым весов некоторых планктонных организмов — компонентов питания личинок сельди.

Таблица 4

Веса планктонных организмов, служащих пищей личинкам сельди

Длина (в мм)	Вес (в мг)	Длина (в мм)	Вес (в мг)
Copepoda		Cladocera	
1,00	0,10	0,700	0,040
0,90	0,07	0,600	0,030
0,80	0,06	0,500	0,020
0,75	0,05	0,450	0,015
0,70	0,04	0,400	0,010
0,60	0,03		
0,50	0,02		
0,40	0,01		
Nauplii		Bosmina	
0,20	0,002	0,500	0,025
		0,450	0,020
		0,400	0,015
		0,350	0,012
		0,300	0,008
		0,250	0,005
Rotatoria		Daphnia	
Diurella		с высоким шлемом	
0,150	0,0005	1,200	0,060
		1,000	0,055
		0,900	0,045
		0,800	0,035
Brachionus			
0,300	0,001		
Яйца коловраток			
—	0,0002		
Личинки			
Dreissena			
0,250	0,005		

Необходимо оговориться, что по отношению к *Cladocera* этот метод всегда будет давать некоторую ошибку в сторону преувеличения веса, так как приходится измерять весь объем, ограниченный створками животного, тогда как самое тело занимает далеко не все это пространство, а в некоторых случаях — не больше половины его. В настоящее время почти не имеется данных по непосредственному взвешиванию различных *Cladocera*, мы же не имели в своем распоряжении ни одного вида в достаточном количестве, чтобы произвести точное взвешивание. Поэтому мы принуждены были пользоваться весами, полученными объемным методом, тем более, что в массе других организмов, употребляемых в пищу личинками сельди, *Cladocera* занимают небольшое место.

Весы более крупных, непланктонных организмов (Gammaridae, личинки Chironomidae и т. д.), встречающихся в пище более взрослых личинок, взяты частично из литературных источников [10, 48], частью же любезно сообщены проф. Г. С. Карзинкиным.

4) Лов живых личинок, содержание их в аквариальных условиях и отношение их к различным факторам внешней среды

Для лова живых личинок была принята методика, использованная т. Бараненковой в 1937 г.

К концу сетки Кори или волокуши привязывалась большая стеклянная банка, чтобы при выборе сетки личинки ни одного мгновения не оставались без воды. Время тяги сетки стремились по возможности сократить, так как при длительных ловах личинки забираются током воды и гибнут. Пойманных личинок осторожно переливали в миску и оттуда вылавливали ложкой и пересаживали в заранее приготовленные аквариумы с затемненными стенками (иначе более взрослые личинки часто разбиваются о прозрачные стеклянные стенки).

Надо отметить, что не все возрастные группы личинок одинаково переносят процесс лова и перемещения в аквариум. Легче всего гибнут личинки I возраста, которых весьма трудно доставить и сохранить живыми в течение долгого промежутка времени. II возраст более вынослив. Самым выносливым является III возраст, не требующий при пересадке почти никаких предосторожностей. На границе между III и IV возрастом, в период обособления желудка, живучесть резко падает, и личинки массами гибнут во время лова и пересадок. IV возраст более вынослив, но все же не в такой степени, как III.

Совместно с т. Бараненковой нам сравнительно быстро удалось добиться удачных результатов: личинки жили и питались в аквариумах и, повидимому, чувствовали себя нормально.

Вопреки ожиданиям, они оказались довольно выносливыми по отношению к содержанию кислорода и к накоплению продуктов метаболизма в сосуде; бывали случаи, что личинки в течение нескольких суток жили в протухшей, сильно пахнущей воде. Температурные колебания они также переносят в широких пределах, и нагревание воды до 30° еще не является смертельным.

Верхний температурный предел питания личинок лежит около 29—30°, нижний — около 14°. Личинки переносят скачки температуры в 10° и кратковременное пребывание (5—10 мин.) в низкой температуре (до 3—5°).

К механическим воздействиям, как мы уже отмечали, личинки чрезвычайно чувствительны и гибнут от малейшего неосторожного прикосновения, от быстрого приливания воды в сосуд, вызывающего завихрения, от удара о стеклянные стенки. Поэтому для сохранения наибольшего количества пойманных личинок живыми желательно закрывать стенки стеклянных сосудов (окрашивать, обертывать бумагой, засыпать песком); особенно это важно для более взрослых, подвижных личинок и для мальков. В дальнейшем мальки, привыкнув к аквариуму, прекрасно живут и в сосудах с прозрачными стенками.

Говоря о механическом воздействии, нельзя не упомянуть об одном мощном факторе, обуславливающем гибель огромного количества личинок в природе, а именно: о ветре и вызываемом им волнении. В ветряные дни при лове у подветренного берега сетка приходит наполненная мертвыми, белыми, исковерканными личинками, причем в основном гибнут личинки молодых возрастов.

Нам удавалось держать личинок в аквариуме продолжительное время (больше месяца), что дало возможность проделать с ними все намеченные эксперименты.

После поимки, попав в аквариум или в аппарат, личинки не сразу осваиваются с новыми условиями: первые дни они едят очень нерегулярно или совсем не едят и лишь на 4—5-й день у них устанавли-

вается более или менее постоянный режим питания. Опыты производились над такими «выдержанными» личинками.

Личинки содержались в сосудах различной величины: в кристаллизаторах 12—15 см в диаметре, в стеклянных кюветах 18 × 24, в аквариумах емкостью в 2—5 и более литров. Всего лучше они жили в кюветах. Опыты обычно ставились в кристаллизаторах, в 0,25—0,5 л воды — в зависимости от размера личинок и количества их в опыте. Искусственной аэрации наших аквариумов мы почти не производили. Вначале была устроена проточность, но выводные трубки, затянутые газом, постоянно засорялись планктонными организмами, служившими кормом личинкам, и содержание их в порядке требовало неотступного внимания, что было невыполнимо в обстановке напряженной полевой работы. Продувание не могло полностью компенсировать потребляемый кислород и, кроме того, пугало личинок, заставляло их биться о стенки и нарушало установившийся ритм питания. Поэтому в течение опыта никакого обновления кислорода в воде не производилось. Естественно, что дефицит кислорода и накопление продуктов распада сильно понижали активность обмена веществ у личинок, и в частности, интенсивность питания [см. Nathaway, 13]. После долгого пребывания в аквариуме личинки заметно худели.

Чтобы исправить до некоторой степени этот недостаток и дать представление о действительном режиме питания личинок в природе, нами был поставлен ряд опытов в рыбоводных аппаратах, помещенных непосредственно в затон, где условия можно было считать весьма близкими к природным. Ниже мы увидим, насколько велика разница в интенсивности питания в аппаратах и в аквариумах. Однако, даже если применяется продувание или другие способы обновления запасов кислорода в аквариальных условиях, рыбы все же отстают в росте по сравнению с ростом в естественных условиях. Это лишний раз напоминает нам, с какой осторожностью нужно относиться к количественным данным о питании, полученным на основании экспериментов в аквариуме, и всеми мерами стремиться к проверке этих результатов в природе.

Начало питания

1. Возраст, в котором начинается самостоятельное питание

Одним из первых вопросов, поставленных нами при изучении питания личинок сельди, было установление возраста, в котором личинки начинают самостоятельно питаться.

Личинки сельди у с. Никольского начали ловиться в начале июня, но до 18 июня кишечники их были пусты, несмотря на то, что в то время ловилось уже большое количество личинок и желточный мешок у многих был резорбирован. Однако это еще не означает, что они в действительности не питались, так как на ранних стадиях личинки легко выбрасывают содержимое кишечника посредством усиленной дефекации и отрыгивания недавно заглоченной пищи, в чем мы убедились во время экспериментов в 1938 г. и на что указывает ряд авторов [12, 33].

Часто в пустых кишечниках нами наблюдались мелкие аморфные частицы и вздутые участки кишки, как бы свидетельствующие о недавнем пребывании там пищи. Первые личинки с содержимым в кишечнике были пойманы 18/VI. Длина их колебалась от 6,25 до 7,5 мм, желточный мешок не всегда был резорбирован. Содержимое вначале состояло, главным образом, из несъедобных частиц: песчинки, комочки детрита, изредка попадались оболочки диатомовых. Затем начали появляться оболочки коловраток и изредка ракообразные.

Для точного установления возраста, в котором личинки сельди начинают питаться, были поставлены опыты с искусственным выращиванием личинок из оплодотворенной икры, причем личинки ставились в условия, возможно более близкие к природным. Методика эта уже известна [Кузнецова, 19]. У левого берега, на тихом течении, была поставлена прорезь, в нее помещены рыбоводные аппараты, в которые закладывалась оплодотворенная икра. Результаты этих опытов представлены в табл. 5.

Таблица 5

Начало питания личинок сельди

Серия	Время закладки икры	Темпера- тура воды (в °C)	Появление пищи в кишечниках				Длина личинок (в мм)
			Дата	Темпера- тура (в °C)	Возраст в днях		
					с момента оплодотвор.	с момента выклева	
I	19/VI	15,4	27/VI	19,8	8	5	6,25—7
II	22/VI	17,2	29/VI	20,8	7,5	4—4,5	6,25—7

Во второй серии опытов питание началось несколько ранее, чем в первой, очевидно, благодаря более высокой температуре воды. Минимальная длина питающихся личинок, пойманных в реке, была 6,25—7,5 мм, что соответствует 4—6-дневному возрасту при средней температуре воды 20° и вполне согласуется с нашими опытами.

Таким образом, можно сделать вывод, что личинки начинают питаться в возрасте 4—6 дней после выклева. Колебания возраста и длины зависят, повидимому, в основном от температуры, чрезвычайно сильно влияющей на скорость развития.

Нередко у питающихся особей желточный мешок еще не резорбирован, однако интенсивное питание начинается уже после полной резорбции желточного мешка. Это согласуется с данными Leim [28], но несколько противоречит данным Lebour [25] и Hardy [12], находивших обильную пищу в кишечниках личинок задолго до резорбции желточного мешка. Необходимо отметить, что резорбция желточного мешка, как и дальнейшее развитие, у северных сельдей происходит несколько позднее, чем у наших личинок (табл. 6), и рост в длину также происходит медленнее, что очевидно, связано с развитием при более низкой температуре, так что фактически ко времени начала питания они оказываются старше наших личинок.

Таблица 6

Сравнение наших данных по развитию личинок сельди с данными Lebour [24]

	Длина (в мм)	
	по нашим данным	по данным Lebour
Резорбция желточного мешка	6—7	10
Начало развития спинного плавника	8—9	
Появление брюшных плавников	15,5—16	22
Начало обособления желудка	21—22	30—35

2. Первая пища личинок сельди

Первой пищей личинок морских атлантических сельдей, по данным Lebour, являются личинки моллюсков, «зеленая пища» (диатомовые и жгутиковые) и науплии. Hardy почти не обнаружил личинок моллюсков и основной пищей ранних стадий считает планктонные водоросли. Мы, как уже указывалось, у самых молодых личинок находили в весьма незначительном количестве детрит, оболочки водорослей и, несколько позднее, коловраток и мелких ракообразных.

В 1938 г. мы предполагали заняться экспериментами над выведенными из икры личинками для выяснения характера их первой пищи, но ввиду того, что сельдь в 1938 г. прошла значительно выше и нерест закончился раньше, чем в 1937 г., нам не удалось достать текущей самки и получить массовый материал по ранним стадиям. Однако, используя икру, ловившуюся в небольшом количестве в реке, мы произвели попытку заставить выклюнувшихся личинок пережить в аквариальных условиях критический период перехода к активному питанию. Опыт был произведен на 39 икринках, причем 30 свободных эмбрионов поместили в большой кристаллизатор и давали им ежедневно планктон из затона, а 9 — в небольшую чашку Коха и в качестве корма давали им исключительно инфузорий из сенного настоя, причем велся контроль на отсутствие в культуре коловраток. Личинки, которые снабжались планктоном, прожили 12 дней с момента выклева, т. е. срок, который свободный эмбрион может прожить и вовсе не получая пищи; личинки же, получавшие инфузорий, прожили до 20 дней (3 шт.). Насколько нам известно, это наиболее длительный срок, в течение которого удавалось сохранить в аквариальных условиях выклюнувшихся из икры личинок, и прожить такой срок, не получая пищи извне, они бы не смогли.

Конечно, это еще не может служить доказательством того, что первой пищей личинок являются инфузории или бактерии, кишевшие в сенном настое, а лишь показывает, что какие-то условия в сенном настое благоприятствуют жизни личинок.

Исследование содержимого кишечника

1. Качественный состав пищи

Перейдем теперь к рассмотрению качественного состава пищи личинок, установленного нами на основании вскрытия кишечника.

Основным объектом питания личинок сельди в р. Волге является зоопланктон.

В противоположность Hardy, Lebour, Marshall (l. c) водоросли в кишечниках наших личинок были обнаружены всего в 12 случаях, несмотря на то что было просмотрено более 1500 кишечника разных стадий. При этом чаще всего остатки водорослей встречались непосредственно в кишечниках, а внутри оболочек заглоченных животных (коловраток) ¹⁾.

Кроме того, водоросли встречались в пустых кишечниках вместе с песчинками и другими непереваримыми остатками. Бывали случаи, что у самого анального отверстия попадались клетки водорослей с зелеными хроматофорами без признаков переваривания.

Все это заставляет сомневаться, являются ли водоросли непосредственно объектом питания личинок ранних стадий или заглатываются ими при поимке добычи.

¹⁾ В кишечниках нами были обнаружены остатки следующих водорослей: *Cyclotella*, *Navicula*, *Asterionella*, *Nitzschia*, *Pediastrum*, *Protococcales* non determ, нитчатки *Chlorophyceae*.

Некоторые авторы — Lebour [25], Meyer [34] — в своих работах указывают, что личинки моллюсков являются одним из важнейших компонентов питания ранних стадий сельдевой молоди.

Что касается наших исследований, то их результаты близки к результатам работ Hardy и Marshall, встречавших личинок моллюсков в пище ранних стадий лишь случайно. Несмотря на то, что в продолжение наших опытов личинки *Dreissena polymorpha* были одним из основных компонентов волжского планктона и по величине вполне могли бы быть заглочены сельдовыми личинками, в кишечниках они встречались лишь как исключение. Во всех кишечниках найдено не более 10 штук.

2. Изменение состава пищи с возрастом

Переходим теперь к составу пищи и интенсивности питания различных возрастных групп. В кишечниках нами были найдены следующие формы:

Rotatoria

Diurella sp.,
Brachionus pala,
Asplanchna priodonta,
Яйца коловраток

Сopepoda

Eurytemora sp.,
Heteroscope appendiculata,
Diaptomus sp.,
Cyclops sp.,
Nauplii,

Прочие

Gammaridae,
Лич. Chironomidae,
„ *Dreissena polymorpha*,
„ рыб (сельди),
Водоросли.

Cladocera

Bosmina cornuta и *B. longirostris typica*,
Diaphanosoma brachyurum,
Daphne longispina,
Alona (rectangula?),
Ceriodaphnia sp.,
Moina micrura,
Sida crystallina,
Macrothrix hirsuticornis,
Leptodora kindtii

Соотношение отдельных компонентов питания по мере роста личинок сильно изменяется (см. табл. 7 и рис. 1 и 2), что вполне естественно, так как, увеличиваясь и становясь более активной, личинка начинает заглатывать более крупные и активные организмы.

Таблица 7

Соотношение различных групп пищевых объектов в кишечниках личинок разных возрастных групп (в % по весу)

Возраст	Rotatoria	Cladocera	Сopepoda	<i>Dreissena</i> и пр.	Непланктон- ные орга- низмы	Всего
I	81,94	9,2	4,0	4,86	—	100
II	5,74	17,58	72,41	—	4,27	100
III	ед.	18,19	68,55	—	13,26	100
IV	„	11,96	52,48	—	35,56	100

¹⁾ Gammaridae, лич. Chironomidae, лич. Ephemeridae и изредка личинки рыб.

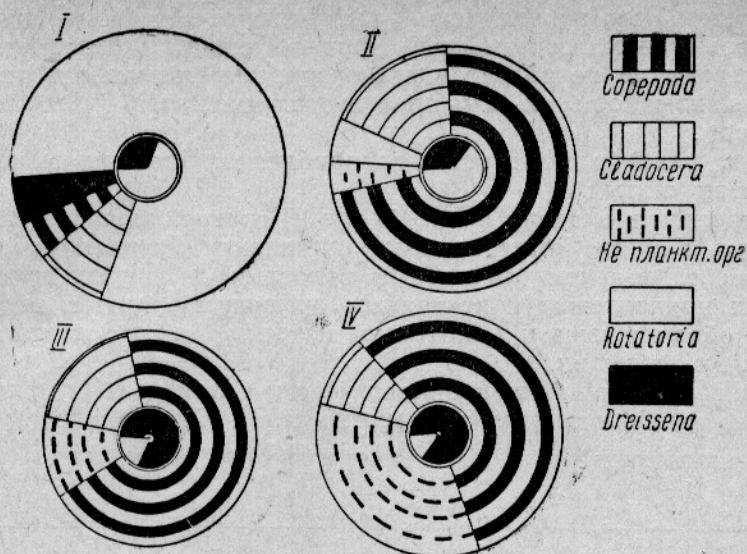


Рис. 1. Пищевые спектры четырех возрастных групп личинок селди. Размер круга соответствует величине индекса наполнения. Черные секторы во вписанных кружках с двойным ободом соответствуют проценту питающихся особей.

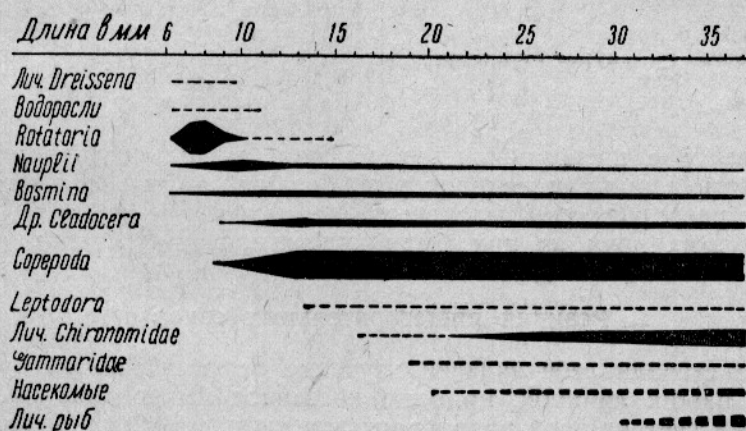


Рис. 2. Включение пищевых компонентов по мере роста личинки; толщина линий приблизительно отражает значение объекта в питании личинки данного возраста.

Основным объектом питания личинок I возрастной группы являются коловратки; ракообразные встречаются сравнительно редко и, большей частью, только молодые формы. Все 10 личинок *Dreissena* найдены в кишечниках I группы.

В рационе II группы коловратки быстро исчезают, уступая место ракообразным, в частности *Coropoda*, биомасса которых во много раз превышает биомассу *Cladocera*. У личинок крупнее 8,5—9 мм коловратки большей частью уже не попадают, однако, как исключение, нам встретилась одна суточная серия (15—16/VII 1937), в которой личинки, морфологически несомненно принадлежащие ко II группе, имели состав пищи как у I группы, т. е. в их пище резко преобладали коловратки. Эта серия вообще отличалась от других, если можно так выразиться, инфантильностью: личинки, достигшие уже 18,5 мм в длину, принадлежали еще ко II возрастной груп-

пе. Возможно, что эти личинки принадлежали к другому виду сельдей. К сожалению, современный уровень знаний систематики сельдовой молодежи не позволяет с достоверностью установить их видовую принадлежность, и мы принуждены оперировать со сборным материалом.

Процент ракообразных остается приблизительно неизменным и у дальнейших стадий.

Уже достигнув в длину около 10 мм (II группа), личинки начинают потреблять в пищу более крупные организмы: Gammaridae, личинок Chironomidae, поденок (личинок и взрослых) и других насекомых. Часть их принадлежит к нектонным организмам, другие ведут наддонный образ жизни и некоторые, наконец, являются типичными бентосными формами.

Привожу список личинок Chironomidae и Culicidae, найденных в кишечниках личинок сельди (определено Н. Н. Липиной).

Название	Стация
Chaoboras flavicans	Преимущественно на разливах больших рек
Psectrocladius mirabilis	Типичная песчано-иловая форма
Trichocladius Kieff. sp.	На зарослях или между камнями
Rheotanytarsus Kieff. sp.	На каменистом грунте или зарослях, сидячие, в чехликах
Chironomus Meig. sp.	Убиквист
Procladius Scuse (=Tanypus Meig.) sp.	"
Parachironomus Lenz	В ходах на поверхности растений
Orthocladinae g. sp.	На камнях или в зарослях

Позднее, уже превратившись в мальков, молодежь сельди начинает употреблять в пищу и личинок рыб, большей частью сельдевых же. В нашем распоряжении было всего 3 малька размером в 35—37 мм, и в желудках двух из них были констатированы остатки личинок сельдей в 19—21 мм длиной.

Реакция пищеварительных соков

Мы не ставили себе задачей изучение реакции пищеварительных соков у наших личинок, но одно косвенное наблюдение проливает некоторый свет на этот вопрос: мы заметили, что хитиновые покровы Соперода, вскоре после заглатывания, краснеют, что указывает на кислую реакцию в кишечнике. Интересно, что это происходит и у самых молодых личинок, у которых пищеварительный тракт представляет прямую трубку задолго до развития желудка; таким образом, железистые клетки, выделяющие соляную кислоту, очевидно, развиваются до морфологического обособления желудка, и пищеварение, с физиологической точки зрения, происходит как у желудочных рыб. К сожалению, в литературе мы нашли только одно упоминание о ферментативной деятельности пищеварительного тракта личинок желудочных рыб, а именно у проф. Карзинкина [7], где он указывает, что «у мальков шук до 47-дневного возраста от дня самостоятельной еды не происходит (декальцинации и переваривания) рыбных костей, хотя кормовой объект — 30-дневные мальки Rutilus — в это время был, конечно, еще весьма нежен и кости были слабо обизвествлены» [стр. 83]. В дальнейшем, с изменением ферментативной деятельности, кости начинают перевариваться. Автор не указывает, считает ли он, что кислота в это время еще совершенно отсутствует в пищеварительных ферментах или только находится в слиш-

ком незначительном количестве, так что трудно сказать, противоречат ли его данные нашим, тем более, что речь идет о совершенно различных видах рыб. Во всяком случае, вопрос о ферментативной деятельности у личинок желудочных рыб до обособления желудка требует дальнейших исследований.

Экология питания

1. Способ поимки добычи

Целый ряд вопросов, касающихся питания рыб, остается неясным, пока нам не известен способ, каким данная рыба добывает пищу: является ли поимка пищи результатом активной охоты или пассивного захватывания организмов при фильтрации воды через жабры в процессе дыхания, и какими органами чувств руководствуется рыба при поимке добычи. По этому вопросу имеется довольно обширная литература.

Наблюдая за поведением личинок в аквариуме, нам удалось установить, что момент добывания пищи у личинок сельдей совершенно ясно заметен и представляет собой активное захватывание добычи. Личинка, проделываящая при плавании быстрые змеевидные движения хвостовой частью тела, внезапно останавливается, S-образно изгибается, причем изгибается и передняя часть туловища, на мгновение замирает и затем делает резкий прыжок вперед. Вслед за этим, благодаря большой прозрачности личинок, можно видеть скользящий по пищеводу комок пищи (планктонный организм).

Бывают случаи, что, после подобного прицеливания, личинка не делает прыжка, очевидно, найдя избранную жертву почему-либо неподходящей. Особенно часто это наблюдается в сумерки; вероятно, вследствие наступающей темноты, личинке становится трудно разглядеть быстро движущуюся добычу и правильно рассчитать прыжок.

2. Значение зрения и роль света при поимке добычи

Доминирующим органом чувств при добывании пищи у личинок сельдей, по видимому, является зрение: личинка видит свою добычу и активно хватает именно те организмы, которые привлекают ее внимание. Во время сильных ветров, когда вода у берега становилась мутной, личинки в аппаратах не питались. После того как аппараты были установлены в прозрачной воде, личинки начали питаться. Очевидно, в мутной воде они не могли видеть добычи. Ночью личинки сельди прекращают питание, и пищеварительный тракт их совершенно освобождается от пищи.

Естественно было предположить, что ночной перерыв в питании вызывается также тем, что личинки в темноте не видят добычи. Чтобы проверить это, мы поставили ночные наблюдения на Саратовской рыбхозстанции. Личинки, помещенные под яркий электрический свет, питались в течение всей ночи, тогда как в контрольном аквариуме, в неосвещенном помещении, питание, как обычно, прекратилось с наступлением темноты и возобновилось с рассветом. Battle [2] на основании своих экспериментов отмечает, что интенсивность питания возрастает с интенсивностью освещения. Она указывает, что в яркие лунные ночи желудки молоди сельди были набиты пищей.

Следует отметить, что вообще личинки сельди отличаются сильным положительным фототаксисом, доминирующим даже над стремлением к пище.

При ровном рассеянном свете личинки равномерно распределяются в аквариуме, слегка концентрируясь в местах наибольшего скопления планктона, но стоит ярко осветить часть аквариума, все личинки немедленно устремляются к свету, уходя от корма. Стремление к свету настолько сильно, что их можно «водить» по всему аквариуму за лучом света.

Очевидно, положительный фототаксис теснейшим образом связан с дневным образом жизни и планктонным питанием личинок сельди: на ярком свете они лучше видят свою добычу. Интересно отметить, что ночные придонные рыбы, например, личинки осетровых, по словам Б. Г. Чаликова, обладают положительным фототаксисом лишь в самом раннем возрасте, при переходе же к донному питанию (с момента всасывания желточного мешка) они перестают реагировать на свет.

В свете этих наблюдений уже не вызывает особых сомнений избирательная способность личинок при поимке пищи. Наблюдались случаи, когда личинки сельди были помещены в планктон, в котором резко преобладали *Cladocera* над *Sopropoda* и, однако, кишечники их оказывались набитыми почти исключительно *Sopropoda*.

К этому вопросу мы еще вернемся в конце работы.

3. Суточный ход питания

В литературе вопрос о суточном ритме питания у рыб затронут весьма слабо. Кучин [20] указывает, что еще в очень раннем возрасте мальки (личинки) различных пресноводных рыб — плотвы, уклей, карася, линя, ерша, окуня, налима, форели начинают питаться два

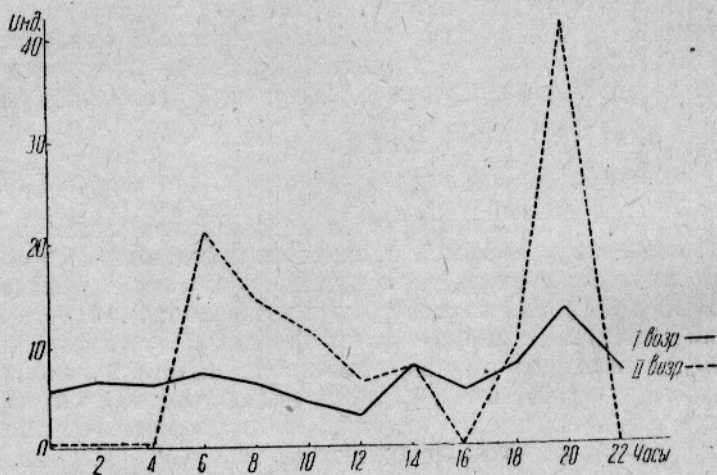


Рис. 3. Суточный ход питания в реке: июль-июль 1937 г., средние данные (в индексах наполнения по весу).

раза в сутки — утром и вечером. После полудня, до 3 часов, вся пища в кишечнике переваривается, после 3 появляются свежие организмы. Исключением являются мальки щуки, питающиеся целый день. Lissner [29] указывает, что взрослая сельдь в Немецком море питается с вечерней до утренней зари; днем питание прекращается. Jespersen [14] отмечает, что молодь сельди (в датских водах) питается главным образом днем. Muzinic [36], обрабатывавший материал, собранный Lissner'ом, наблюдает два максимума питания у сельди в течение суток: больший вечером, в 17—21 час. и меньший утром,

около 4 час. Между максимумами лежат понижения, из которых большее падает на дневные часы. Рыба не прекращает питания ни в какое время суток.

а) Данные вскрытий кишечника

Еще на основании наших наблюдений 1937 г. в реке [42] мы установили два максимума в питании личинок: в 6—8 и около 20 час. (рис. 3). Между ними днем наблюдается уменьшение количества пищи в кишечниках, ночью же пищеварительный тракт полностью освобождается от пищи.

Осенние наблюдения в затоне Чечоры под Саратовом в 1937 г. (рис. 4) дают в сутки также два максимума наполнения кишечника, но оба они сдвинуты к середине дня—вечерний приходится на 18 час., а утренний на 12. Ночью совершенно ясно наблюдается полная приостановка питания, это смещение объясняется, повидимому, тем, что материал собирался в более позднее время года (первая половина августа) и день был короче.

Такое смещение вершин кривой питания осенью, очевидно (по словам Г. С. Карзинкина), закономерно для всех рыб с утренним и вечерним максимумами питания. То же наблюдалось Поляковым [38], изучавшим интенсивность дыхания *Dytiscus marginalis*.

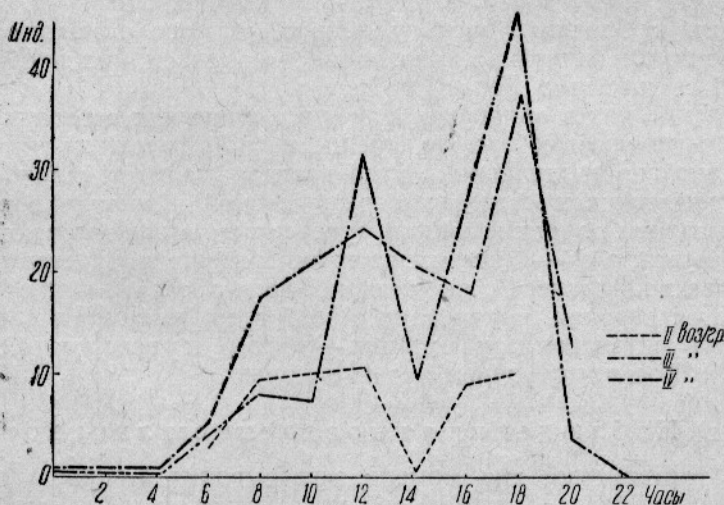


Рис. 4. Суточный ход питания в затоне; август 1937 г., средние данные (в индексах наполнения по весу).

Наши наблюдения согласуются с наблюдениями Muzinic, который констатировал двувёршинность в ходе питания у взрослых сельдей из Немецкого моря, и с наблюдениями Кучина над ритмом питания молоди некоторых пресноводных рыб.

б) Результаты наблюдений над живыми личинками

Желая проверить на живом материале результаты, полученные на основании вскрытий, мы в 1938 г. поставили суточные наблюдения над наполнением кишечника у личинок. Опыты производились в рыбободных аппаратах, помещенных в затоне или в аквариумах. В аппаратах было проведено четыре суточных серии наблюдений: в три аппарата помещались личинки трех различных возрастных групп—по 10—20 шт. и каждый час контролировалась степень наполнения киш-

ки, для чего каждая личинка вылавливалась ложкой, рассматривалась при помощи большой ручной лупы в ложке же или в специальном узком аквариумчике, сделанном из предметных стекол (по совету Г. С. Карзинкина), и затем пересаживалась в свободный аппарат. Благодаря прозрачности тела личинок присутствие пищи и распределение ее в кишечнике хорошо видны на живых личинках трех первых возрастных групп и даже начальных стадий четвертой. Наблюдения в аппаратах имели то преимущество, что здесь личинки находились в условиях, наиболее близких к естественным, но имели и ряд существенных недостатков: прежде всего, каждый час их приходилось беспокоить, что, несомненно, нарушало нормальный ход питания. Кроме того, с наступлением темноты, при керосиновом фонаре, личинок в аппарате становилось невозможно разглядеть и приходилось прекращать опыт. Поэтому, параллельно с наблюдениями в аппаратах, мы вели подобные же наблюдения и в кристаллизаторах, причем в каждом из них старались подобрать личинок так, чтобы их можно было отличать одну от другой и благодаря этому проследить процесс питания на каждой личинке в отдельности. В 6—10 кристаллизаторов сажали по 3—5 личинок различной длины. Здесь мы могли наблюдать их, совершенно не беспокоя и, кроме того, ночью при свете фонаря, подкладывая под кристаллизатор, в котором велись параллельные наблюдения, в качестве рефлектора зеркало, закрытое марлей, мы добивались очень удобного, мягкого освещения, позволявшего вполне отчетливо следить за состоянием кишечника. Таких суточных серий было проведено две.

Наблюдения как в аппаратах, так и в аквариумах согласуются между собой и показывают, что в течение первой половины дня питание идет интенсивно и кишечника туго набиты, во второй половине дня пища в кишечниках становится разреженной и иногда сохраняется только в задней половине кишки, к вечеру же кишечник снова заполняется. Ночью, в 24—1 час, кишечника совершенно пустеют и начинают снова наполняться с рассветом. Таким образом, полностью подтверждается картина, полученная в 1937 г. на речном материале: два максимума интенсивности питания — утром и вечером, понижение днем и полное прекращение питания ночью.

в) Наблюдения за поведением личинок

То обстоятельство, что момент заглатывания личинкой пищи отчетливо виден, дало нам возможность ближе подойти к выяснению причины двувершинного хода кривой питания, а также и к суточному рациону.

Мы задались целью подсчитать, сколько планктонных организмов в день съедает личинка, чтобы, пересчитав количество организмов на вес, подойти к выяснению суточного рациона личинок в аквариумах. Были поставлены наблюдения за одной личинкой, не отрывая глаз, в течение сначала полных суток, а затем, когда было окончательно выяснено, что с наступлением темноты питание прекращается, — только в светлое время суток — от утренних до вечерних сумерек. Наблюдения сопровождались ежечасным измерением температуры воды. Отмечался момент каждого заглатывания, а также выход экскрементов. Экскременты иногда собирались капиллярной пипеткой для подсчета остатков организмов в них. Таких суточных серий с личинками различных возрастных групп было проведено семь.

Наблюдения показали, что личинки едят непрерывно в течение всего светлого времени суток, но интенсивность питания меняется: с утра заглатывания пищи следуют одно за другим почти непрерывно до 2—3 раз в минуту, днем частота их уменьшается и между соседними

заглатываниями бывают интервалы от 5 до 30 и более минут. Очевидно, личинка наедается, перестает охотиться за добычей и заглатывает только организмы, которые случайно попадают ей на пути. К вечеру активность опять возрастает и довольно резко обрывается с наступлением темноты (рис. 5). Таким образом, этими наблюдениями вскрывается причина двувёршинности в ходе питания, констатируемая нами в 1937 г. в результате исследования содержимого кишечника и подтвержденная в этом году наблюдениями над наполнением кишечника у живых личинок.

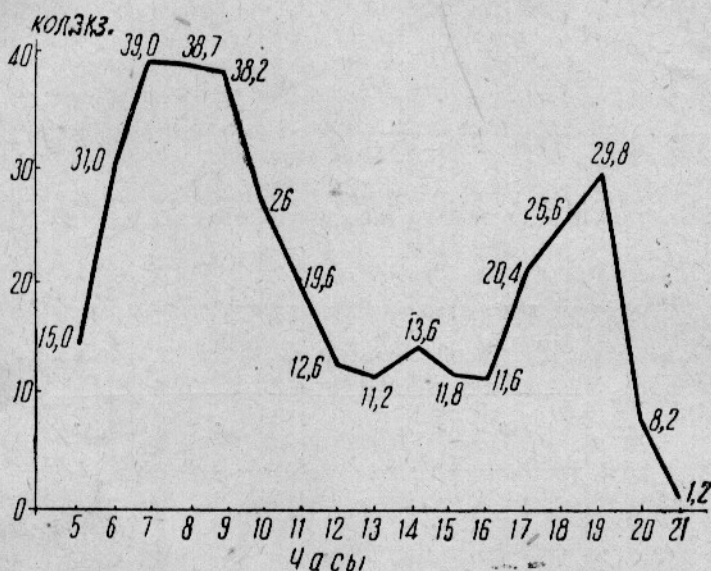


Рис. 5. Суточный ход питания в аквариуме (по подсчету заглатываемых организмов).

4. Суточный ход дыхания

Повышение интенсивности потребления пищи должно повести за собой усиление обмена веществ. Поэтому вполне естественно было бы ожидать, что и кривая суточного хода дыхания у наших личинок даст тоже две вершины подобно кривой питания. Для проверки этого предположения мы предложили нашей помощнице Р. В. Крымовой проделать наблюдения над суточным ходом дыхания личинок сельди во время полевых работ 1938 г. По совету В. И. Олифан, была принята следующая методика: около 20 личинок определенной возрастной группы помещались в колбу Эрленмейера емкостью 360 см³ в фильтрованную речную воду. Колба плотно закрывалась резиновой пробкой с двумя трубками для спуска воды, закрывающимися винтовыми зажимами. По окончании опыта вода спускалась в пикнометры и содержание кислорода определялось по методу Микро-Винклера. В суточной серии производилось восемь опытов, через каждые 3 часа. Перед началом опыта вода в колбе три раза сменялась для удаления продуктов распада. Личинки в течение суток не удалялись из колбы и не получали пищи. Крымовой было сделано семь суточных серий с личинками II и III возрастных групп, причем в каждом опыте было по четыре опытных колбы и две контрольных (без личинок). Результаты этих наблюдений, близко совпадающие между собой, полностью подтвердили наши ожидания: интенсивность суточного хода

дыхания у личинок сельди изменяется подобно интенсивности питания, образуя два максимума — утром и вечером и два минимума между ними (см. табл. 8 и рис. 6).

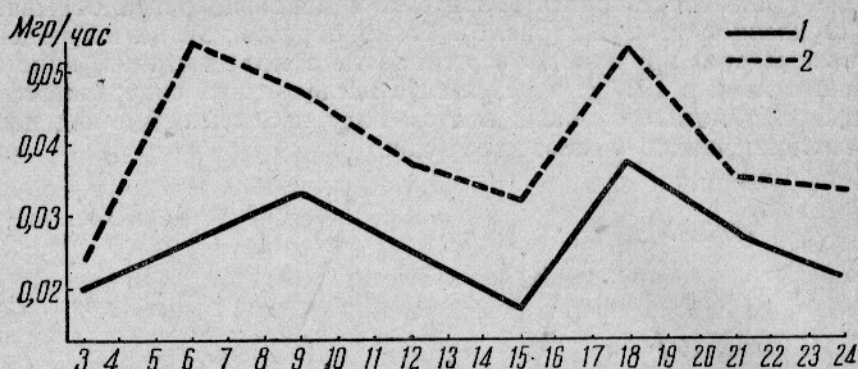


Рис. 6. Суточный ход поглощения кислорода (в см³ за час для 20 личинок). 1—II возрастная группа; 2—III возрастная группа.

Таблица 8

Суточный ход поглощения кислорода у личинок сельди
(на 1000 лич. в 1 час; по Крымовой)

Время (в час)	II возр. группа		III возр. группа	
	см³	см³/г	см³	см³/г
3	2,0	0,326	2,4	0,080
6	2,6	0,424	5,4	0,180
9	3,1	0,505	4,7	0,156
12	2,5	0,407	3,7	0,123
15	1,7	0,277	3,1	0,103
18	3,6	0,587	5,3	0,170
21	2,6	0,407	3,6	0,120
24	2,1	0,342	2,8	0,090

В литературе имеются указания, что энергия, затрачиваемая на лов добычи, и секреторная деятельность пищеварительного тракта при переваривании пищи резко повышают потребление кислорода [Карпевич, 18].

Исследования суточного хода дыхания у рыб насчитываются пока единицами. Можно указать работу Clausen [6], Полякова [39], Take Oya [43]. Картина суточного хода дыхания у разных пород рыб представляется довольно различной. Относительно других животных имеются чрезвычайно интересные данные, например, в работе Полякова [38], изучавшего суточный ритм дыхания у жука *Dytiscus marginalis*.

Он наблюдал такие же два максимума поглощения кислорода (утренний и вечерний), совпадающие с периодами наибольшей активности этого жука. Кроме указанных максимумов автор наблюдал еще третий, небольшой, около 24 час., но не анализировал его причины. Существует еще работа Lang [21] о ходе поглощения кислорода у *Oligochaeta*, в которой автор показывает, что эти черви в течение суток имеют также два максимума и два минимума поглощения кислорода [цитировано по Полякову, 38].

Наши исследования суточного ритма дыхания личинок сельди являются лишь первым этапом работ в данном направлении.

5. Предположение о влиянии поляризованного света

Совпадение периодов повышения активности у столь различных в таксономическом отношении животных, как некоторые рыбы и жуки, — факт чрезвычайно интересный. Можно привести и другие доказательства повышения активности животных утром и вечером, хотя бы факт, известный всем рыболовам и охотникам, что многие рыбы клюют лучше всего утром и вечером, и что период наибольшей активности у некоторых водоплавающих птиц также совпадает с тем же временем (в основном вечером) и т. д. Существуют также факты, говорящие о стимулирующем влиянии лунного света на повышение активности целого ряда животных, хотя бы взрослых сельдей: Mooge [35], Graham [11].

У некоторых морских беспозвоночных массовое размножение приурочено к определенным фазам луны, главным образом к полнолуннию: например, у известного червя палоло, *Eunice viridis* с островов Самоа, *Eunice fucata* в Атлантическом океане, «ваво» на Малайском архипелаге, *Ceratocephalus osawai* в Японии; один из этих червей размножается ночью в полнолунние, а остальные на рассвете, в фазы, близкие к полнолуннию.

О причинах, вызывающих все эти явления, мы пока можем строить только предположения. Одним из них может быть следующее.

Известно, что утром и вечером особенно велико количество поляризованных лучей; имеются они и в лунном свете; лучи эти оказывают сильное влияние на интенсивность различных жизненных процессов. Например, под действием поляризованного света повышается скорость обмена веществ у кролика [Bhatnagar Lal and Matur, 4]¹⁾, усиливается ферментативная деятельность диастаза и каталазы [Macht, 31]¹⁾, ускоряется рост и размножение дрожжевых клеток [Macht and Hill, 32]¹⁾.

Согласно исключительно интересной работе И. Н. Верховской [46] поляризованный свет в сильнейшей степени влияет на фототаксические движения планктонных организмов. Большой материал, собранный ею, заставляет предполагать, что поляризованный свет играет в жизни многих организмов значительно большую роль, чем это считалось до сих пор.

В результате сопоставления приведенных фактов невольно напрашивается мысль, не являются ли они (в том числе и утреннее и вечернее повышение интенсивности обмена веществ у личинок сельди), хотя бы частично, следствием влияния поляризованного света. Любопытно, что, как правило, вечерний максимум повышения интенсивности жизненных процессов бывает выше утреннего и количество поляризованного света также вечером больше, чем утром (более низкий вечерний максимум интенсивности питания у личинок сельди в аквариуме вызван, очевидно, специфичностью аквариальных условий: например, накоплением продуктов распада к вечеру).

Высказанное предположение является, пока, не более, чем гипотезой, но оно представляется нам весьма заманчивым для объяснения целого ряда биологических явлений. Было бы весьма интересно поставить соответственные эксперименты над влиянием поляризованного света на интенсивность питания и других жизненных проявлений у молодежи рыб. В случае положительных результатов это, возможно, могло бы иметь большое хозяйственное значение при искусственном рыбозаведении.

¹⁾ Цитировано по работе И. Н. Верховской [46], любезно предоставившей мне возможность познакомиться со своей рукописью и материалами.

Количественные сведения о питании личинок сельдей

Одной из основных наших задач, как уже указывалось в самом начале работы, было выяснить суточный рацион различных возрастных групп личинок сельди в р. Волге. Для этого было предпринято количественное изучение содержимого кишечника, а также поставлен ряд экспериментов.

1. Результаты вскрытия кишечника

На основании вскрытия кишечника было установлено среднее и максимальное наполнение кишечника, индексы наполнения и среднее суточное наполнение для каждой возрастной группы. Основным материалом послужили суточные серии проб 1937 г. Был вычислен средний вес пищи, содержащейся в кишечниках каждой возрастной группы; на основании этих величин и построены приведенные выше кривые суточного хода питания. Средняя из этих величин для каждой суточной серии дает среднее суточное наполнение кишечника (табл. 9). На основании среднего суточного наполнения нами вычислены суточные индексы наполнения для каждой возрастной группы. [Подробнее об этом см. в нашей работе, 42].

Результаты количественного учета содержимого

Часы возраст	В е с п и щ и								
	0	2	4	6	8	10	12	14	16
I	0,00225	0,0025	0,00293	0,00288	0,00245	0,00187	0,00155	0,0021	0,0022
II	0,0028	—	0,0023	0,09565	0,06624	0,050	0,029	0,0365	0,0051
III	0	0	0	0,110	0,2255	0,214	0,92975	0,272	0,585
IV	0	0	0	0,355	1,257	—	1,779	1,490	1,300

2. Продолжительность прохождения пищи

Однако сведения о наполнении кишечника и о суточных индексах еще не достаточны для определения количества пищи, потребляемого личинкой в сутки.

Для определения суточного рациона у рыб, питающихся неравномерно в течение суток, необходимо кроме предельного наполнения кишечника знать длительность прохождения пищи через пищеварительный тракт и срок, в течение которого происходит потребление пищи, для чего от времени пребывания пищи в кишечнике (от начала захватывания пищи до полного освобождения кишечника) нужно отнять время средней продолжительности прохождения пищи (от прекращения захватывания пищи до полной эвакуации содержимого пищеварительного тракта). Разделив полученную разность на продолжительность прохождения пищи, мы узнаем, сколько раз в течение суток происходит полная смена содержимого пищеварительного тракта. Приняв, что он почти все время наполнен пищей, умножаем вес пищи в наполненном пищеварительном тракте на полученное число смен пищи и получаем, сколько личинка съела за сутки.

В отличие от Bajkow [1], предлагающего для вычисления суточного рациона у рыб, питающихся непрерывно круглые сутки, формулу:

$$D = A \frac{24}{n},$$

где: D — рацион,

A — средний вес пищи в желудке,

n — продолжительность переваривания (время, потребное на эвакуацию пищи из желудка в кишечник),

мы предлагаем для рыб, имеющих в течение суток перерыв в еде, формулу:

$$R = M \frac{T-v}{v},$$

где: R — суточный рацион,

M — вес пищи в наполненном кишечнике ¹⁾,

T — время пребывания пищи в кишечнике,

v — средняя продолжительность прохождения пищи.

Рассуждение наше несколько неточно в том отношении, что среди дня интенсивность питания падает и кишечник бывает набит не туго. Но, с другой стороны, полученный нами вес предельно наполненного кишечника, по всей вероятности, несколько преуменьшен, так как

Таблица 9

Кишечников личинок в суточных пробах

(мг)			Среднее суточное наполнение	Вес пищи в предельно наполненном пищеварит. тракте	Средний вес рыбы (в мг)	Индекс наполнения (в процеди-милле) с учетом		Процент питающихся особей
18	20	22				всех личинок	только питающихся	
0,0339	0,00577	0,00295	0,00269	0,019	0,4	68,0	202,0	33,7
0,0438	0,014184	0,00425	0,03980	0,338	6,31	63,0	156,0	40,56
0,050	0,110	0	0,31635	1,261	30,0	106,0	139,0	76,38
0,020	0,8925	0,8925	0,9730	3,286	74,0	131,0	156,0	84,0

кишечник способен сильно растягиваться и вмещать большое количество пищи уже после того, как по внешнему виду он уже полон; при вычислении же веса принимались во внимание все случаи, когда кишечник был от начала до конца более или менее плотно забит пищей. Таким образом, наши ошибки до некоторой степени должны компенсировать одна другую и результат должен дать правильное представление о суточном рационе.

Продолжительность прохождения вычислялась нами на основании тех же суточных наблюдений над ходом питания отдельных личинок в кристаллизаторах, которые послужили для выяснения суточного хода питания (см. их описание на стр. 190) и на основании которых, как мы увидим ниже, произведено вычисление суточного рациона другим методом. Как известно, на продолжительность прохождения влияет целый ряд факторов: температура, газовый режим, характер пищи, степень насыщения рыбы и т. д.

¹⁾ Мы берем наполненные кишечника, так как личинки сельди при поимке и фиксации, как уже упоминалось, часто выбрасывают содержимое кишечника. Для рыб, которые не выбрасывают пищу, целесообразнее брать среднее наполнение.

Температура в наших опытах приближалась к природной, только колебания ее в течение суток были менее значительны: температура воды от 19—21° утром поднималась до 27—29° днем и опускалась до 20—22° к вечеру. Но так как во всех опытах температурные условия были, примерно, одинаковы, то данные о продолжительности прохождения пищи сравнимы между собой. Характер пищи был также более или менее неизменным: планктон из затона, состоявший преимущественно из Сорерода. О затруднениях с газовым режимом мы уже писали выше, но условия опытов были опять-таки одинаковы: перед началом опыта личинок сажали в свежую воду, которая не сменялась до конца опыта. Объем воды в этих суточных опытах был около 0,5 л.

Установление продолжительности прохождения первой порции пищи не встречало затруднений, так как она равна промежутку времени, протекшему от захвата пищи до выхода первой порции экскрементов. Точно так же продолжительность прохождения последней порции легко учитывалась от последнего захвата пищи до полного освобождения кишки (табл. 10).

Таблица 10

Продолжительность прохождения первой и последней порции пищи

Первая порция				Последняя порция			
возрастн. группа	начало питания	выход 1-й порции экскрем.	продолжительность	возрастн. группа	прекращение питания	освобождение кишки	продолжительность
III	6 ч. 25 м.	7 ч. 43 м.	78 мин.	I ¹⁾	—	—	3 ч. 21 м.
III	7 " 35 "	8 " 53 "	113 "	II	18 ч. 30 м.	22 ч.	3 " 30 "
III	5 " 35 "	7 " 43 "	128 "	II	12 "	14 " 40 м.	2 " 40 "
III	6 " 13 "	7 " 49 "	96 "				
III	5 " 47 "	7 " 33 "	106 "				
III	6 " 23 "	7 " 49 "	86 "				
	Среднее 94,6 (1 ч. 35 м.)			III	11 ч. 30 м.	14 ч. 45 м.	3 ч. 15 м.
				III	17 " 45 "	21 " 15 "	3 " 30 "
				III	19 " 50 "	21 " 50 "	2 " 50 "
				III	17 " 45 "	21 " 50 "	4 " 05 "
				III	19 " 50 "	22 " 30 "	3 " 30 "
				III	10 " 40 "	14 " 30 "	3 " 50 "
				III	21 " 25 "	24 " 30 "	3 " 05 "
					Среднее		3 ч. 26 м.
				IV ²⁾	19 ч.	22 ч. 30 м.	3 ч. 30 м.
					18 " 30 м.	21 " 45 "	3 " 15 "
					Среднее		3 ч. 22 м.

¹⁾ Продолжительность для I возрастной группы дана по нашей работе 1937 г. на основании 27 наблюдений.

²⁾ Для IV возрастной группы мы имеем два указания на более медленное прохождение последней порции пищи (4—5 час.), однако поскольку точность этих двух наблюдений вызывает сомнение, мы не включаем их в таблицу.

Значительно сложнее оказалось установить продолжительность прохождения промежуточных порций. Вследствие малой величины объектов питания (планктонных организмов) не было, совершенно естественно, никакой возможности непосредственно наблюдать за прохождением отдельных организмов через кишку.

Основываясь на работах Г. С. Карзинкина [15, 16], который указывает, что поглощение последующих порций пищи вызывает ускорение прохождения предыдущих и, наоборот, после прекращения питания выход экскрементов замедляется, мы попытались проследить, не соответствует ли естественным интервалам, наблюдающимся в поглощении пищи у наших подопытных личинок, удлинение промежутков и в выходе экскрементов.

Вынеся на отдельную таблицу наибольшие промежутки между приемами пищи и между выходами экскрементов и сопоставив их между собой, мы получили очень хорошее совпадение. Каждому, даже небольшому, перерыву в поглощении пищи соответствовало, примерно, через $2\frac{1}{2}$ часа замедление выхода экскрементов (в промежутках между указанными моментами захватывание пищи и выход экскрементов происходят чаще).

Итак, в продолжительности прохождения пищи у личинок сельди проявляется та же закономерность, что указывалось другими авторами для других рыб: всего скорее через кишечник проходит первая порция пищи и всего медленнее — последняя.

К сожалению, более или менее достаточные данные мы имеем только для личинок III возраста. Относительно других возрастов о первой и промежуточных порциях пищи сведений вовсе не имеется, а о последней они очень скудны. Однако, поскольку они совершенно совпадают со сведениями относительно III возраста (см. табл. 11), а также поскольку количество заглоченных организмов у всех возрастов более или менее одинаково, мы с большой долей вероятности можем предположить, что и скорость прохождения пищи у различных возрастных групп личинок сельди мало разнится одна от другой. Поэтому мы решились, для вычисления суточного рациона всех возрастов, экстраполировать продолжительность прохождения, полученную для III возраста, — 2 ч. 32 м. Бросается в глаза, что продолжительность прохождения промежуточных порций равна средней арифметической из суммы продолжительности прохождения первой и последней порций. Если такая закономерность подтвердится и для других рыб, а, по словам Г. С. Карзинкина, для ряда изучавшихся им рыб эти данные очень близки, то для выяснения продолжительности прохождения пищи можно будет ограничиться вычислением этой средней арифметической, не прибегая к сложным и кропотливым исследованиям продолжительности прохождения промежуточных порций.

3. Суточный рацион личинок сельди в аквариуме

а) На основании продолжительности прохождения пищи

Итак, продолжительность прохождения пищи нам известна. Время от начала питания до выхода последней порции экскрементов равно в среднем 19 час. (с 5 ч. 30 м. до 0 ч. 30 м.). Разделив это время на продолжительность прохождения пищи, получим, что пища полностью сменяется (или что кишка наполняется) 6,5 раза в течение суток. Веса пищи из наполненной кишки (предельное наполнение), полученные на основании наших данных по вскрытию кишечников,

Продолжительность прохождения пищи у личинок III возраста

Дата наблюдения	П и щ а		Экскременты		Продолжи- тельность прохожд. пищи
	конец переры- ва питания	продолжи- тельность перерыва	конец пере- рыва выхо- да экскрем.	продолжи- тельность перерыва	
19/VII	10 ч. 55 м.	15 ч.	13 ч. 52 м.	21 мин.	2 ч. 57 м.
	12 " 01 "	6 "	14 " 45 "	22 "	2 " 44 "
	12 " 44 "	6 "	15 " 41 "	15 "	2 " 57 "
	12 " 58 "	6 " 5 м.	15 " 59 "	18 "	3 " 01 "
	13 " 29 "	6 " 5 "	16 " 14 "	15 "	2 " 45 "
	13 " 43 "	6 "	16 " 26 "	12 "	2 " 39 "
	15 " 00 "	9 "	17 " 15 "	49 "	2 " 15 "
	15 " 22 "	11 " 5 "	18 " 24 "	79 "	3 " 02 "
	16 " 00 "	6 "	18 " 41 "	17 "	2 " 41 "
	16 " 54 "	6 "	18 " 56 "	15 "	2 " 02 "
	17 " 25 "	18 "	20 " 04 "	43 "	2 " 39 "
	18 " 50 "	12 "	20 " 50 "	31 "	2 "
	Среднее				2 ч. 38,5 м.
22/VII	10 " 08 "	16 "	12 ч. 07 м.	74 мин.	2 ч. 01 м.
	11 " 19 "	20 "	13 " 43 "	36 "	2 " 24 "
	11 " 50 "	20 "	14 " 54 "	71 "	3 " 03 "
	15 " 34 "	41 " 5 "	18 " 13 "	111 "	2 " 20 "
	17 " 56 "	24 "	20 " 19 "	126 "	2 " 23 "
	Среднее				2 ч. 26 м.
Общее среднее				2 ч. 32 м.	

приведены в табл. 9 (стр. 194). Чтобы узнать суточный рацион личинки, нужно эти веса умножить на полученное количество смен пищи в сутки, т. е. на 6,5 (см. табл. 13)..

б) По подсчету заглатываний

Для проверки полученных данных мы решили вычислить суточный рацион личинок в аквариуме еще другим способом. Как уже указывалось выше, нами были предприняты наблюдения над количеством организмов, заглатываемых отдельными личинками в течение суток (стр. 190).

Подсчет заглатываний пищи дал следующие результаты:

Возрастная группа	I	II	III	IV
Количество заглоченных организмов (среднее)	225,5	117,5	271,9	211,7

Подсчет остатков пищевых организмов в экскрементах, собранных за сутки в нескольких сериях, дал такие же числа. Это подтверждает, что за один прием личинка съедает один организм. Мы ви-

дим, что количество заглоченных организмов для всех возрастных групп, примерно, одного порядка, за исключением II возраста, дающего заметное понижение. Причина пониженной интенсивности питания личинок II возрастной группы может заключаться в том, что эта стадия, по словам В. И. Олифан, изучавшей морфологию личинок, во многих отношениях является переходной; в это время происходит ряд морфологических изменений: образуются кольцеобразные утолщения (стенки кишки, развиваются жаберные тычинки. На этой же стадии происходит резкий перелом в составе пищи: коло-вратки, бывшие до сих пор основным объектом питания, почти полностью исчезают и заменяются ракообразными. Все эти перемены могут отразиться на интенсивности питания личинок II возрастной группы.

Описанный метод дает совершенно точно количество организмов, съедаемых личинкой за сутки, но большим недостатком его является трудоемкость и то, что он не пригоден для массовых наблюдений: после длительной практики нам с трудом удавалось уследить, самое большее, за 5 личинками. Поэтому мы сделали попытку установить количество съедаемых за день организмов третьим способом.

в) Опыты со счетом планктона

В кристаллизатор со считанным планктоном мы помещали некоторое количество личинок одинакового возраста, а через сутки удаляли личинок и пересчитывали в трубке пипетки оставшийся планктон. К сожалению, этот способ учета питания следует признать малопригодным ввиду того, что «дикий» планктон изобилует мелкими формами, которые легко пропустить при подобном просчете, и, кроме того, в течение суток часть планктонных организмов может размножиться, часть же отмирает и успевает частично разложиться.

Все это сильно снижает точность полученных результатов. Однако, имея контрольные кристаллизаторы (без личинок) и внимательно подсчитывая мертвые организмы, упавшие на дно, мы получили цифры, довольно близкие между собой и согласующиеся с предыдущими опытами, как видно из табл. 12 для III возраста.

Таблица 12

Количество планктона, съеденное за сутки (результат подсчета планктонных организмов)

№ опыта	Колич. личинок	Колич. планкт. организмов	Осталось	Съедено на 1 лич. (колич. планкт. орг.)
1	4	1250	312	234,5
5	5	1634	316	263,6
6	5	1915	737	235,6
Средн. на 1 лич. III возр.				244,6

Отсюда видно, что подсчитанное нами количество заглатываемых организмов близко к действительному.

Для перевода счетных данных в весовые мы вычислили средний вес организма, заглатываемого личинкой, для каждой возрастной группы отдельно и перемножили полученные веса на количество организмов (см. табл. 13).

Вычисление суточного рациона различными методами

Возраст- ная группа	На основании					Суточный рацион в аквариуме (сред. в мг)
	продолжит. перевари- вания и предельного наполнения (1937—1938 г.)		подсчета количества заглоченных организмов (1938 г.)			
	предельн. наполнение (в мг)	Суточный рацион (в мг)	Колич. орган., съеден. за сутки	Средний вес пищев. организма (в мг)	Суточный ¹⁾ рацион (в мг)	
I	0,019	0,1	225,5	0,0009	0,20	0,15
II	0,338	2,19	117,5	0,0185	2,17	2,18
III	1,261	8,20	271,9	0,0329	8,95	8,58
IV	3,286	21,35	211,7	0,1121	23,76	22,55

1) Предельное наполнение умножается на 6,5—количество смен пищи за сутки.

Суточные рационы, полученные двумя способами, расходятся у первой возрастной группы. Это объясняется, по всей вероятности, недостаточностью материала вследствие того, что молодые личинки плохо и нерегулярно питаются в аквариуме, часто внезапно прекращая питание в середине дня или, наоборот, начиная питаться только во второй половине дня; таким образом, полные суточные серии для них получить было очень трудно. Зато для нормально питавшихся личинок II, III и IV возрастных групп получено прекрасное совпадение результатов. Тот факт, что суточные рационы, вычисленные двумя различными методами на основании различных материалов, достаточно близко совпадают, говорит о том, что они соответствуют действительному рациону личинок сельди в аквариуме.

4. Суточный рацион в природе

Однако, если вычислить суточное потребление пищи у наших личинок в аквариумах (отношение веса съеденной пищи к весу тела в процентах), то мы получим, что оно равно 27—37%, что несколько меньше известных нам соотношений для других рыб: суточное потребление личинки форели около 30% [по Schäperclaus, 41], личинок осетровых, по наблюдениям Б. Г. Чаликова, около 100%, т. е. равно их собственному весу; суточное потребление личинок карпа может быть и более 100% [наблюдения Б. И. Черфас].

Этого и следовало ожидать, принимая во внимание неблагоприятный газовый режим и другие факторы аквариальных условий в наших опытах, о чем неоднократно говорилось выше.

Чтобы уяснить себе степень интенсивности питания в природе, мы проделали наблюдения над отдельными личинками II и III возраста в рыбоводных аппаратах, т. е. в наиболее близких к природе условиях, какие мы могли создать. Хотя эти наблюдения производились и не непрерывно в течение суток, серия их охватывает различное время суток и показывает, что кривая интенсивности питания изме-

няется параллельно той же кривой для аквариумов, но, примерно, в 2,8 раза выше последней. Так как условия в аппаратах ближе к природным, чем в аквариумах, мы имеем основание считать и результаты этих наблюдений более близкими к действительности. Как показывают все предыдущие опыты, заметного различия в интенсивности питания у разных возрастных групп личинок сельди нет. Поэтому мы нашли возможным, взяв за основу интенсивность питания личинок в аппаратах, вычислить суточный рацион для всех возрастных групп (табл. 14).

Т а б л и ц а 14

Суточный рацион личинок сельди в аппаратах и в аквариумах

Возрастная группа	Вес рыбы (в мг)	Аквариум		Аппарат	
		Суточный рацион (в мг)	Суточное потребление (в %) $\left[\frac{\text{сут. рацион.}}{\text{вес рыбы}} \right]$	Суточный рацион (в мг)	Суточное потребление (в %) $\left[\frac{\text{сут. рацион.}}{\text{вес рыбы}} \right]$
I	0,4	0,15	37,50	0,42	105,0
II	6,3	2,18	34,60	6,10	96,82
III	30,0	8,58	28,60	24,02	80,1
IV	74,0	22,55	30,74	63,14	85,3

Результат этих вычислений, показывающий, что суточный рацион личинок сельди в природе приближается к 80—105% их собственного веса, представляется нам тем более достоверным, что он соответствует наблюдениям других авторов над личинками других рыб.

Некоторые наши наблюдения говорят, правда, о несколько большем времени прохождения пищи у IV возрастной группы, что весьма правдоподобно, но, к сожалению, за точность этих наблюдений мы не можем ручаться и не принимаем их во внимание. Возможно поэтому, что величина рациона для личинок IV возраста несколько преувеличена.

5. Количество пищи, потребное для выкорма личинки до определенной стадии

При планировании любого рыбоводного мероприятия одним из основных вопросов является обеспечение рыбной молоди кормом, соответствующим потребностям данного вида, и в количестве, гарантирующем нормальное развитие его до желаемой стадии. Материалы, изложенные в настоящей работе, дают возможность подсчитать, какое количество кормовых объектов должна употребить личинка сельди, чтобы развиваться до IV возрастной группы.

Зная суточный рацион наших личинок и ассортимент пищевых объектов каждой возрастной группы, мы легко можем вычислить суточную потребность личинки данного возраста в том или ином объекте. Ввиду ничтожности веса наших объектов, эти веса даны в расчете на 100 личинок (табл. 15).

Суточная потребность 100 личинок сельди в кормовых объектах (в мг)

Возраст- ная группа	Название животных					
	Rotatoria	Cladocera	Copepoda	Лич. Dreissena	Непланкт. орг.	Всего
I	0,034	0,004	0,002	0,002	—	0,042
II	0,036	0,108	0,441	—	0,025	0,610
III	случайн.	0,437	1,647	—	0,318	2,402
IV	„	0,755	3,314	—	2,245	6,314

Выяснив суточную потребность личинки каждой возрастной группы и зная весовой прирост возрастной группы и какое в среднем количество дней длится каждая возрастная стадия, можно вычислить количество пищи, потребное личинке для перехода из одной возрастной стадии в другую, валовое количество пищи, потребное для роста личинки до IV возрастной группы, а также кормовые коэффициенты каждой возрастной стадии (табл. 16).

Таблица 16

Количество пищи, потребное для перехода личинки из одной возрастной группы в другую (для 1 личинки в мг) и кормовые коэффициенты (N/K)

Возраст- ная группа	Вес рыбы (в мг)	Возраст (в днях)	Прирост (в мг)	Суточный рацион (в мг)	Колич. съеденной пищи (в мг)	N/K
I	0,4	—	—	0,42	—	—
II	6,31	10	5,9	6,10	32,6	5,53
III	30,0	10	23,7	24,02	150,6	6,36
IV	74,0	15	44,0	63,14	435,8	9,90
Переход от I к IV гр. . .		35	73,6	—	619,0	8,41

Таким образом, чтобы вырастить личинку до IV возрастной группы, требуется 619,0 мг, или для 100 личинок — 62 г сырого веса пищевых организмов.

Связь питания личинок сельди с планктоном

Совершенно ясно, что для того, чтобы личинка могла использовать это количество пищи, необходима определенная густота распределения пищевых организмов в местах выкорма личинок. Установление густоты, необходимой для нормального питания личинок сельди, является вопросом дальнейшего изучения кормовой базы.

Вопрос этот, как мы уже указывали в начале работы, чрезвычайно сложен и требует специальных исследований. Однако сравнение процентного соотношения кормовых объектов в планктоне и в пищеварительном тракте личинок позволяет нам до некоторой степени судить о состоянии кормовой базы: обеспечены ли личинки кормом, не наблюдаются ли случаи выедания основных кормовых объектов и питания вынужденным кормом. Для этой цели суточные серии ловов личинок сопровождались количественным сбором планктона.

При обработке планктона принималась во внимание величина орга-

низмов, так как выбор пищевых объектов в значительной мере лимитируется последней. Мы провели такие сравнения (в % по весу) для реки и для затона.

Таблица 17
Биомасса планктона в затоне Чечоры в 1937 и 1938 гг.
(в г на 1 м³)

Г о д	Copepoda	Cladocera	Rotatoria
1937	32,767	1,797	0,106
1938	8,080	9,240	0,480

На прилагаемых графиках (рис. 7) изображены процентные соотношения различных групп пищевых объектов в кишечниках и планктоне по данным 1937 и 1938 гг. Мы видим, что основной объект питания личинок сельди (Copepoda), как правило, преобладает в планк-

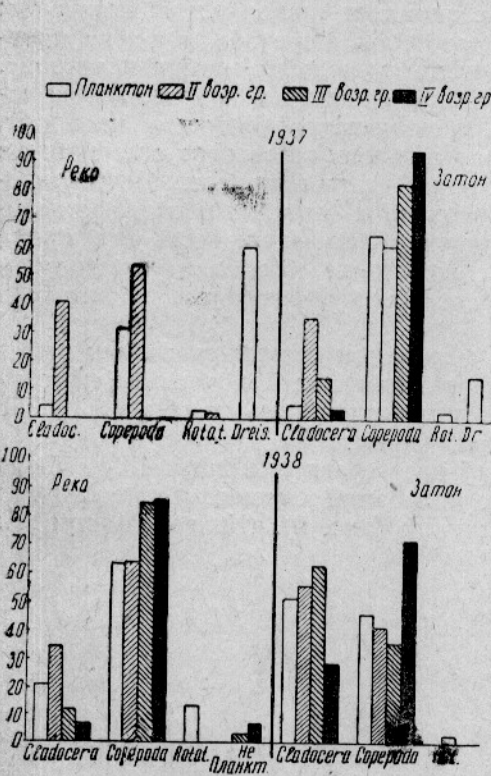


Рис. 7. Процентное соотношение кормовых объектов в планктоне и в пище личинок сельди (в % по весу).

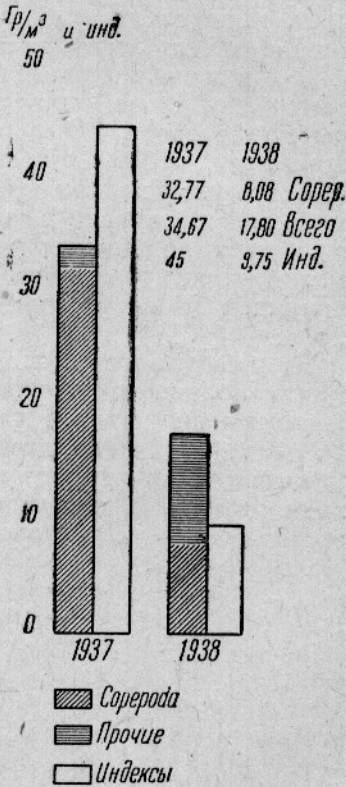


Рис. 8. Сравнение изменения биомассы планктона и индексов наполнения в 1937 и 1938 гг.

тоне над остальными группами кормовых объектов, следовательно, выедание Copepoda обычно не имело места, что свидетельствует об удовлетворительном в большинстве случаев состоянии кормовой базы во время исследований. Однако в 1938 г. мы, повидимому, столкнулись с фактом выедания Copepoda в затоне.

Как видно из таблицы, биомасса *Copepoda* в 1938 г. была почти в четыре раза меньше той же биомассы в 1937 г. Одновременно биомасса *Cladocera* в 1938 г. по сравнению с 1937 г. была в пять с лишним раз больше и превысила биомассу *Copepoda*. Это немедленно отразилось и на составе пищи личинок: у II и III возрастных групп *Cladocera* преобладали над *Copepoda* и лишь у IV возрастной группы соотношение их приближается к норме, хотя процент *Cladocera* все же несколько выше обычного. Особенно разительно уменьшение биомассы *Copepoda* в планктоне сказывается на количественной стороне питания: тогда как в 1937 г., а также в речных пробах 1938 г. индексы наполнения во время наиболее интенсивного питания достигают 30, 40 и даже 50, в суточной серии из затона в 1938 г. они пропорционально биомассе *Copepoda* не достигают и 10, т. е. в четыре с лишним раз ниже (рис. 8). Очевидно, при столь малой густоте основного объекта питания личинки не могут полностью удовлетворить своих пищевых потребностей.

Диаграммы (см. рис. 7) также указывают на несомненность избирательной способности у личинок сельди: мы видим, что у ранних возрастных групп процент *Cladocera* в кишечниках выше, чем в планктоне. Это указывает на то, что личинки выбирают их из общей массы планктона. С возрастом, когда значение *Cladocera* в питании падает, процент их в кишечниках становится ниже, чем в планктоне; одновременно личинки начинают отбирать *Copepoda*, процент которых в кишечниках возрастает и становится выше, чем в планктоне. Интересно, что в серии в 1938 г., проделанной в затоне, где количество *Copepoda* было понижено, а количество *Cladocera*, наоборот, повышено, отбор *Copepoda* начался позднее обычного: еще в пище III возрастной группы процент их ниже, чем в планктоне. Весьма возможно, что личинки III возрастной группы были не в состоянии ловить этих подвижных рачков в достаточном количестве вследствие малой концентрации их в планктоне, тогда как более подвижным личинкам IV возрастной группы сделать это было уже значительно легче.

На избирательную способность у личинок сельди указывает также почти полное отсутствие в пище их личинок *Dreissena polymorpha*, несмотря на большое количество их в планктонных сборах 1937 г. (в реке они играют доминирующую роль).

Чрезвычайно интересную картину дает сравнение кривой суточного хода питания с кривой суточных колебаний биомассы планктонных организмов в местах выкорма личинок (рис. 9). (Кривые построены

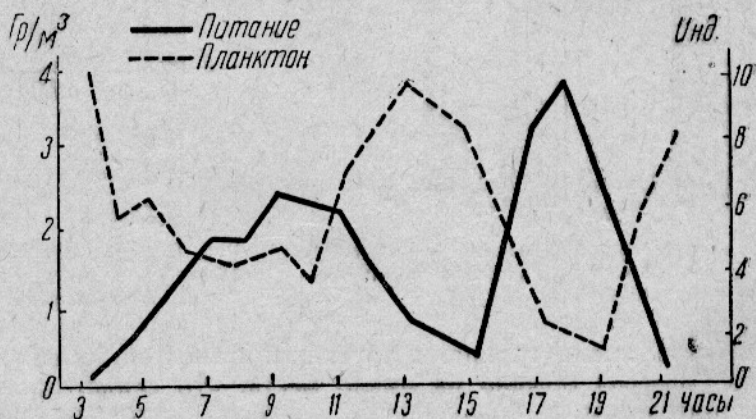


Рис. 9. Суточный ход колебаний биомассы планктона и питания личинок

на основании суточных серий ловов личинок с параллельным взятием планктонных проб. Учитывая, что с момента наполнения кишечника до данной степени и до момента поимки личинки проходит некоторое время, кривая интенсивности питания должна быть несколько сдвинута вперед). Мы видим, что одна кривая является почти зеркальным отражением другой, т. е. с повышением интенсивности питания начинается уменьшение биомассы планктона и, наоборот, после уменьшения интенсивности питания биомасса планктона начинает возрастать. (Чтобы избежать влияния суточных миграций планктона, мы даем кривую планктона, суммарную для всех горизонтов).

Трудно в настоящее время решительно указать причину этого явления, однако связь между колебаниями биомассы планктона и изменениями интенсивности питания планктоноядных рыб (имеющих, весьма вероятно, ту же периодичность, что и личинки сельди) напрашивается сама собой.

Возможно, что одной из причин сравнительной бедности планктона в прибрежной полосе у поверхности является выедание определенных организмов. Уже эти исследования, носящие предварительный характер, показывают, какие колоссальные изменения (примерно в восемь раз) претерпевают запасы планктонных организмов в основном, повидимому, под влиянием выедания, даже на протяжении одних суток¹⁾.

На это нужно обратить особое внимание при изучении кормовой базы личинок сельди, причем для правильного представления о динамике биомассы планктона необходимо проделать непрерывный ряд суточных серий сборов личинок и планктона, а также принять во внимание целый ряд весьма важных явлений, влияющих на колебания биомассы во времени и пространстве. Прежде всего следует детально изучить суточные миграции планктонных организмов. Нельзя упускать из виду, что скорость прироста биомассы планктона может меняться в зависимости от температуры, времени года, состава планктона, условий питания, физико-химического режима и т. д. Интенсивность прироста в разное время суток может быть весьма различной. Наконец, необходимо учитывать непрерывный процесс естественного отмирания планктонных организмов.

Имея в руках такие данные, можно будет попытаться вычислить, хотя бы приближенно, биомассу планктона, выбывающую из водоема в течение суток, а также скорость, с которой восстанавливаются запасы, и величину прироста биомассы планктона за сутки, что является уже вопросом дальнейшего изучения кормовой базы для планктонных рыб и, в частности, личинок сельди.

В заключение считаю своей приятной обязанностью выразить глубокую благодарность Г. С. Карзинкину, А. А. Шорыгину, Б. Г. Чаликову и В. А. Яшнову за неоднократные и весьма ценные для меня консультации, моему помощнику товарищу Р. В. Крымовой, а также А. Ф. Карпевич и В. И. Олифан.

ВЫВОДЫ

1. Изучение питания личинок проходных сельдей является одним из основных звеньев при определении их кормовой базы в р. Волге.

2. В литературе вопрос о питании личинок сельди в Волге совершенно не затронут. Атлантическим сельдям посвящено большое чис-

¹⁾ Из приведенных фактов видно, с какой осторожностью нужно относиться к работам, посвященным количественному изучению планктона, особенно в водоемах, где имеются планктоноядные рыбы.

ло работ, но количественный учет пищи по весу и экспериментальное изучение скорости прохождения пищи проводятся только Battle (1936).

3. На основании изменения характера питания и развития морфологических признаков личинки разделены на 4 возрастных группы.

4. Личинки сравнительно легко переносят аквариальные условия, что дало возможность провести с ними все намеченные эксперименты, однако они чрезвычайно чувствительны ко всякого рода механическим воздействиям, от которых их приходится всемерно оберегать. Наиболее выносливой ко всякого рода воздействиям внешней среды является III возрастная группа.

5. Самостоятельное питание личинок начинается на 4—6-й день после выклева, когда желточный мешок почти или совсем резорбирован. Период резорбции желточного мешка и перехода к активному питанию является критическим, в это время наблюдается среди личинок массовая смертность, причины которой пока не выяснены.

6. Главным объектом питания личинок сельди в р. Волге является зоопланктон, причем I возрастная группа питается в основном коловратками, в дальнейшем же на первое место выходят Copepoda. У личинок IV возрастной группы значительную роль начинают играть непланктонные организмы, в основном — личинки Chironomidae.

7. Косвенные наблюдения — покраснение хитиновых покровов у Copepoda — указывают на наличие соляной кислоты в кишечниках еще до морфологического обособления желудка.

8. Выяснен способ поимки добычи у личинок сельди. Они активно ловят свою добычу, руководствуясь зрением. Отмечена ярко выраженная положительная фототаксичность личинок сельди, стоящая, очевидно, в связи с их образом жизни и способом питания. В свете этих наблюдений наличие избирательной способности при поимке пищи не вызывает сомнений.

9. Как вскрытия кишечников в суточных сериях проб, так и экспериментальные наблюдения констатируют наличие двух максимумов в интенсивности питания в течение суток: утреннего в 5—8 час. и вечернего в 18—20 час., а также дневного понижения интенсивности и полного прекращения питания в течение темного времени суток. (Последнее, связано, очевидно, с тем, что личинка в темноте не видит добычи).

10. Суточный ход дыхания, по наблюдениям т. Крымовой, показывает такую же двувершинность с пиками в те же часы.

11. Сопоставляя суточный ритм различных жизненных явлений у рыб и других животных с данными ряда авторов о влиянии поляризованного света на интенсивность жизненных процессов, мы с осторожностью высказываем предположение, не являются ли описанные явления, хотя бы отчасти, результатом стимулирующего влияния поляризованных лучей, количество которых всего больше именно в утренние и вечерние часы.

12. Установлен суточный рацион личинок различных возрастных групп в аквариальных условиях двумя методами: 1) на основании времени прохождения и веса пищи в максимально наполненной кишке и 2) на основании непосредственного подсчета заглатываний пищи и среднего веса пищевого организма для данной возрастной группы.

13. Вследствие неблагоприятного газового режима и действия других факторов в аквариальных условиях интенсивность питания и суточный рацион личинок оказались несколько заниженными: суточное потребление пищи равнялось 26—32%, тогда как для личинок других рыб в условиях, более близких к природным, эта величина достигала 30—100 и более процентов.

14. В рыбоводных аппаратах, помещенных непосредственно в затон, где условия были весьма близкими к природным, интенсивность питания несколько превышала таковую в аквариумах; суточное потребление пищи равнялось 105—75% веса личинки, что совпадает с данными для личинок других рыб.

15. Прделанные исследования дают возможность вычислить, какое количество пищевых объектов и каких именно потребляется личинками различных возрастных групп в течение суток и для перехода от одной возрастной группы к другой и, ориентировочно, валовое количество пищи, которое требуется для выращивания молодой сельдки от начала активного питания и, примерно, до двухмесячного возраста.

16. Сравнение процентного соотношения отдельных компонентов в пище и в планктоне 1)) показывает, что в большинстве случаев, выедание основного объекта питания — *Sopropoda* — не имеет места и 2) свидетельствует об избирательной способности у личинок сельди при поимке пищи.

17. Кривая суточных колебаний биомассы планктона имеет ход, обратный ходу кривой суточного питания личинок сельди.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bajkow, How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions.—*Transact. of the Amer. Fish. Soc.*, V. 65, 9, 10, 11, 1935.
2. Battle, Huntsman a. oth., Fatness, digestion and food of Passamaquoddy young herring, *Journ. of the Biological Board of Canada*, V. II, № 4, 1936.
3. Benig A., *Das Leben der Wolga*. Stuttgart, 1928.
4. Bhatnagar, Lat and Matur., Effect of polarized radiations on animal metabolism. *Nature*, CXVIII, 11 1926.
5. Бородин Н. А., Исследование образа жизни и размножения каспийских сельдей, „Вестник рыбопромышленности“, № 3, 1904.
6. Clausen R., Oxygen consumption in fresh water fishes,—*Ecology*, V. 17, № 1, 1936.
7. Державин А. Н., Питание сельдей, „Труды Астраханской ихтиологической лаборатории“, т. IV, вып. 3-й, 1918.
8. Диксон Б., К вопросу о питании ходовой сельди черноспинки на средней Волге, „Вестник рыбопромышленности“, № 5, 1905.
9. Диксон Б., Результаты наблюдения над биологией черноспинки в 1905 г. Там же, № 11, 1905.
10. Geng, Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. *Zeitschrift für Fischerei*, № 23, 1924.
11. Graham M., Some problems of herring behaviour. *Journ. du Conseil*, v. VI, № 2, 1931.
12. Hardy A. S., The herring in relation to its animate environment, part I,—*Fishery investigations*, ser. II, vol. VII, № 3, 1924.
13. Hathaway E. S., The relation of temperature to the quantity of food, consumed by fishes.—*Ecology*, № 8, 1927.
14. Jespersen P., Investigations on the food of the herring in Danish water.—*Meddelels. fra kommiss. for Danmarks Fisk. og Havunders. Serie Plankton*, B. II, № 2, 1928.
15. Карзинкин Г. С., К изучению физиологии пищеварения рыб, „Труды лимнологической станции в Косине“, вып. 15-й, 1932.
16. Карзинкин Г. С., К познанию рыбной продуктивности водоемов. *Сообщ.*, там же, № 19, 1935.
17. Карзинкин Г. С., К познанию рыбной продуктивности водоемов. *Сообщ.*, там же, № 20, 1935.
18. Карпевич А. Ф., Изменение потребления кислорода в зависимости от процесса пищеварения у черноморских рыб. Рукопись, ВНИРО, 1938.
19. Кузнецова И. И., Искусственное разведение *Caspiolosa caspia volgensis*. Рукопись, ВНИРО, 1936.
20. Кучин И., О пище мальков некоторых рыб „Вестник рыбопромышленности“, № 11, 1900.
21. Lang J., Über den Sauerstoffverbrauch von *Lumbricus variegatus* und *Rhynchel- is limosella*.—*Biol. Zentralblatt*. Bd. 54, H. 1—2, 1935.
22. Lebour M. V., The food of post-larval fish. *Journ. of marine biol. assoc.*, vol. I, № 4, 1918; v. XII, № 1, 1919; v. XII, № 2, 1920.

23. Lebour M. V., Feeding habits of some young fish. Ibid., vol. XII, № 1, 1919.
24. Lebour M. V., The larval and post-larval stages of the pilchard, sprat and herring from the Plymouth district. Ibid., vol. XII, № 3, 1921.
25. Lebour M. V., The food of young clupeids, Ibid., 1921.
26. " " The food of young herring. Ibid., vol. XIII, 1924.
27. " " Rissoid larvae as food of young herring. Ibid., vol. XIX, № 2, 1934.
28. Leim A. H., The life-history of the shad [*Alosa sapidissima* (Wilson)] with special reference to the factors limiting its abundance.—Contrib. to Canad. Biology from the Biol. Stat. of Canada. N. S. vol. II, Nos 1 to 14, 1924.
29. Lissner H., Die Nahrungsaufnahme beim Herring.—Ber. Deutsch. wiss. Komm. miss. f. Meeresforsch. Bd. 1, № 5, 1925.
30. Lohmann H., Untersuchungen zur Feststellung der vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton.—Wissenschaftlich. Meeresuntersuch. Bd. X, 1908.
31. Macht, Influence of polarized light on the action of some ferments. A contribution to pharmacology. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. XXII, № 473, 1925.
32. Macht and Hill, Influence of polarized light on yeast and bacteria. Ibid, XXII, № 474, 1925.
33. Marshall, Nicholls and Orr., On the growth and feeding of the larval and postlarval stages of clyde herring.—Journ. of Marin. Biol. Ass., vol. XXII, № 1, 1937.
34. Meyer H. A., Biological observations made during the artificial raising of herring in the Western Baltic (перевод с немецкого), U. S. Commissioner Rep. 1878.
35. Moore H. F., Observations on the herring and herring fisheries of the north—east coast, with special reference to the vicinity of Passamaquoddy bay.—Rep. U. S. Comm. Fish., 22, 1898.
36. Muzinic S., Der Rhythmus der Nahrungsaufnahme beim Herring. Ber. d. Deutsch. Wiss. Komm. für Meeresf. N. F. Bd. VI, H. 1, 1931.
37. Ogilvie H., Observations on the food of post larval herring from the scottish coast fisheries. Scotland Sci. Invest. № 1, 1927.
38. Поляков Ю. Д., Суточный ритм поглощения кислорода жуками *Dytiscus marginalis*, „Бюллетень Московского о-ва испыт. прир.“ Отдел биологии, т. XLVI (5), 1937.
39. Поляков Ю. Д., Суточные ритмы поглощения кислорода у некоторых водных животных и их роль в определении пищевых потребностей респирационным методом. Рукопись, Мосрыбвуз, 1939
40. Рессель Ф. С. и Ионг Ч. М., Жизнь моря, М., Медгиз, 1934.
41. Schäperclaus, Lehrbuch der Teichwirtschaft. Berlin, 1933.
42. Сушкина А. П., Питание личинок проходных сельдей в речной период их жизни. „Зоологический журнал“ № 2, 1939.
43. Take Oya and Massao Kimato, Oxygen consumption of freshwater fishes. Bull. of the Japan Society of Scientific Fisheries, vol. 6, № 6, 1938.
44. Тонких И. В., К экологии нереста сельди (*S. pontica*) и к вопросу ее искусственного разведения. Работы Доно-кубанской станции, вып. 5-й, 1937.
45. Варпаховский, К вопросу о пище каспийской сельди, „Русское судоходство“, 1895.
46. Верховская И. Н., Влияние поляризованного света на фототаксис некоторых организмов, Диссертацион. фонд МГУ, 1939.
47. Чайнова Л. А., Питание каспийского пузанка (в этом сборнике).
48. Яблонская Е. А., К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщ. V, „Труды лимнологической станции в Косине“, № 20, 1935.

SUMMARY

The study of the feeding of shad larvae is one of the essential links in the determination of the food supply of the larvae of anadromous shads in the Volga river.

Our paper is the result of two year investigations on the feeding of shad larvae in the lower Volga near the village Nikolskoe and the region of Saratov. The investigations were carried out on material preserved in formalin, and by means of experiments with live larvae. By the way the problem of the dynamics of the biomass of plankton is considered, as this biomass is the chief source of the food of young shad larvae in the Volga.

According to morphological characters and to the type of feeding the larvae are divided into four age groups (see tb. 3).

The larvae begin to feed on the 4—6 day after hatching the yolk sack being by this time fully or almost fully absorbed.

In aquariums shad larvae do not survive the critical point of transition to independent feeding, but the period of survival can be lengthened by adding to the aquarium water of hay-broth with infusoria.

The principal food of the shad larvae consists of zooplankton. The first age group feeds mainly on rotatoria whose place is later taken by copepods. In the food of the IV age-group a great part is played by non-planctonic animals, especially chironomid larvae (see tb. 5 & fig. 1).

The reddening of chitin shells of copepoda shortly after they are swallowed is indicative of the presence of hydrochloric acid in the intestines even before the morphological segregation of the stomach.

The mechanism of feeding was brought out by direct observations on the behaviour of the larvae. The larvae actively catch their prey guided by sight. We observed a distinct positive phototaxis, apparently related to the mode of life and feeding habits of the herring larvae. These observations give conclusive evidence of an elective capacity in the catching of the prey.

Analyses of guts in diurnal series of samples as well as experimental data disclose two maxima of feeding during a 24 hours period: one in the morning at 6—10 hours a. m. and another in the evening at 6—10 hours p. m., with a rising of the intensity of feeding in daytime and a complete cessation during the night (probably due to the fact that the larvae are unable to see the prey in the darkness). In autumn these maxima draw together in the middle of the day (see fig. 2,3 and 4). Two peaks are also observed in the diurnal rhythm of oxygen consumption (fig. 5, tb. 8).

A comparison of the diurnal rhythm of different vital processes in some fishes and other animals with the observations of several authors on the influence of polarised light on the intensity of these processes induce to suppose that the phenomena described may be, at least partly, a result of the stimulating effect of polarised rays particularly abundant in the morning and evening hours.

The daily diet of different age-groups of larvae in aquarium was ascertained on the basis of the time of passage (tb. 9 & 10) and weight of the food in the alimentary tract, of direct counts of food swallowings and mean weight of food organisms.

As shown by experimental data the intensity of feeding and the daily diet of the larvae were somewhat lowered by an unfavourable gaseous regime and the influence of some other factors in the aquarium. The daily food consumption was only 27—37%, whereas for the larvae of other fishes in conditions nearer to natural this value was shown to be 100% and more. Parallel investigations of the daily diets in piscicultural apparatus placed directly in a river, where conditions are very near to nature, showed a daily food consumption of 80—105%. This agrees well with data obtained for the larvae of other fishes and surpasses by 2,8 times the intensity of feeding in aquariums (see tb. 13).

As a result of these investigations we are able to determine the quantity and composition of the food consumed by larvae of different age groups during a 24-hours period (see tb. 14) and on the basis of this data to estimate the gross quantity of food necessary to rear the larvae up to a certain age (see tb. 15). 62 g. of food organisms (raw weight) are necessary to rear a hundred shad larvae to the stage of the IV age-group. A comparison of the percentages of different food—and plankton components (fig. 6) shows that in most cases there is no depletion (eating out) of the main food-organism the Copepoda. A decrease of the quantity of Copepoda observed in one instance (eating out?) had a marked effect on the food consumption and the indexes of the alimentary tract filling (fig. 7). A comparison of the plankton composition and the food also points towards an elective feeding of the larvae (fig. 6).

The curve of the diurnal variations of the biomass of plankton shows an opposite trend to that of the diurnal rhythm of feeding (fig. 8) of the shad larvae. This is probably due chiefly to different intensities in the eating out of plankton organisms by plankton eating fishes at different hours.
