

**ПИТАНИЕ ВОБЛЫ (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.)
В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ**

М. В. Желтенкова
Лаборатория бентоса ВНИРО

**FEEDING OF RUTILUS RUTILUS CASPICUS JAK. IN THE NORTHERN
PART OF THE CASPIAN SEA**

By M. V. Jeltenkova

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Питанию воблы (*R. rutilus caspicus* Jak.) в северной части Каспийского моря посвящено мало исследований. В ряде работ имеются лишь незначительные данные о питании этой рыбы. Так, Яковлев (1873 г.) указывает, что вобла перед икротением перестает принимать пищу. Кузнецов (1898 г.) пишет: „При приговлении ухи на рыбнице во время переезда по заливу (Аграханскому. — М. Ж.) я просмотрел содержимое желудка нескольких видов карповых рыб — леща, сазана и, кажется, воблы. В пищевой кашице их я не нашел почти зеленых растительных остатков, а везде были лишь хитиновые части мелких ракообразных“. Клыков (1912 г.), исследовавший приморские ильмени, сообщает, что в декабре 1911 г. — феврале 1912 г. „в желудке воблы всегда была пища, состоящая из серовато-зеленой кашицы и очень мелких частиц бороздчатых ракушек“. Головкин (1915 г.) при изучении хода и нереста воблы в дельте Волги попутно с наблюдением над состоянием гонад изучал зависимость питания воблы от ее половозрелости. Оказалось, что в начале хода (20/III—1/IV) вобла питается интенсивно, к концу хода (20/IV—1/V) интенсивность питания понижается; почти все питающиеся самки имели стадию зрелости III и III-IV. Начиная с IV стадии, интенсивность питания понижается.

Монографическое исследование, специально посвященное питанию воблы, впервые дал Державин (1915 г); им было исследовано питание 1232 экз. воблы, пойманной в апреле — октябре 1912/13 г. в дельте р. Волги и в море. Материал добывался оттертралом, бимтралом, ставными сетями и состоял в основном из взрослой воблы 16—23 см длиной; высшие и низшие размеры были представлены небольшим количеством экземпляров. При обработке был применен метод встречаемости, т. е. подсчитывалось количество кишечников, где встретился данный организм; такой подсчет дает представление о роли (обычности) организма в пище. Основная часть работы посвящена детальному описанию состава пищи и роли в ней отдельных организмов. При этом дается полный список пищевых организмов воблы.

Державин считает, что основной пищей ее являются животные, растения же имеют подчиненное значение. Из животных главную роль играют беспозвоночные — *Crustacea* и *Mollusca*, причем в реке и в море их роль различна; представители же позвоночных — рыбы — встречаются очень редко и только в пище отдельных экземпляров воблы. Из беспозвоночных основу пищи составляют бентические и нектобентические организмы; что касается планктических, то Державин ни разу не констатировал нахождения их в пище воблы в Сев. Каспии. Немедленно вслед за скатом в море после нереста наблюдается резкое увеличение общей интенсивности питания и потребления животного корма. Вобла начинает интенсивно питаться после подъема температуры воды до 10°; в июне-июле интенсивность питания максимальна, после этого происходит понижение температуры воды и понижение интенсивности питания. Связь эта только кажущаяся, и Державин считает, что причину резкого повышения интенсивности питания воблы в июне надо искать прежде всего в сильном истощении воблы во время нереста, после которого она, естественно, начинает активно питаться.

В 1913—1914 гг. Чугуновым (1918) в Волго-Каспийском районе изучалось питание молоди воблы. Было исследовано 2101 экз. молоди, пойманной в ильменах, полях, в реках Волге и Урале, на взморье и в море, что дало возможность проследить изменение питания молоди, начиная с самых ранних стадий до перехода ее к чисто донному питанию. При изучении был применен тот же метод встречаемости, который применял Державин (1915); выяснилось, что молодь питается преимущественно донными ракообразными и характер пищи старших стадий очень близок к характеру пищи взрослой воблы.

Остроумов (1935 г.) занимался питанием молоди воблы в Северном Каспии, (было вскрыто 1200 экз.). При изучении учитывался как общий вес содержимого кишечника, так и встречаемость в нем отдельных организмов, что дало возможность проследить изменение интенсивности питания и состава пищи по мере роста молоди.

Зернов (1938 г.) в работе по систематике и биологии воблы Прорво-Дурневского района, на основании вскрытий 29 экз., сообщает, что основу пищи воблы составляют моллюски *Hydrobia* и *Cardium* и морские растения. Методика обработки материала не указана.

Этим списком, насколько нам известно, исчерпываются работы, в которых имеются сведения о питании воблы.

2. ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Таким образом, до настоящего времени по существу только одно исследование Державина было специально посвящено питанию взрослой воблы. Нам предстояло выяснить, чем питается вобла, в какой мере распределение воблы зависит от ее питания (кормовые миграции), существует ли конкуренция из-за пищи между воблой и другими рыбами Сев. Каспия. Чтобы ответить на эти вопросы, надо было прежде всего исследовать питание воблы в море, где происходит основной ее откорм. Воспользоваться для этой цели данными Державина, сыгравшими значительную роль для создания правильного представления о биологии воблы, не представляется возможным, так как они относятся к другому году, и нет основания предполагать, что питание остается стабильным в течение ряда лет. Кроме того Державин располагал материалом преимущественно по питанию воблы в реке и имел всего 310 экз. воблы, пойманной в море. Обработка же материала по методу встречаемости, показывая, какие организмы составляют пищу рыбы, не позволяет судить о количественном значении организма в пище и не дает представления о количестве пищи, по-

требной рыбе, а это необходимо учитывать при исследовании конкуренции между рыбами и пищевого баланса водоема.

Являясь необходимым звеном в работе по изучению биологии воблы, исследование питания одновременно входит в число работ, предпринятых лабораторией бентоса ВНИРО по изучению кормовых ресурсов северной части Каспийского моря. Поэтому материал по питанию воблы собирался одновременно с материалом по питанию других рыб и по бентосу, благодаря чему мы имеем возможность ответить на поставленные выше вопросы.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С апреля по ноябрь 1935 г. в Сев. Каспии было собрано 5790 кишечников воблы (табл. 1). Сбор производился на судах Научно-промышленной разведки Сев. Каспия и охватил почти весь Северный Каспий, за исключением тех частей, куда не могут пройти суда, и глубин, где (по уловам оттертрала) вобла не держится (рис. 1)¹⁾.

Материал по питанию воблы, собранный в 1935 г.

Таблица 1

Сезон	Количество кишечников					Количество проб				
	Р а й о н									
	Запад- ный	Централь- ный	Глубин- ный	Восточ- ный	Итого	Запад- ный	Централь- ный	Глубин- ный	Восточ- ный	Итого
Весна	381	478	—	1039	1898	38	23	—	57	118
Лето	516	150	592	509	1767	18	4	22	22	66
Осень	581	737	123	684	2125	22	31	4	31	88
Итого	1478	1365	715	2232	5790	78	58	26	110	272

Полнее всего освещено питание воблы в восточном районе; в западном районе нет сборов за апрель — начало мая; в глубинном районе нет сборов весной и незначительны осенние сборы; в центральном районе недостаточны летние сборы.

Мы имеем возможность на протяжении весны, лета, осени судить о питании воблы почти во всей северной части Каспийского моря.

Воблу, взятую из оттертрала, непосредственно после поднятия его на палубу, измеряли, определяли ее пол и зрелость и брали чешую для определения возраста; кишечный тракт осторожно вынимали целиком, помещали в марлевую салфетку с соответствующей этикеткой и опускали в 4%-ный раствор формальдегида, в котором кишечник хранился до окончательной обработки. При большом улове из трала брали 20—25 экз. воблы, при малом — всю пойманную воблу.

Разбор содержимого кишечников и окончательную обработку материала производили в 1935—1936 гг. в лаборатории бентоса ВНИРО в Москве. В работе принимали участие автор и, в зависимости от этапа работы, от 2 до 4 лаборантов.

¹⁾ Названия районов в этой статье соответствуют делению Сев. Каспия, принятому в других работах по биологии воблы. По сравнению с делением, приведенным в статье, помещенной в „Зоологическом журнале“, т. XVII, в. 1, пришлось немного расширить западный район, Центральный район соответствует Волжскому, восточный — Гурьевскому. В таблицах, приведенных дальше, имеются незначительные расхождения с данными указанной работы. Объясняется это тем, что со времени ее опубликования была произведена кое-какая переработка цифрового материала, не оказавшая существенного влияния на ранее полученные результаты.

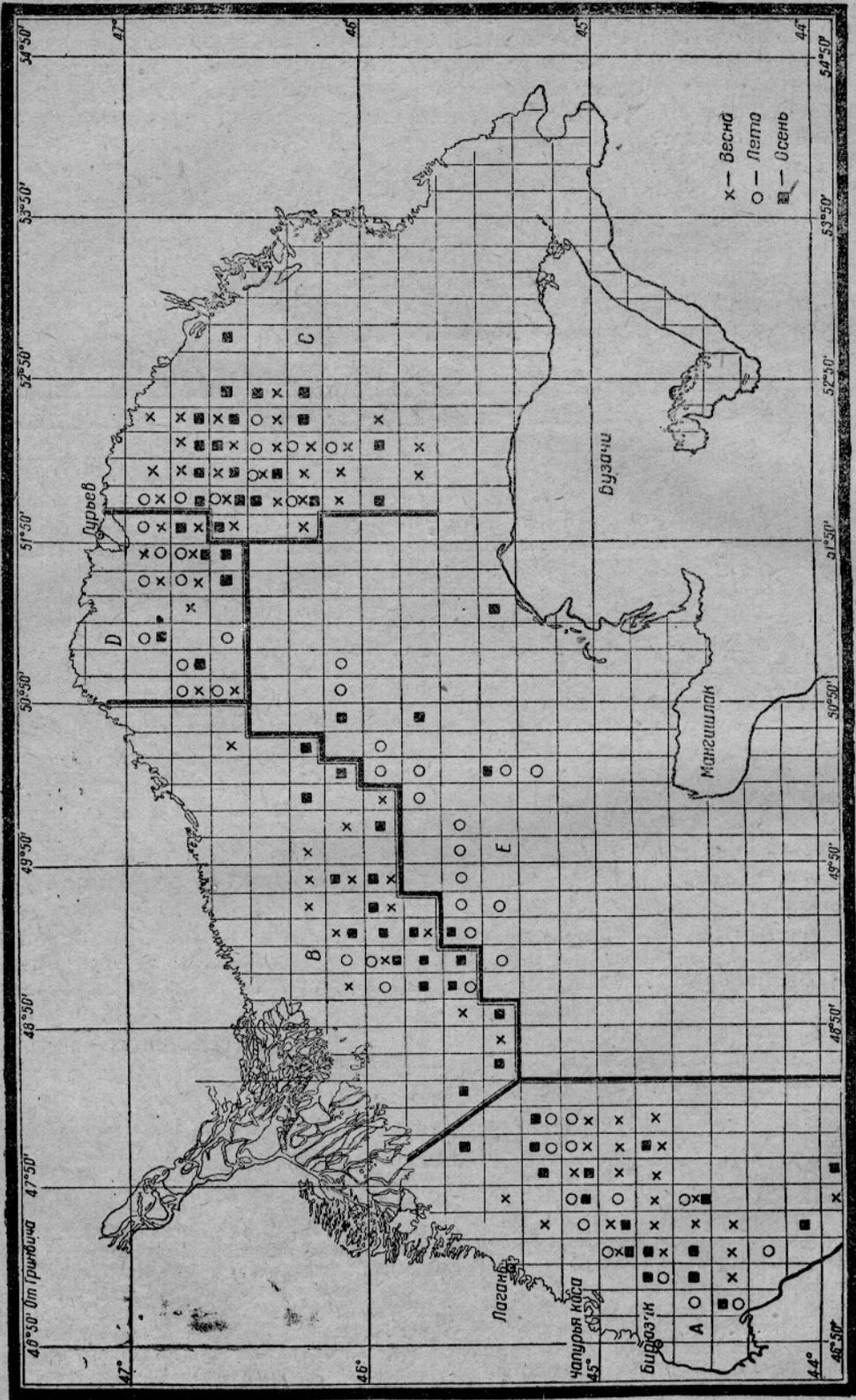


Рис. 1. Деление Сев. Каспия на районы и распределение материала по питанию воibly, собранного в 1935 г.

При обработке пищи рыб в лаборатории бентоса принято пользоваться методом Blegvad—Зенкевича (1930—1931 гг.), дающим представление о весовом значении отдельных компонентов в пище рыб. Как тот, так и другой автор работали с рыбами, имеющими желудок; при этом разбирались и взвешивалось по отдельным компонентам только содержимое желудка, где организмы имели хорошую сохранность, содержимое же кишечника часто обозначалось, как „переваренная масса“. Применить эту методику при разборе содержимого кишечного тракта воблы невозможно: вобла не имеет желудка, а мощные глоточные зубы размалывают пищу и превращают ее в сплошную массу, из которой невозможно количественно выделить отдельные компоненты. Поэтому пришлось видоизменить методику разбора пищи и пользоваться методикой, близкой к методике Röreg (1936), Богорова (1934) и Арнольди (1929). Кишечный тракт вскрывался по всей длине; содержимое его подсушивалось на фильтровальной бумаге и взвешивалось целиком на весах с точностью до 0,01 г. Разбор пищи производился под бинокляром и, в случае надобности, под микроскопом. По наиболее хорошо сохранившимся частям определялись организмы: моллюски до видов, ракообразные до родов или только до семейства. Подсчитывалось количество организмов данного вида и измерялась их величина. Таблица стандартных весов (средний вес организмов в зависимости от величины) дала возможность перейти от числа организмов к их весу¹). При значительном преобладании моллюсков пришлось отойти от подсчета их количества и определять на глаз процентное соотношение видов, так как подсчет числа моллюсков по их раздробленным частям чрезвычайно трудоемок и дает малодостоверные цифры.

Чтобы уменьшить величину ошибки, неизбежной при таком способе подсчета, определение содержимого всех кишечников было произведено одним человеком.

В случае, если суммарный реконструированный вес пищевых организмов расходился с ранее определенным общим весом содержимого кишечника, то он приравнивался к этому последнему с сохранением пропорциональности весов отдельных компонентов.

Термины и методика вычисления целиком взяты из работы Зенкевича-Броцкой (1931): полученные веса организмов и вес всей пищи, увеличенные в 10 000 раз, относились к весу тела рыбы. В работе употребляются относительные веса отдельных организмов или „частные индексы“ и „общий индекс“ — сумма частных индексов. „Частный индекс“ представляет собой один из показателей интенсивности потребления данного организма воблой, а „общий индекс“ — интенсивности питания воблы.

Суммирование „частных“ и „общих индексов“ воблы одной станции с последующим делением суммы на количество взятой рыбы дает характеристику среднего состава пищи воблы на данной станции. Суммирование данных по станциям дает средний состав пищи воблы в разных районах, в разные сезоны и в среднем во всем Сев. Каспии.

4. СОСТАВ ПИЩИ ВОБЛЫ В ТЕЧЕНИЕ ГОДА В РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЯХ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

Состав пищи рыб, как это показано многими исследованиями, зависит от места обитания рыбы и от времени года, поэтому прежде всего следует детально разобрать, какова пища воблы в различных

¹) Таблица стандартных весов, а также более подробное описание методики даны в статье автора в „Зоологическом журнале“, т. XVII, в. 1, 1938.

районах Сев. Каспия и как в течение года изменяется характер питания воблы.

По характеру и интенсивности питания воблы в Сев. Каспии можно различить четыре района: западный — от острова Тюленьего до Главного банка — А; центральный — от Лагани до Богатого култука — В; восточный — к востоку от Богатого култука — С и глубинный Е — к югу от волжской авандельты (рис. 1). Весной пища воблы в северо-западной части восточного района (D) имеет своеобразный характер, и для весны эта область рассматривается как отдельный подрайон.

При делении на сезоны целесообразно придерживаться не календарных сроков, а естественного деления на путины, соответствующего различным фазам жизни воблы. Поэтому весна включает апрель, май и первую половину июня; лето — вторую половину июня, июль и август; осень — сентябрь, октябрь и ноябрь. Весна соответствует посленерестовому скату воблы из реки в море, когда вобла еще находится в черневой полосе и только начинает отходить вглубь; лето вобла в рассеянном состоянии и только начинает кормиться на глубине; осенью подходит к черням и залегает, кончая питаться, в устьях рек на зиму.

Состав пищи воблы весной

Таблица 2

Район Имя организмов	Частные индексы					Процентный состав пищи				
	Западный	Централь- ный	Восточный	Сев.-зап. восточного	В среднем по Сев. Кас- пию	Западный	Централь- ный	Восточный	Сев.-зап. ч. Восточного	В среднем по Сев. Каспию
<i>Ad. plicata</i> и <i>Ad. aeviuscula</i>	0,4	0,08	0,7	1,0	0,4	1,0	0,02	0,4	0,7	0,3
<i>Ad. minima</i>	15,6	82,1	7,8	0,8	35,2	38,4	62,3	4,0	0,6	28,7
<i>Monodactylus</i>	4,8	1,6	23,6	2,8	10,0	12,0	1,2	12,2	2,5	8,2
<i>Didactylus trigonoides</i>	0,01	0,3	38,8	0,2	13,0	0,03	0,2	20,0	0,1	10,7
Всех каридид	20,8	84,0	70,9	4,8	58,6	51,4	63,7	36,6	3,9	47,9
<i>Dr. polymorpha</i>	3,3	38,4	96,2	4,5	46,0	8,2	29,2	49,6	3,8	37,7
<i>Gastropoda</i>	1,2	—	5,5	0,2	2,2	3,0	—	2,8	0,2	1,8
Всех моллюсков	25,3	122,4	172,6	9,5	106,8	62,6	92,9	89,0	7,9	87,4
<i>Corophiidae</i>	1,0	1,2	17,0	98,9	6,4	2,4	0,9	8,7	82,4	5,2
<i>Simulium</i>	4,1	0,2	1,3	1,3	1,9	10,1	0,2	0,6	1,1	1,5
<i>Gammaridae</i>	0,4	4,8	0,9	1,0	2,1	1,0	3,6	0,4	1,0	1,6
<i>Mysidae</i>	—	0,1	0,2	0,1	0,1	—	0,1	0,1	0,1	0,1
<i>Ostracoda</i>	0,1	0,004	0,01	0,002	0,03	0,2	0,003	0,005	0,002	0,03
Всех ракособразных	5,6	6,3	19,4	101,3	10,5	13,7	4,8	9,8	84,6	8,4
Черви	2,2	0,5	0,2	0,5	1,0	5,3	0,4	0,1	0,4	0,8
Насекомые	0,5	0,5	0,1	0,02	0,4	1,3	0,4	0,03	0,015	0,3
в том числе <i>Chironomidae larvae</i>	0,48	0,38	0,05	0,02	0,35	1,2	0,29	0,02	0,015	0,28
<i>Cardylophora</i>	0,8	0,2	0,5	0,4	0,5	2,1	0,1	0,2	0,4	0,4
Рыбы	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Морские растения	0,6	0,2	0,1	0,3	0,3	1,6	0,1	0,1	0,2	0,3
Грунт	5,3	1,5	1,4	7,6	2,7	13,3	1,2	0,7	6,4	2,3
Сбщий индекс наполнения кишечника	40,4	131,8	194,4	119,7	122,3	100	100	100	100	100

Весной основной пищей воблы являются моллюски, дающие до 93% пищи (центральный район) и ракообразные, дающие до 85% пищи в северо-западной части восточного района (табл. 2 и рис. 2). В среднем же по всему Сев. Каспию моллюски оставляют далеко за собой ракообразных, составляя 83% пищи, в то время как последние только 7%. Среди моллюсков главная роль в питании воблы принадлежит *Dreissena polymorpha* (38%) и *Adacna minima* (29%).

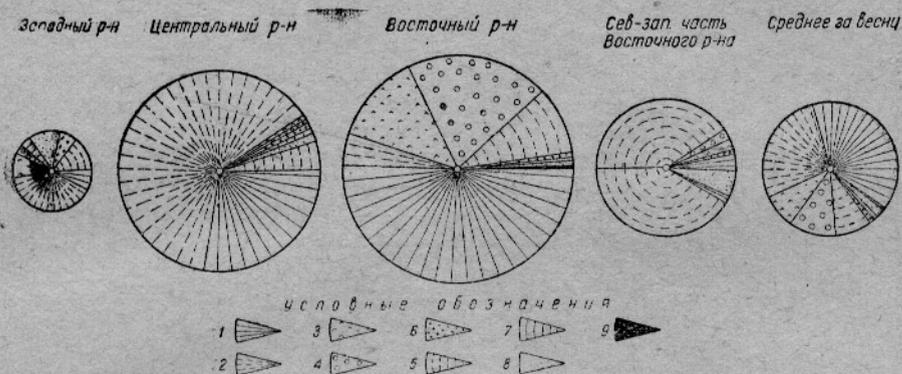


Рис. 2. Состав пищи воблы весной

1. *Dr. polymorpha*, 2—*Adacna minima*, 3—*Monodacna*, 4—друг. Mollusca, 5—Crustacea, 6—*Vermes*+*Chironomidae*, 7—*Cardylophora*+водные растения, 8—грунт, 9—рыбы

В разных районах пища воблы отличается по своему составу: в восточном районе основу пищи составляют *Dr. polymorpha* и *Did. tri-gonooides*, в северо-западной части восточного района вобла питается почти исключительно *Scrophiiidae*, составляющими 82% всей пищи; в западном районе пища воблы наиболее разнообразна. Помимо этого в выделенных районах различна также и интенсивность питания воблы, причем в западном интенсивность питания воблы значительно ниже, чем в восточном.

Очень эффектный метод наглядного изображения мест откорма рыбы предложили Я. А. Бирштейн и А. А. Шорыгин. На карту наносятся общие индексы (характеризующие общую интенсивность питания) или частные индексы наиболее важных кормовых форм (характеризующие интенсивность потребления данного организма) и проводятся изолинии подобно тому, как это делается для количественного распределения бентоса. В результате получается изображение кормовых площадей или пастбищ воблы. Рис. 3 представляет полученную этим способом картину пастбища воблы в Сев. Каспии весной; рис. 4, 5, 6 — потребление за тот же сезон *Dr. polymorpha*, *Corophiidae* и *Ad. minima*. Карта суммарной интенсивности питания показывает, что весной пастбища воблы располагаются с юго-запада на северо-восток узкой полосой вдоль 12—18-футовых глубин. Мощность пастбищ увеличивается по направлению к востоку. Наибольшая интенсивность питания наблюдается в восточном и центральном районах, наименьшая — в западном.

Пастбища воблы строго очерчены, особенно хорошо это заметно в центральном районе, где вокруг квадратов 87-115 (Новинский осередок — Обжорово)¹⁾ располагаются области интенсивного питания воблы; мельче и глубже простираются области пониженной интенсивности питания.

Corophiidae особенно энергично потребляются воблой в районе

1) Карта Сев. Каспия с делением на квадраты дана в работе Г. А. Караваяева в этом сборнике.

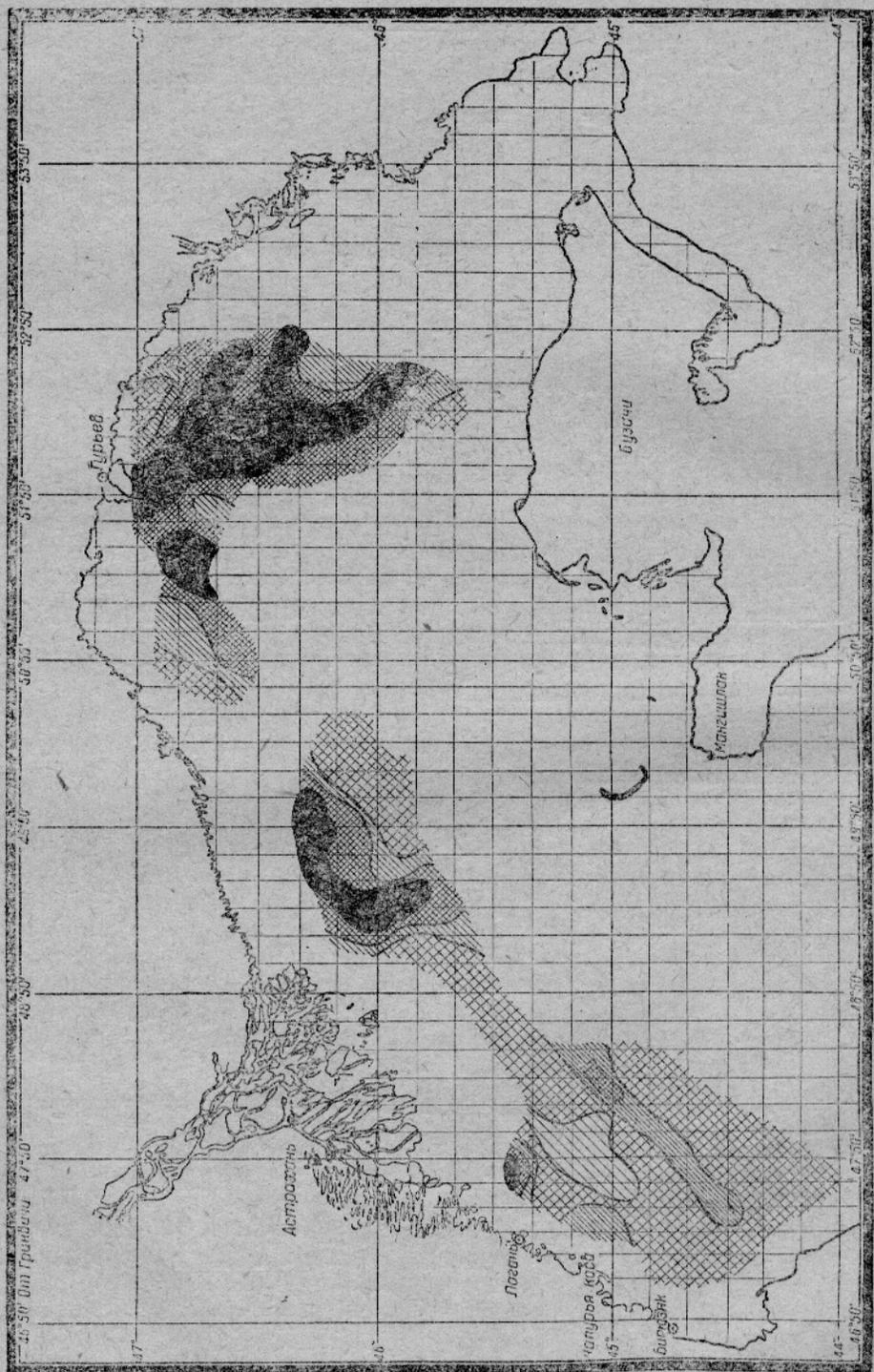


Рис. 3. Расположение гасбищ волбы весной (общая интенсивность питания)

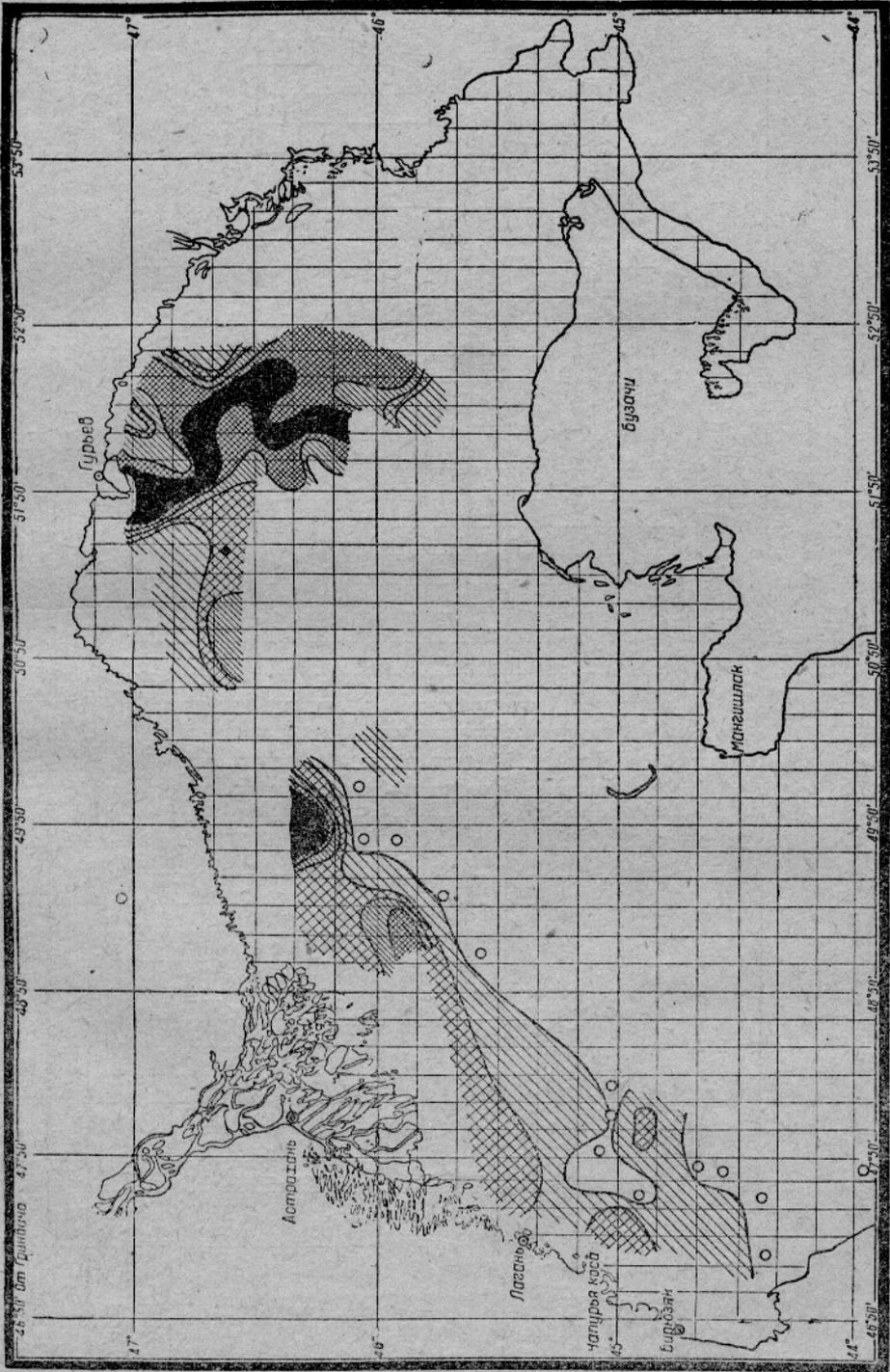


Рис. 4. Расположение пастбищ воibly весной (интенсивность пастбища *Dr. polytomorpha*)

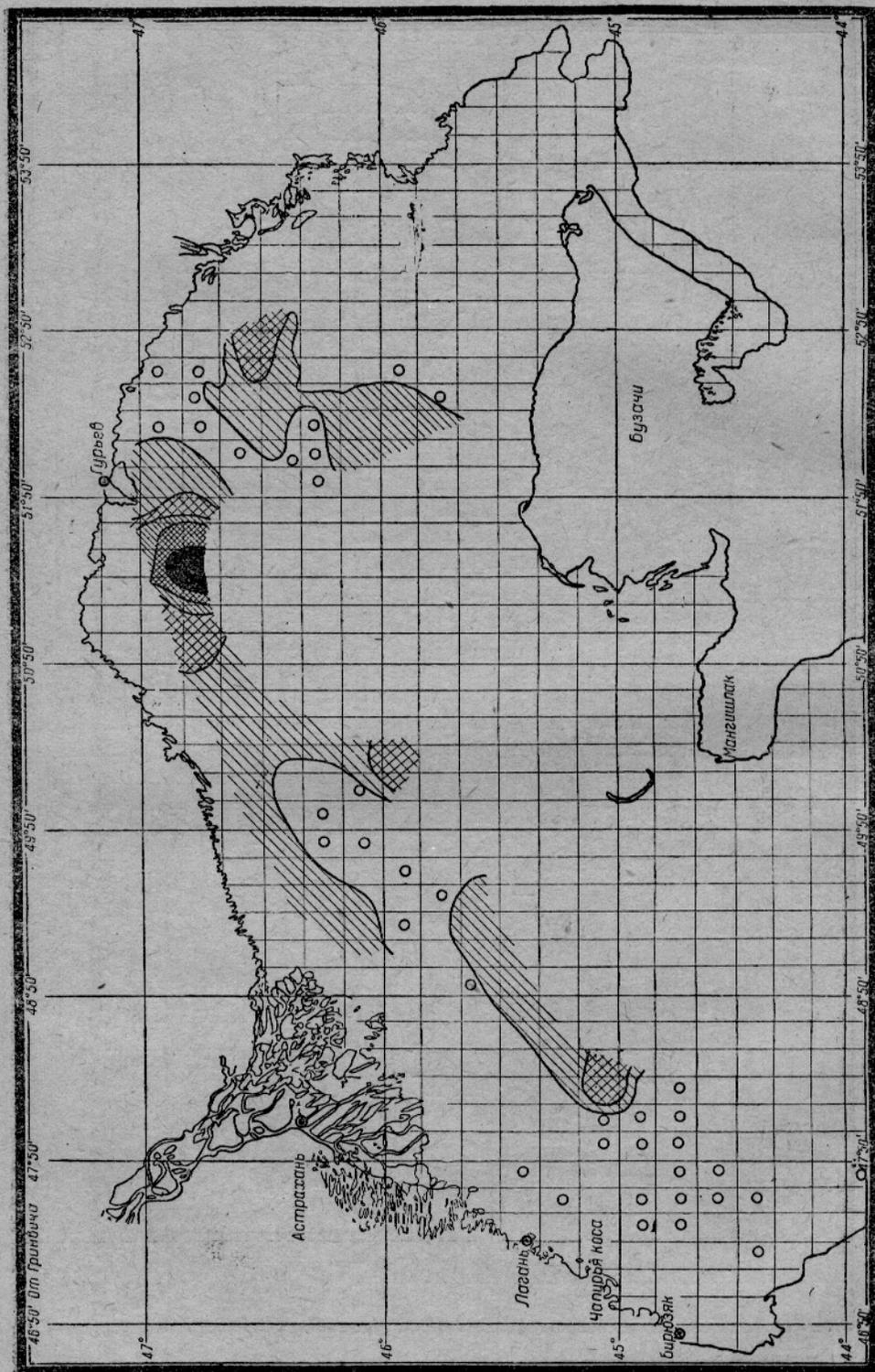


Рис. 5. Расположение пастбищ в-б-лы весной (интенсивность питания *Corophiidae*)

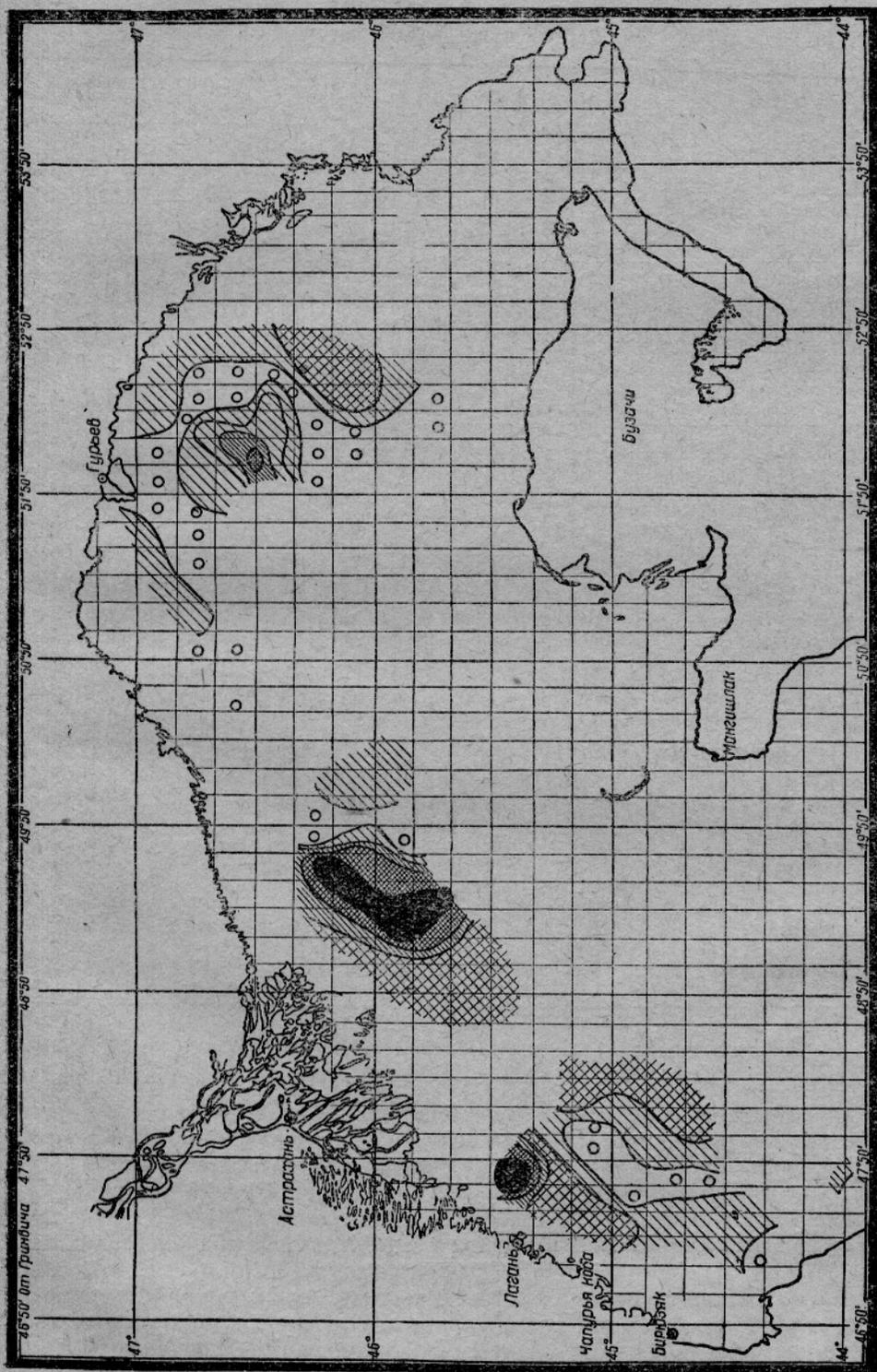


Рис. 6. Расположение настбщц воблы весной (интенсивность питания *Ad. minima*)

Лбищенск — Пешные о-ва (квадраты 8, 22, 44-14, 27); *Ad. minima* — в районе Новинский осередок — Обжорово; *Dr. polymorpha* — почти во всем восточном районе.

Таблица 3

Состав пищи воблы летом

Название организмов	Частные индексы					Процентный состав пищи				
	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубин- ный	В среднем по Сев. Каспию	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубин- ный	В среднем по Сев. Каспию
<i>Monodacna</i>	24,5	5,1	30,3	57,0	29,2	47,4	5,0	21,2	41,0	26,6
<i>Ad. minima</i>	1,1	0,3	0,2	10,2	2,9	2,2	0,2	0,2	7,3	2,
<i>Ad. laeviuscula</i> u <i>Ad. plicata</i>	0,2	—	0,2	3,2	0,9	0,4	—	0,5	2,3	0,
<i>Did. trigonoides</i>	0,1	—	10,8	2,3	3,3	0,1	—	7,1	1,6	3,0
<i>Cardium edule</i>	1,3	—	0,1	—	0,5	2,5	—	0,1	—	0,5
Всех кардид	27,2	5,4	41,6	72,7	36,8	52,6	5,2	29,1	52,2	33,3
<i>Dr. polymorpha</i>	1,6	67,6	92,6	31,2	18,2	3,2	64,8	64,3	22,5	43,8
<i>Gastropoda</i>	3,8	—	1,6	6,0	2,9	7,4	—	1,1	4,3	2,7
<i>Mytilaster</i>	0,001	—	—	—	0,0002	0,001	—	—	—	0,0002
Всех моллюсков	32,6	73,0	135,8	109,9	87,9	68,2	70,0	94,5	79,0	79,8
<i>Corophiidae</i>	0,9	0,1	0,5	6,1	1,9	1,7	0,1	0,3	4,4	1,8
<i>Cumace</i>	0,9	—	0,7	0,8	0,6	1,7	—	0,5	0,6	0,5
<i>Gammaridae</i>	1,6	0,5	0,3	0,5	0,7	3,1	0,5	0,2	0,3	0,6
<i>Mysidae</i>	1,3	0,1	1,3	1,5	1,0	2,5	0,1	0,9	0,9	0,9
<i>Ostracoda</i>	0,1	—	0,01	0,01	0,1	0,3	—	0,005	0,01	0,1
Всех ракообразных	4,8	0,7	2,8	8,9	4,3	9,3	0,7	1,9	6,2	3,9
Насекомые	0,1	—	0,02	0,6	0,2	0,3	—	0,01	0,4	0,2
в том числе <i>Chironomidae</i>										
<i>larvae</i>	0,05	—	0,01	0,58	0,18	0,14	—	0,007	0,3	0,16
<i>Archaeobdella</i>	—	—	0,001	—	—	—	—	0,001	—	—
<i>Polychaeta</i>	0,1	—	0,1	0,2	0,1	0,2	—	0,1	0,1	0,1
<i>Oligochaeta</i>	0,001	—	—	—	0,0002	0,001	—	—	—	0,0002
<i>Cardylophora</i>	5,1	23,5	1,7	2,7	8,3	9,9	22,6	1,2	2,0	7,5
Рыбы	0,2	2,3	0,3	0,9	0,9	0,4	2,2	0,2	0,7	0,8
Морские растения	0,8	2,9	0,6	3,5	1,9	1,5	2,8	0,4	2,5	1,8
Грунт	7,9	1,8	2,9	12,7	6,3	15,2	1,7	1,7	8,1	5,9
Общий индекс на- полнения кишечника	51,6	104,2	144,2	139,4	109,9	100	100	100	100	100

Как показывают табл. 3 и рис. 7, летом по сравнению с весной, в пище воблы в среднем по Сев. Каспию сильно возросло значение *Monodacna* (26,4% летом и 8,2% весной), *Cardylophora caspia* — 7,5 и 0,4%, морских растений — 1,8 и 0,3%; незначительно увеличилась роль *Dr. polymorpha* 43,8 и 37,7% и *Gastropoda* 2,7 и 1,8%. Очень сильно пало значение *Ad. minima* 2,6 и 28,7%, *Did. trigonoides* 3,0 и 10,7% и *Corophiidae* — 1,8 и 5,2%. Общий характер пищи воблы в восточном и западном районах остался тем же, что и весной: в первом пища отличается большим содержанием моллюсков, в первую очередь *Dr. polymorpha*; во втором — малым количеством *Dr. polymorpha* и относительно большой ролью *Gastropoda* и *Cumacea*. В центральном районе характер пищи резко изменился, так как летом сильно пало

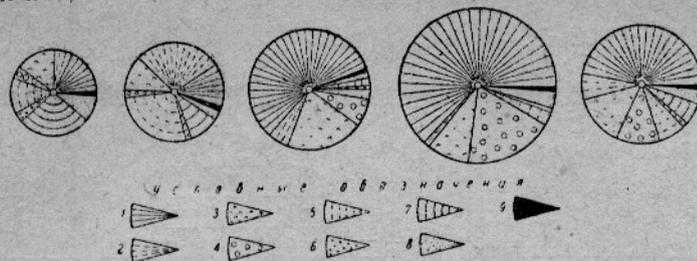


Рис. 7. Состав пищи воблы летом
 1—*Dr. polymorpha*, 2—*Ad. minima*, 3—*Monodacna*, 4—*Dr. Mollusca*,
 5—*Crustacea*, 6—*Vermes*+*Chironomidae*, 7—*Cardiophora*—водные
 растения, 8—грунт, 9—рыбы

количество *Ad. minima* (летом 0,2%, весной 62,3%). В глубинном районе пища воблы отличается большим содержанием *Monodacna*. В северо-западной части восточного района пища воблы потеряла свою специфику, так как количество *Corophiidae* резко пало (1,8% летом против 82,4% весной) и возрасла роль *Monodacna* и *Dr. polymorpha*, поэтому для лета и в дальнейшем для осени пища воблы в северо-западной части восточного района самостоятельно не учитывается.

Состав пищи воблы осенью

Таблица 4

Район Название организмов	Частные индексы					Процентный состав пищи				
	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубинный	В средн. по Северному Каспию	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубинный	В средн. по Северному Каспию
<i>Monodacna</i>	7,2	6,8	20,4	13,9	12,1	14,6	11,8	21,9	9,3	13,8
<i>Ad. minima</i>	3,3	17,2	5,5	0,2	6,5	6,6	29,8	5,8	0,2	7,5
<i>Ad. laeviuscula</i> и <i>Ad.</i> <i>plicata</i>	0,6	1,2	1,5	11,1	3,6	1,3	2,1	1,6	7,4	4,1
<i>Did. trigonoides</i>	0,01	0,2	3,6	2,8	1,6	0,02	0,3	3,8	1,8	1,8
<i>Cardium edule</i>	0,6	0,003	0,005	12,8	3,3	1,2	0,005	0,005	8,5	3,8
Всех карид	11,7	25,4	31,0	40,8	27,1	23,7	44,0	33,1	27,2	31,0
<i>Dr. polymorpha</i>	9,2	7,7	53,6	93,7	41,1	18,6	13,3	57,3	62,4	47,0
<i>Gastropoda</i>	0,8	0,1	1,5	2,2	1,1	1,5	0,1	1,5	1,4	1,3
Всех моллюсков	21,7	33,2	86,1	136,7	69,3	43,8	57,4	92,0	91,0	79,3
<i>Corophiidae</i>	0,2	0,2	0,5	3,4	1,1	0,4	0,3	0,6	2,2	1,2
<i>Cumacea</i>	4,5	1,2	1,5	0,2	1,8	9,1	2,1	1,6	0,2	2,1
<i>Gammaridae</i>	0,3	6,7	0,4	0,1	1,8	0,5	11,5	0,4	0,1	2,1
<i>Mysidae</i>	0,9	1,3	0,1	0,7	0,8	1,8	2,2	0,1	0,5	0,9
<i>Astacus</i>	—	—	0,1	—	0,02	—	—	0,1	—	0,02
<i>Ostracoda</i>	0,7	6,4	0,5	—	1,9	1,4	10,9	0,5	—	2,2
Всех рако- образных	6,6	15,8	3,1	4,4	7,4	13,2	27,0	3,3	3,0	8,5
<i>Chironomidae larvae</i>	1,0	0,8	0,02	—	0,4	1,9	1,4	0,02	—	0,4
<i>Polychaeta</i>	0,7	0,2	0,1	—	0,2	1,3	0,3	0,2	—	0,3
<i>Archaeobdella</i>	—	—	0,005	—	0,001	—	—	0,005	—	0,001
<i>Cardiophora</i>	2,8	3,9	2,2	0,2	2,2	5,6	6,7	2,3	0,1	2,5
Морские растения . . .	11,2	1,6	0,02	—	3,2	22,4	2,8	0,02	—	3,4
Грыбы	0,5	0,3	0,6	1,4	0,7	1,1	0,5	0,6	0,9	0,9
Грунт	5,3	2,3	1,4	7,5	4,1	10,7	3,9	1,6	5,0	4,7
Общий индекс напол- нения кишечника	49,8	58,1	93,5	150,2	87,5	100	100	100	100	100

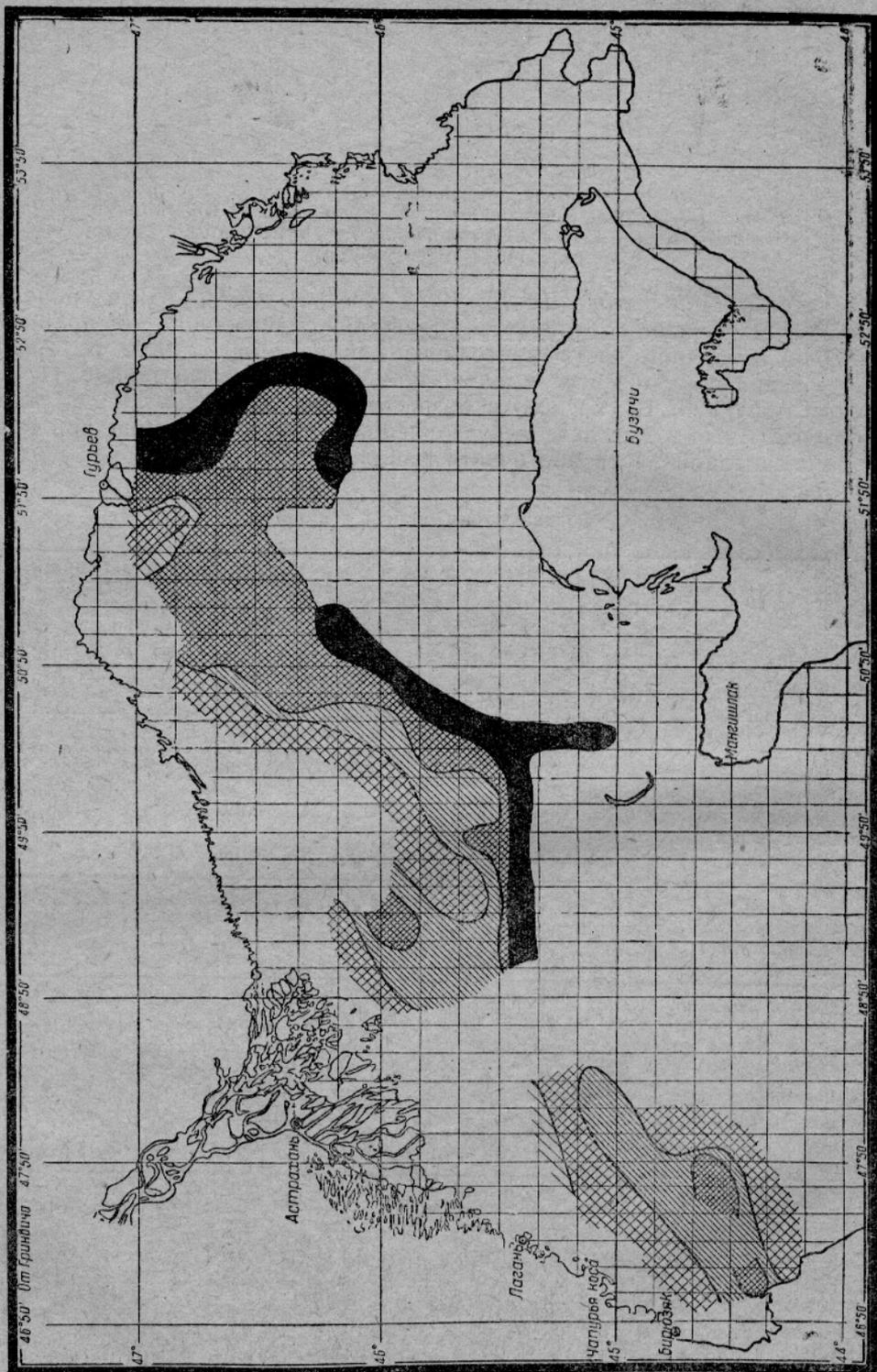


Рис. 8. Расположение пастбищ воблы летом (общая интенсивность питания)

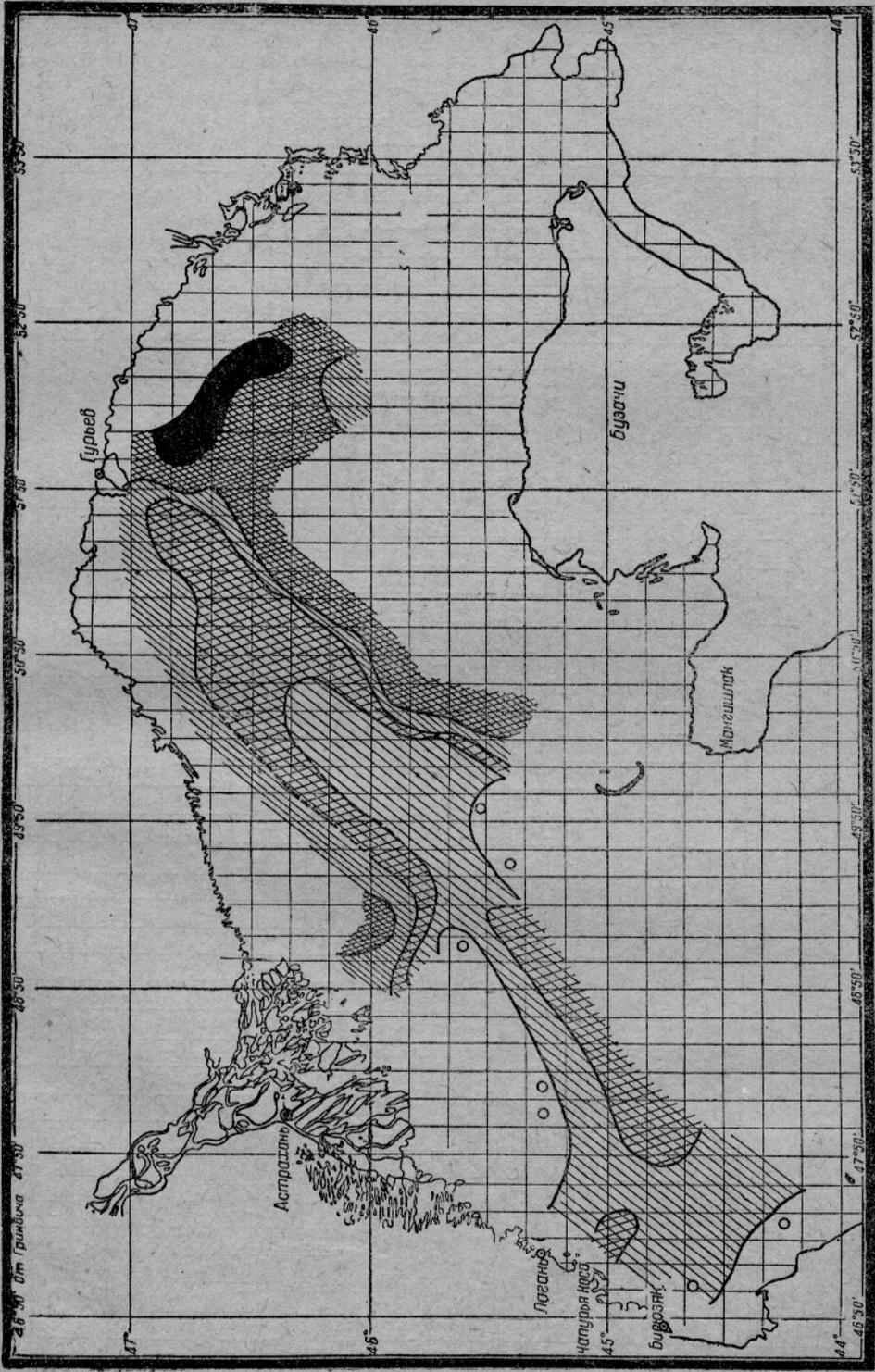


Рис. 9. Расположение настищ воблы летом (интенсивность питания *Dr. polytricha*)

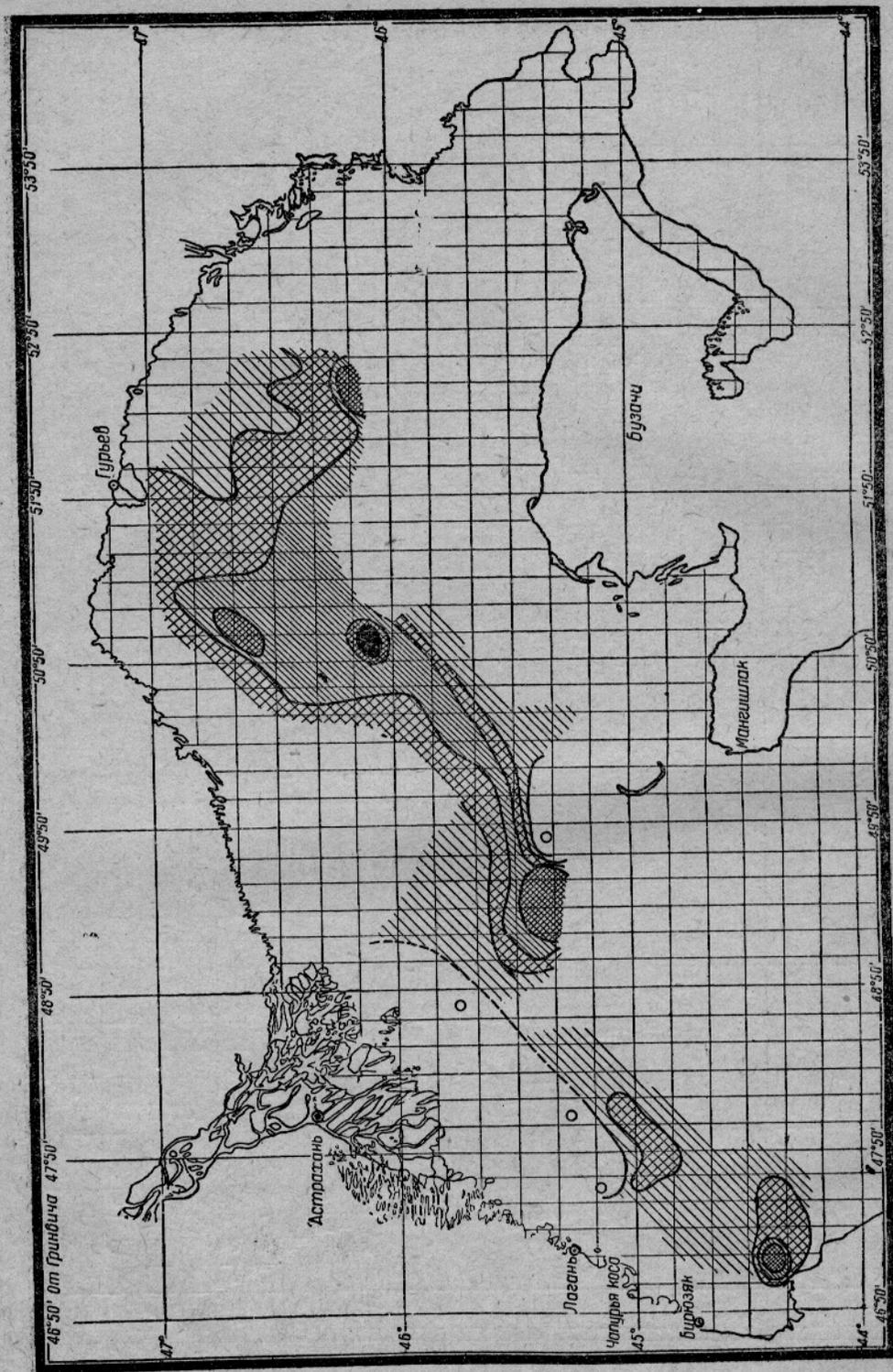


Рис. 10. Расположение пастбищ воблы летом (интенсивность питания Мопонаси)

Как и весной, в западном районе пастбища наименее мощны. Расположение пастбищ с юго-запада на северо-восток сохраняется, но пастбища смещаются на большие глубины (рис. 8, 9, 10). В восточном районе, в квадратах 10—43 (Баксай — Лбищенский свал), в глубинном и в западном районах на Бранской бороздине очерчиваются области активного потребления *Monodacna*.

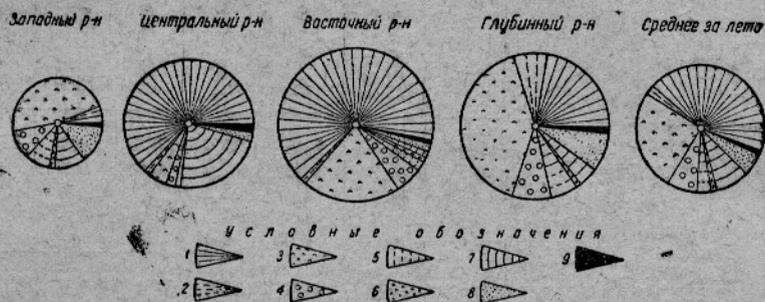


Рис. 11. Состав пищи воблы осенью
1—*Dr. polymorpha*, 2—*Ad. minima*, 3—*Monodacna*, 4—друг. *Mollusca*,
5—*Crustacea*, 6—*Vermes*+*Chironomidae*, 7—*Cardylophora*, 8—грунт, 9—рыбы

Осенью, как показывают табл. 4 и рис. 11, в пище воблы пало значение *Monodacna* (13,8% осенью и 26,4% летом), *Did. trigonoides* (1,8% и 3,0), *Corophiidae* (1,2 и 1,8%) и *Cardylophora caspia*. Соответственно этому возросло значение *Ad. minima* (7,5% пищи осенью и 2,6% пищи летом), *Gammaridae*, морских растений и особенно сильно *Ostracoda* (2,1 и 0,03%). Характер пищи воблы в разных районах остался тем же, что и в предыдущие два сезона: основу пищи воблы в восточном и глубинном районах составляют *Monodacna* и *Dr. polymorpha*; интенсивность питания воблы в западном районе ниже всего, при этом пища отличается разнообразием состава, пища воблы в центральном районе, как и весной, отличается высоким содержанием *Ad. minima*, *Gammaridae*, в первую очередь родов *Pandorites* и *Dikerogammarus* и *Ostracoda*, дающих в некоторых пробах 100% наполнения кишечника воблы.

Расположение пастбищ воблы и потребление ею разных организмов повторяет ту же картину, что получилась для двух предыдущих сезонов (рис. 12—15), в восточном и глубинном районах (в квадратах 45, 263, 153, 172) вобла интенсивно потребляет *Dr. polymorpha*, в квадратах 115—176 — *Ad. minima*.

Интенсивность питания воблы с весны к осени падает. На рис. 16 показано изменение интенсивности питания воблы в течение года и относительное значение в ее пище основных организмов. Как видно на рисунке, *Ad. minima* составляет значительную часть пищи воблы весной, летом ее роль падает, осенью снова возрастает. *Corophiidae* и *Did. trigonoides* играют заметную роль в пище воблы только весной. Потребление *Monodacna* приурочено к лету. *Dr. polymorpha* потребляется более или менее равномерно в течение всего года.

Общая характеристика пищи воблы в разных частях Сев. Каспия дается в табл. 5, а в табл. 6 даются только организмы, составляющие основу пищи воблы в выделенных районах. Как показывает табл. 6, в среднем за год пища воблы в восточном и глубинном районах характеризуется большим количеством *Monodacna* и *Dr. polymorpha*, в центральном *Ad. minima* и *Dr. polymorpha*; в западном районе интенсивность питания воблы наиболее низка и пища воблы при незначительной роли *Dr. polymorpha* наиболее разнообразна. В первых трех районах два или три организма составляют 70% пищи;

Характеристика пищи воблы по районам
(В среднем за все сезоны)

Районы Название организмов	Частные индексы				Процентный состав пищи			
	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубинный	Западный	Централь- ный	Восточный	Глубинный
<i>Monodacna</i>	12,2	4,5	24,8	35,4	25,8	4,6	17,2	24,4
<i>D. trigonoides</i>	0,03	0,2	17,7	2,5	0,04	0,2	12,3	1,7
<i>Ad. minima</i>	6,5	33,1	4,4	5,2	13,7	33,8	3,1	3,6
<i>Ad. laeviuscula</i> и <i>Ad. plicata</i>	0,5	0,4	0,8	7,1	1,1	0,5	0,7	4,9
<i>Cardium edule</i>	0,6	0,001	0,03	6,4	1,3	0,001	0,04	4,4
Всех карид	19,8	38,2	47,7	56,6	41,9	39,1	33,3	39,0
<i>D. polymorpha</i>	4,7	37,9	80,8	62,5	10,0	38,6	56,1	43,1
<i>Mytilaster</i>	0,0003	—	—	—	0,001	—	—	—
<i>Gastropoda</i>	2,0	0,03	2,9	4,1	4,4	0,04	2,0	2,8
Всех моллюсков	26,5	76,1	131,4	123,2	56,3	77,7	91,4	84,9
<i>Corophiidae</i>	0,7	0,5	6,0	4,7	1,4	0,5	4,2	3,3
<i>Cumacea</i>	3,2	0,5	1,2	0,5	6,7	0,5	0,8	0,3
<i>Gammaridae</i>	0,7	4,0	0,5	0,3	1,5	4,0	0,3	0,2
<i>Mysidae</i>	0,7	0,5	0,5	1,1	1,5	0,5	0,3	0,7
<i>Astacus</i>	—	—	0,03	—	—	—	0,02	—
<i>Ostracoda</i>	0,3	2,1	0,2	0,005	0,6	2,2	0,1	0,003
Всех ракообразных	5,6	7,6	8,4	6,6	11,7	7,7	5,7	4,5
<i>Chironomidae larvae</i>	0,5	0,4	0,01	0,1	1,1	0,4	0,01	0,1
<i>imago</i>	0,04	—	0,01	0,001	0,1	—	0,01	0,001
Черви	1,0	0,2	—	—	2,1	0,2	—	—
<i>Cardylophora</i>	2,9	9,2	1,4	1,9	6,1	9,3	1,1	1,3
Морские растения	4,2	1,6	0,2	1,7	8,8	1,6	0,2	1,2
Грунт	0,3	0,9	0,3	1,2	0,6	0,9	0,3	0,8
Песок	6,2	2,1	1,9	10,1	13,2	2,2	1,3	7,2
Общий индекс напол- нения кишечника	47,2	98,1	143,6	144,8	100	100	100	100

в западном районе, чтобы получить 70% пищи, надо учесть значение шести организмов, при этом наиболее многочисленная форма — *Мопо-
dasna* — дает только 25,8% всей пищи.

Таблица 6
Основной состав пищи воблы по районам в среднем за год (в %)

Р		А		Й		О		Н	
Западный		Центральный		Восточный		Глубинный			
<i>Monodacna</i>	25,8	<i>Ad. minima</i>	33,8	<i>Monodacna</i>	17,2	<i>Monodacna</i>	24,4		
<i>Ad. minima</i>	13,7	<i>Dr. polymorpha</i>	38,6	<i>Dr. polymorpha</i>	56,1	<i>Dr. polymorpha</i>	43,1		
<i>Dr. polymorpha</i>	10,0					<i>Ad. laeviuscula</i> и <i>Ad. plicata</i>	4,9		
<i>Cumacea</i>	6,7		72,4		73,8				
<i>Cardylophora</i>	6,1								
Морские растения	8,8							72,4	
	71,1								
Общий индекс наполнения	47,2		98,1		143,6		144,8		

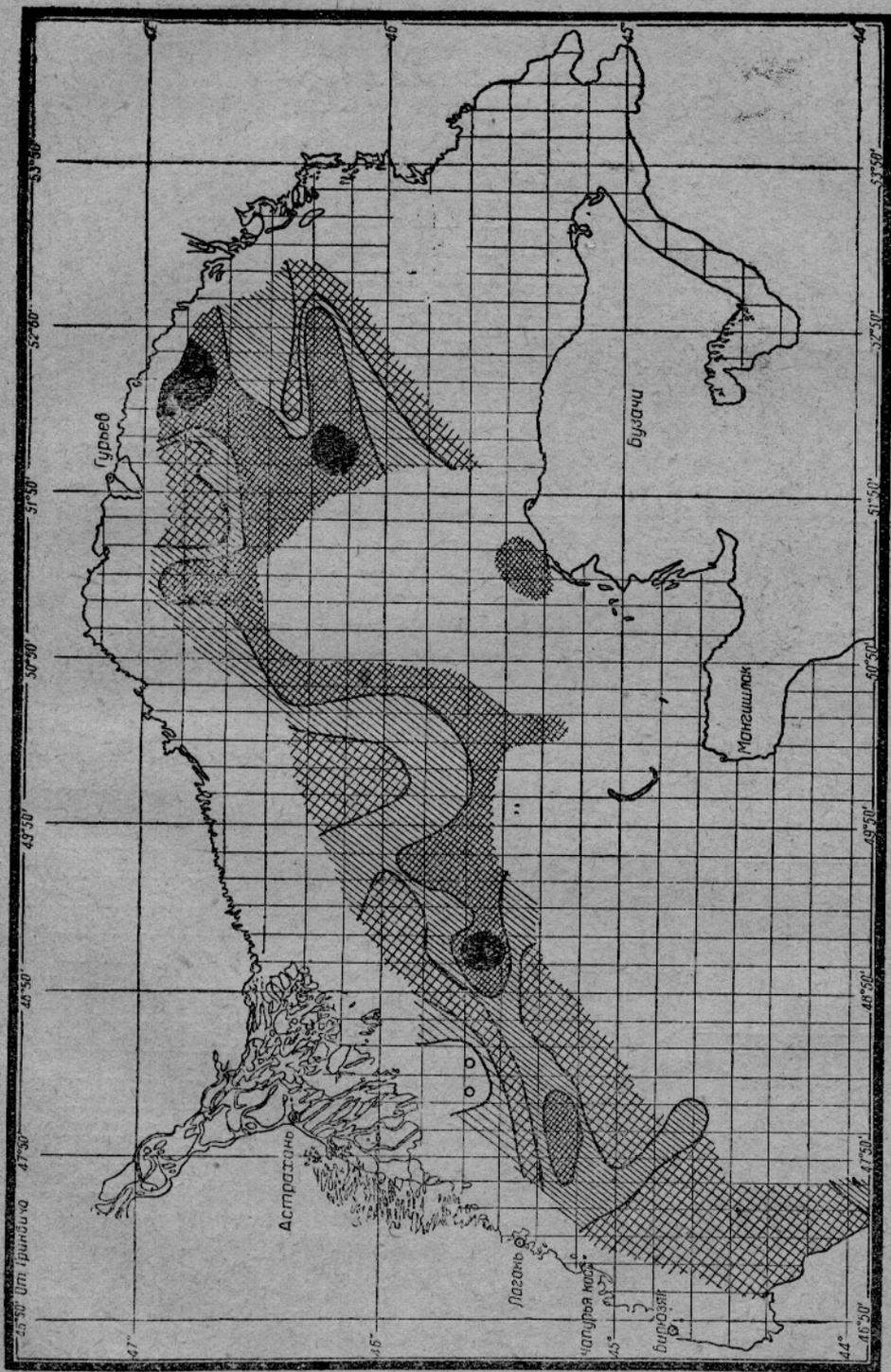


Рис. 12. Расположение пастищ воблы осенью (общая интенсивность питания)

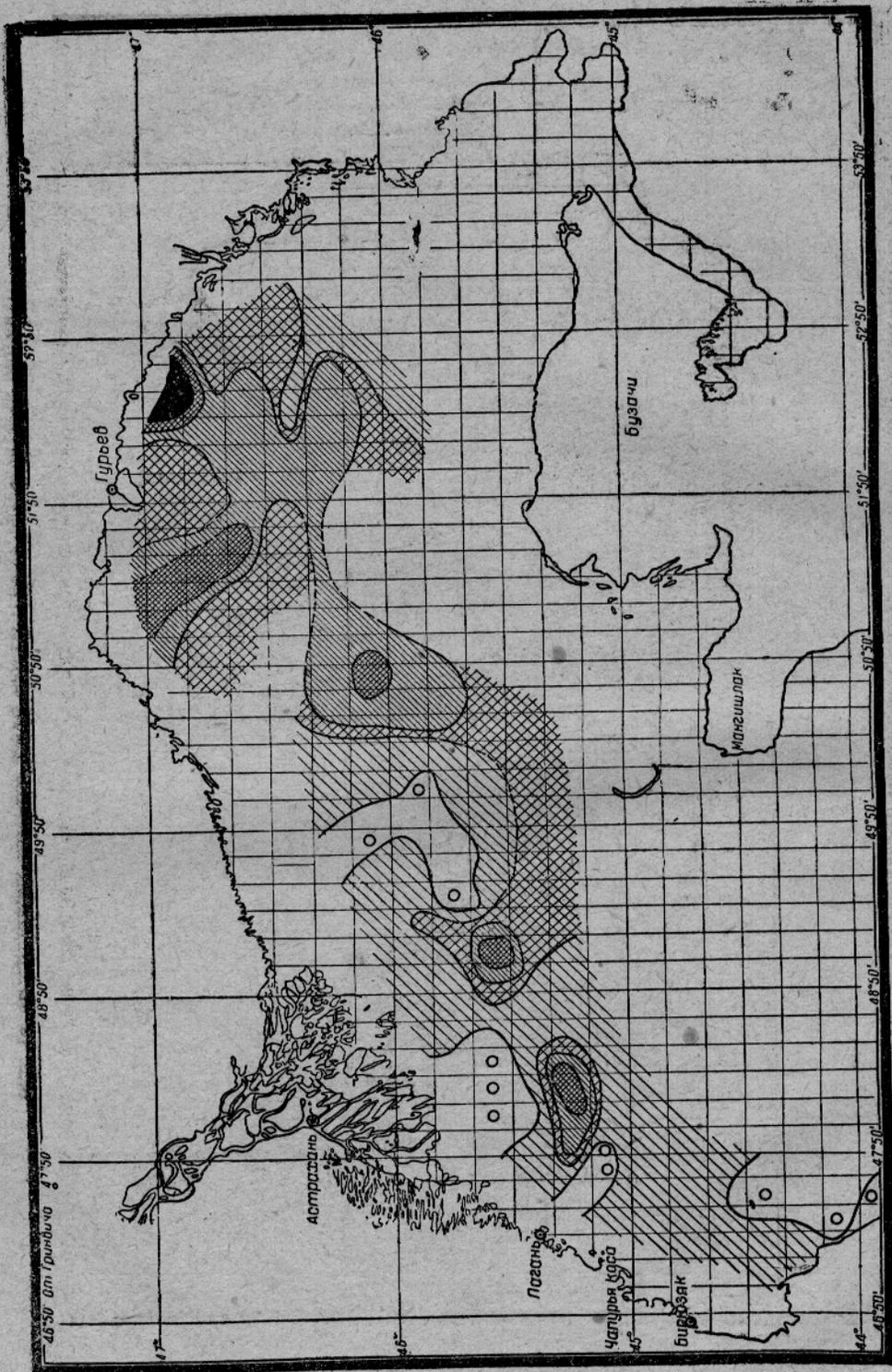


Рис. 13. Расположение пастбищ воблы осенью (интенсивность питания *Dr. polymorpha*)

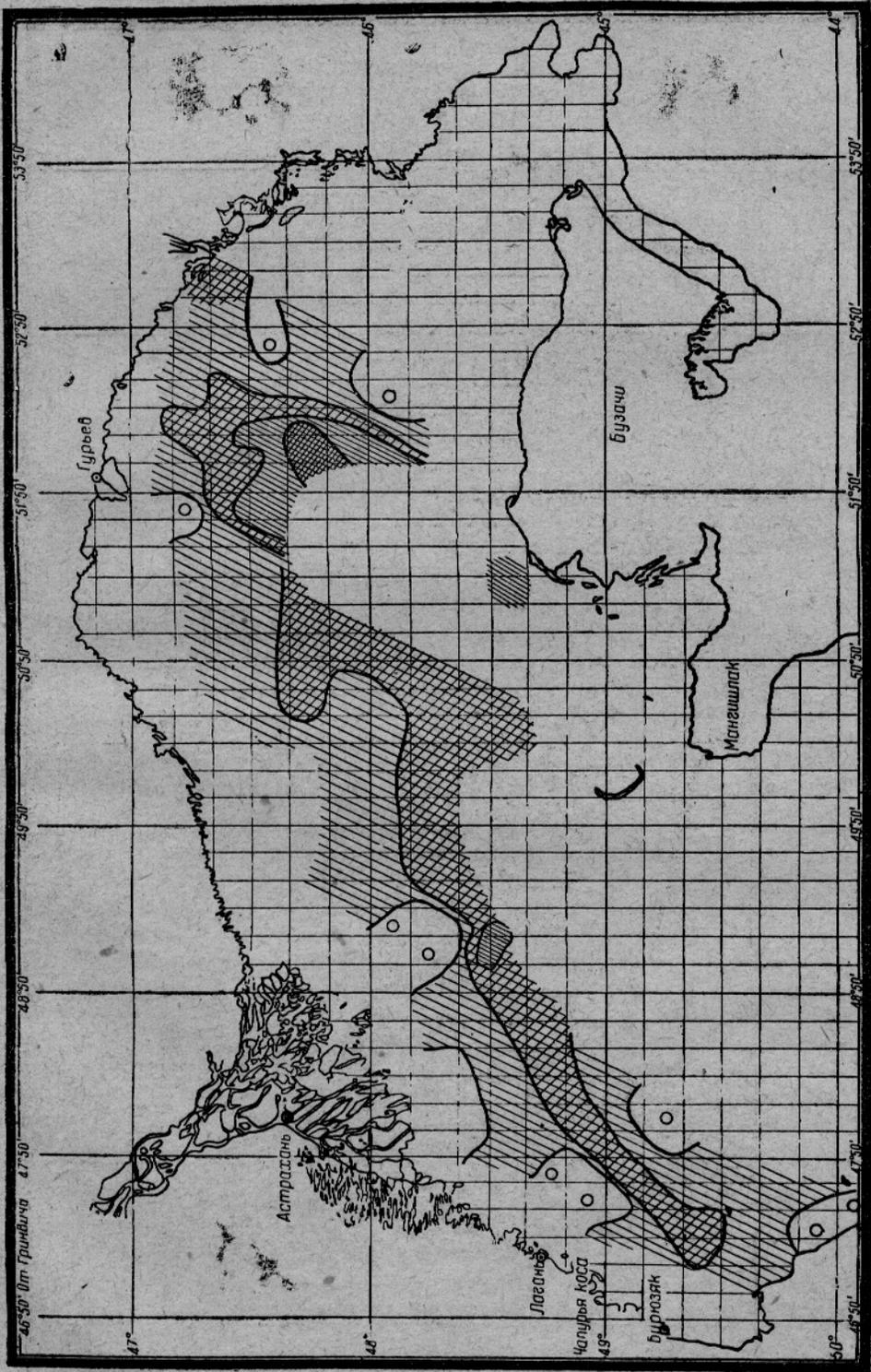


Рис. 14. Расположение пастбищ воблы осенью (интенсивность питания Молодаста).

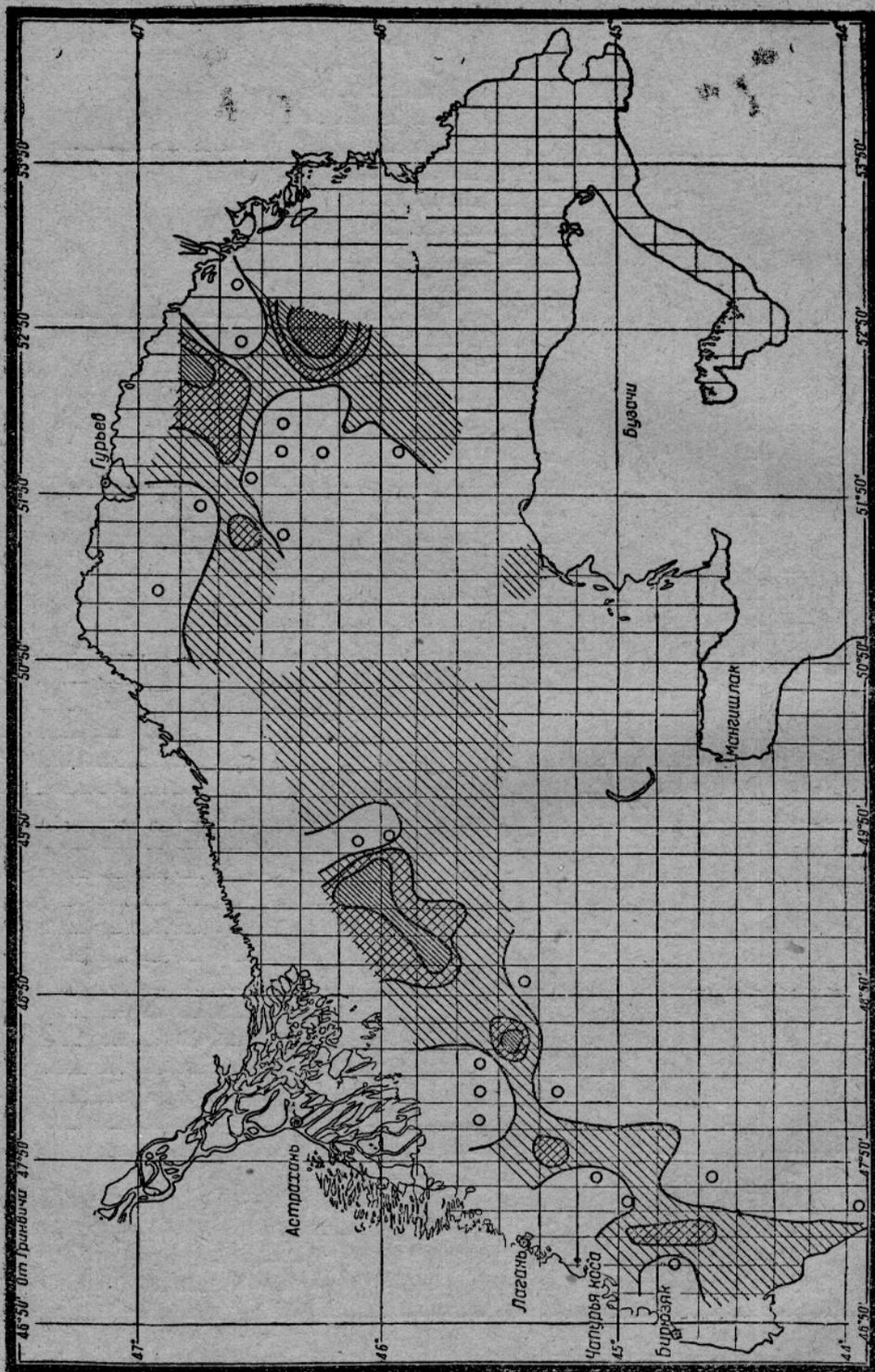


Рис. 15. Расположение пастбищ воюлы осенью (интенсивность питания *Ad. minima*)

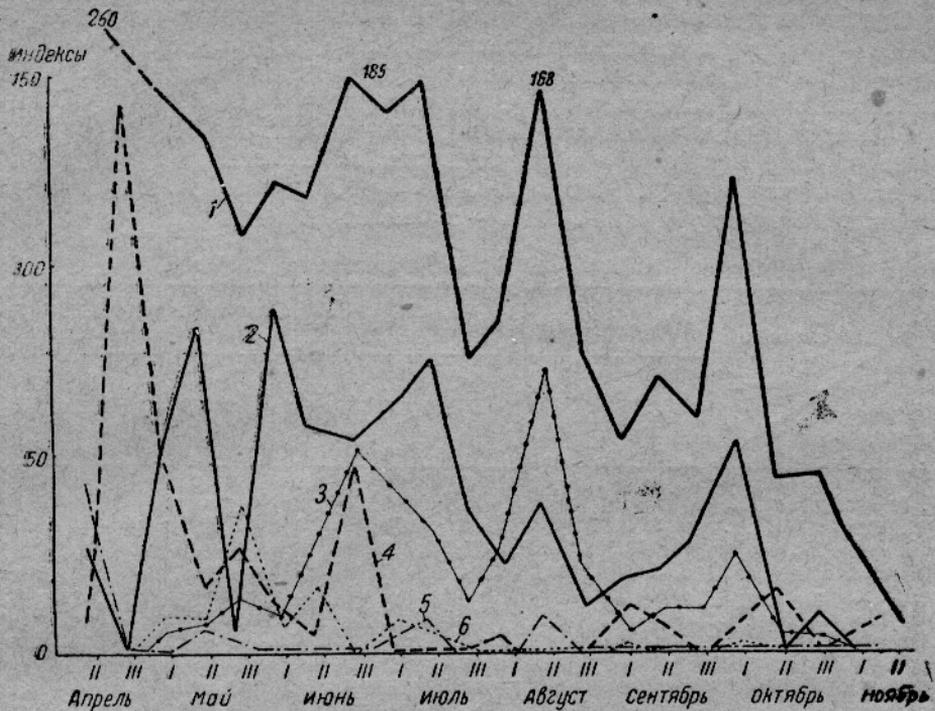


Рис. 16. Состав пищи воблы в течение года в Сев. Каспии (общий и частные индексы)

1—общий индекс, 2—*Dr. polymorpha*, 3—*Monodacna*, 4—*Ad. minima*, 5—*Corophiidae*, 6—*Did. trigonoides*

5. ОТНОШЕНИЕ ВОБЛЫ К ПИЩЕВЫМ ОРГАНИЗМАМ И ПОВЕДЕНИЕ ЕЕ НА ПАСТБИЩАХ

Имея состав пищи воблы в различных частях Сев. Каспия, нетрудно получить представление об общем характере питания воблы (табл. 7).

Средний состав пищи воблы в Северном Каспии

Таблица 7

Название организмов	Частные индексы	%	Название организмов	Частные индексы	%
<i>Monodacna</i>	17,1	16,1	<i>Mysidae</i>	0,6	0,6
<i>Ad. minima</i>	14,9	14,0	<i>Ostracoda</i>	0,7	0,6
<i>Ad. laeviscula</i> и <i>Ad. plicata</i> }	1,6	1,5	<i>Astacus</i>	0,01	0,01
<i>Did. trigonoides</i>	5,9	5,5	Всех ракообразных	7,3	6,8
<i>Cardium edule</i>	1,4	1,3	Черви	0,4	0,4
Всех карид	40,9	38,4	Насекомые	0,3	0,3
<i>Dr. polymorpha</i>	45,1	42,3	в том числе:		
<i>Gastropoda</i>	2,1	2,0	<i>Chironomidae larvae</i>	0,28	0,28
<i>Mytilaster</i>	0,0001	0,0001	<i>Cardylophora</i>	3,7	3,5
Всех моллюсков	88,1	82,7	Морские растения	1,8	1,7
<i>Corophiidae</i>	3,1	2,9	Рыбы	0,6	0,6
<i>Cumacea</i>	1,4	1,3	Грунт	4,3	4,0
<i>Gammaridae</i>	1,5	1,4	Общий индекс наполнения кишечника	106,5	100

Основу пищи воблы составляют бентические организмы, в первую очередь моллюски, дающие в среднем свыше 80% пищи, и ракообразные — 7%; нектобентические организмы представлены слабо; планктонические организмы ни разу не были констатированы.

Вобла является типичным бентофагом-моллюскоедом, но соотношение в пище организмов в зависимости от сезона и района обитания воблы изменяется. Чтобы понять причину этого, следует обратиться к источнику пищи воблы — к бентосу¹⁾.

Таблица 8.
Состав бентоса Северного Каспия (весна 1935 г.)

Район Название организмов	Биомасса бентоса на 1 м ² (в г)				Процентное содержание орга- низмов в бентосе			
	Запад- ный	Цент- ральный	Восточ- ный	Сев.-зап. часть вос- точного	Запад- ный	Цент- ральный	Восточ- ный	Сев.-зап. часть вос- точного
<i>Ad. laeviuscula</i> и <i>Ad. plicata</i>	4,26	2,37	0,21	2,87	16,4	24,4	1,5	12,3
<i>Ad. minima</i>	0,13	0,54	0,31	0,20	0,5	4,8	2,2	0,9
<i>Did. trigonoides</i>	5,83	0,09	4,54	0,27	22,5	0,7	32,6	1,2
<i>D. Barbot de Marnyi</i>	3,26	—	—	—	12,5	—	—	—
<i>Monodacna</i>	6,16	1,91	3,32	6,99	23,7	16,8	23,9	29,5
<i>Cardium edule</i>	3,22	—	0,03	—	12,4	—	0,2	—
<i>Dr. polymorpha</i>	0,17	4,39	2,39	1,77	0,6	33,1	17,3	7,6
<i>Dr. caspia</i>	1,57	—	—	—	6,0	—	—	—
<i>Mytilaster</i>	0,04	—	—	—	0,1	—	—	—
<i>Gastropoda</i>	0,08	—	—	—	0,3	—	—	—
<i>Corophiidae</i>	0,02	0,02	1,40	7,69	0,1	0,1	10,0	33,0
<i>Cumacea</i>	0,17	0,11	0,24	0,27	0,6	0,8	1,7	1,2
<i>Gammaridae</i>	0,39	0,25	0,94	2,36	1,5	1,8	6,7	10,1
<i>Mysidae</i>	0,08	0,05	0,03	0,36	0,3	0,1	0,2	1,5
Черви	0,24	1,2	0,42	0,52	1,0	0,9	3,0	2,2
<i>Chironomidae larvae</i>	0,39	2,33	0,1	0,12	1,5	16,5	0,7	0,5
Суммарная биомасса бентоса	26,01	13,26	13,93	23,42	100	100	100	100

В различных частях Сев. Каспия качественный состав бентоса неоднороден. Это сказывается на составе пищи воблы: значительная роль *Ad. minima* в пище воблы в центральном районе; *Dr. polymorpha* — в восточном районе; *Corophiidae* — в северо-западной части восточного района — являются результатом относительно высокого значения этих форм в бентосе соответствующего района. Но в основном все же состав бентоса не совпадает с составом пищи воблы: например, в бентосе западного района больше 70% составляют организмы, играющие совершенно незаметную роль в питании воблы (*Ad. laeviuscula* и *Ad. plicata*), или организмы, которые вообще не являются ее пищей (*Dr. caspia*, *Did. Barbot de Marnyi*); в бентосе центрального района играют большую роль личинки хирономид, *Monodacna* и *Ad. laeviuscula*, мало используемые воблой; в бентосе северо-западной части восточного района — *Monodacna* и *Ad. laeviuscula*, между тем как пища воблы в основном состоит из *Corophiidae*.

Это сопоставление показывает, что вобла захватывает не все организмы, а производит среди них определенный выбор. Для выяснения отношения воблы к пищевым организмам были вычислены индексы избирания, предложенные А. А. Шорыгиным. Индекс избирания представляет собой отношение процента содержания организма в пище

¹⁾ Работа по бентосу производилась Я. А. Бирштейном, у которого взяты все использованные здесь и в дальнейшем данные, при этом использован материал только из тех проб, которые брались синхронно с материалом по бентосу.

рыбы к проценту содержания его в бентосе. Отношение, большее единицы, указывает на предпочтение данного организма рыбой; отношение, меньшее единицы, — на избегание, равное единице — на безразличие.

Таблица 9

Индексы избирания воблой некоторых бентических организмов

Р а й о н Название организмов	Весна				Лето				Осень			
	Западный	Централь- ный	Восточный	Сев-зап. часть восточного	Западный	Централь- ный	Глубинный	Восточный	Западный	Централь- ный	Глубинный	Восточный
<i>D. trigonoides</i>	0,01	0,39	0,8	0,08	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Monodacna</i>	0,5	0,07	0,5	0,08	7,1	0,25	1,2	1,1	0,27	0,9	2,31	2,43
<i>Dr. polymorpha</i>	13,5	0,9	2,8	0,5	0,06	1,9	4,4	3,2	9,2	0,2	1,0	2,25
<i>Ad. minima</i>	76,8	13,0	1,8	0,6	∞	∞	∞	4,0	0,93	9,89	∞	11,7
<i>Corophiidae</i>	40,0	9,0	0,9	2,5	5,8	0,01	7,2	0,01	7,0	0,27	1,11	0,27
<i>Gammaridae</i>	0,7	2,0	0,06	0,1	1,4	0,13	0,2	0,09	0,5	11,48	0,03	0,44
<i>Cumacea</i>	16,8	0,25	0,3	1,0	2,0	0,0	2,6	0,48	0,51	2,06	∞	1,7
<i>Polycheta</i>	55,6	0,01	0,01	0,01	2,0	0,0	4,3	0,01	2,7	0,9	∞	3,0
<i>Chironomidae larvae</i> .	0,8	0,02	0,03	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—

Для упрощения в таблице даны только те организмы, индексы избирания которых имеют более или менее значительную величину и реальное значение. Индексы остальных организмов близки или равны нулю (например, *Dr. caspia*), так как они не используются воблой или, наоборот, бесконечно велики (например, *Insecta imago*), так как не захватываются дночерпателем.

Таблица показывает, что весной во всех районах вобла выбирает *Ad. minima* и *Corophiidae*; *Dr. polymorpha* вобла выбирает в западном и восточном районах; *Cumacea* и *Polychaeta* — в западном; *Gammaridae* — в центральном. Летом и осенью сильно возрастает значение *Monodacna*, которую вобла в некоторых случаях избирает даже более энергично, нежели *Dr. polymorpha*, и увеличивается индекс избирания *Cumacea*.

Это дает основание утверждать, что вобла действительно имеет излюбленные организмы, которые она предпочитает другим¹⁾. Такими организмами являются *Ad. minima*, *Corophiidae*, *Dr. polymorpha* и (летом и осенью) *Monodacna*. Замечательно, что указанные организмы составляют $\frac{3}{4}$ пищи воблы.

Избирание воблой пищевых организмов объясняет различие интенсивности питания воблы в разных районах Сев. Каспия. Разберем для примера положение, наблюдаемое весной.

Как показывает табл. 10, весной в западном районе наблюдается наиболее высокая биомасса бентоса и наиболее низкая интенсивность питания воблы. Объясняется это незначительным количеством в бентосе организмов, составляющих весной основу пищи воблы, т. е. *Ad. minima*, *Corophiidae*, *Dr. polymorpha*. Недостаток излюбленных организмов вызывает переход воблы на вынужденное потребление зарывающихся организмов — *Polychaeta*, *Cumacea* и *Chironomidae larvae*. Несмотря на незначительное количество этих организмов в бентосе, относительное значение их в пище воблы в западном районе очень высоко.

Если обратиться к списку форм, встречающихся в пище воблы, который почти исчерпывает состав донной фауны северной части Каспия, и поставить вопрос, каковы отличительные особенности орга-

¹⁾ Более подробно вопрос об избирательной способности воблы разбирается в указанной статье автора [8].

Некоторые данные о характере пищи воблы и характере бентоса в различных частях Северного Каспия весной

	Р а й о н			
	Запад- ный	Централь- ный	Восточный без сев.-зап. части	Сев.-зап. часть вос- точного
Интенсивность питания воблы (общий индекс наполнения кишечника) . .	40,5	131,8	217,7	118,7
Общая биомасса бентоса (в г/м ²) . .	26,01	13,26	13,93	26,3
Значение <i>Ad. minima</i> , <i>Dr. polymorpha</i> и <i>Corophiidae</i> в пище воблы (в % ко всей пище)	49,00	92,4	62,3	86,8
Количество их в бентосе (в г/м ²) . .	0,32	4,95	4,10	9,46
Значение <i>Polychaeta</i> , <i>Cumacea</i> и <i>Chironomidae larvae</i> в пище воблы (в % ко всей пище)	16,6	0,9	1,5	1,5
Количество их в бентосе (в г/м ²) . .	0,8	3,64	0,76	0,91

низмов, предпочитаемых воблой, то окажется, что вобла предпочитает формы, находящиеся на дне или зарывающиеся в самый верхний слой грунта; такими формами как раз и являются *Dr. polymorpha*, *Monodacna*, *Corophiidae*, *Ad. minima*. Типично зарывающиеся организмы — *Chironomidae larvae*, *Cumacea*, а также организмы, находящиеся над поверхностью дна и в толще воды — *Cardylophora caspia*, некоторые *Gammaridae*, морские растения и быстродвижущиеся *Mysidae* — воблой используются в незначительной степени. Отсутствие в пище воблы *Dr. caspia* и *D. Barbot de Marnyi* объясняется приуроченностью этих моллюсков к большим глубинам, куда вобла вообще не опускается. Относительно малое количество в пище воблы таких моллюсков, как *Did. trigonoides*, *Ad. laeviuscula*, *Ad. plicata* и даже *Monodacna*, объясняется их большой величиной и мощностью раковины, так как размер и мощность раковины являются основными факторами, определяющими для воблы степень потребления тех или иных моллюсков. Измерения показали, что вобла использует кардид длиной до 1,4 см, предпочитаемая экземпляры размером 0,5 — 0,7 см, и *Dr. polymorpha* длиной до 0,9 см, предпочитаемая экземпляры до 0,3 — 0,5 см.

Можно сделать попытку разбить пищу воблы на предложенные Schimenz (1910) группы. *Corophiidae*, *Ad. minima*, *Monodacna*, *Dr. polymorpha*, некоторая часть (мелкие экземпляры) *Did. trigonoides*, *Ad. plicata* и *Ad. laeviuscula*, *Gastropoda*, некоторые *Gammaridae* могут быть отнесены к главной пище; *Polychaeta*, *Chironomidae larvae*, частично *Cumacea*, *Cardylophora*, морские растения — к вынужденной; рыба, *Chironomidae imago*, икра — к случайной.

Питание является главной причиной пребывания воблы в море. Поэтому установление зависимости между распределением воблы и характером ее питания является основной задачей работы по питанию. Для этой цели были составлены таблицы корреляции между уловом воблы и ее питанием, сопоставлены места откорма и концентрации воблы; вычислены коэффициенты корреляции между уловом воблы и распространением ее пищевых организмов в бентосе.

Большинство таблиц корреляции между уловом и питанием воблы (при построении таблиц по вертикали откладывались общие и частные индексы, по горизонтали — улов воблы) не показывает определенной зависимости. Лишь в некоторых случаях (весной в восточном районе при потреблении воблой *Did. trigonoides*, *Monodacna* и *Dr. polymorpha*) намечается обратная связь: чем больше вобла потребляет

эти формы, тем меньше ее концентрация; и, наоборот, чем меньше потребление воблой этих форм, тем выше ее концентрация.

Отсутствию четкой связи между концентрацией и интенсивностью питания воблы не следует удивляться. Весной основную массу составляет вобла, идущая на нерест и скатывающаяся после нереста в море, т. е. та, которая, вероятно, еще не питается и которая только что начала питаться. Вобла образует массовые скопления не в трофический, а в нерестовый период своей жизни, когда концентрация зависит не от потребности в пище, а от общего состояния организма, связанного с наступлением времени икрометания. В трофический же период, судя по всему, вобла держится разреженно. Поэтому летом обратная зависимость концентрации и интенсивности питания еще более сглаживается и, по сути дела, вобла равномерно питается при всяких концентрациях. В этот период вобла на пастбищах держится рассеянно и при передвижках с места на место плотных стай не образует. Рассеянное состояние воблы на пастбищах, вероятно, соответствует распределению таких кормовых объектов, как *Monodacna*, *Did. trigonoides*, *Ad. minima*, *Dr. polymorpha*. Только в одном случае, а именно при потреблении воблой *Polychaeta*, получилась как бы прямая зависимость между потреблением воблой этого организма и плотностью распределения воблы. Это может объясняться тем, что *Polychaeta* обычно сконцентрированы на небольших участках, соответственно чему и вобла, питаясь ими, должна держаться на ограниченном пространстве.

Такое же неопределенное отношение дает и непосредственное сопоставление улова и питания воблы. Для этой цели уловы по декадам (по данным Научно-промысловой разведки) наносились на карту; соединение изолиниями соответствующих точек давало районы одинаково густого распределения рыбы. В некоторых случаях районы откорма и скопления рыбы в точности совпадали, как, например, в

Таблица 11

Коэффициент корреляции между распространением некоторых организмов в бентосе и уловом воблы

	Р а й о н								
	Восточный			Центральный и глубинный			Западный		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень
<i>Corophiidae</i>	+0,83	+0,05	-0,12	-0,02	+0,34	+0,14	—	—	—
<i>Ad. laeviuscula</i>	+0,73	+0,05	-0,10	+0,34	-0,33	+0,16	-0,24	-0,34	+0,12
<i>Ad. minima</i>	-0,31	+0,05	-0,14	—	—	+0,37	-0,16	0,0	0,0
<i>Monodacna</i>	+0,58	+0,54	-0,11	-0,11	-0,24	-0,17	0,0	0,0	-0,18
<i>Dr. polymorpha</i>	-0,07	-0,25	+0,51	+0,25	-0,11	+0,39	-0,06	-0,44	0,0
<i>Chironomidae larvae</i>	—	—	—	-0,32	—	—	—	—	—
<i>Gammaridae</i>	—	—	—	+0,39	—	—	—	—	—
<i>Cumacea</i>	—	—	—	—	—	—	+0,41	-0,01	-0,06

центральной зоне во второй и третьей декадах мая в квадратах 116 и 175 (Жесткий осередок — Белинский банк, потребление *Ad. minima*) или в июле у Тюленьего о-ва. В других случаях, наоборот, на местах интенсивного питания не наблюдалось скопления рыбы. Случалось и так, что в различные сроки при одной и той же интенсивности питания наблюдалась различная плотность скопления рыбы (восточный район).

Картина делается более ясной, если кроме корреляции между

уловом и интенсивностью питания вычислить также корреляцию между уловом воблы и распространением ее пищевых организмов.

Корреляционные таблицы строились так же, как и в первом случае, с той лишь разницей, что по горизонтали откладывалась биомасса соответствующего организма в граммах на квадратный метр. Корреляция вычислялась как для организмов, имеющих значение в пище воблы, так и для организмов, его не имеющих, но играющих важную роль в бентосе.

В табл. 11 даны коэффициенты корреляции; следует напомнить, что коэффициент корреляции, равный $+1$, является пределом полной положительной связи явлений; -1 — полной отрицательной связи; 0 — указывает на отсутствие связи.

Табл. 11 показывает, что весной в восточном районе распространение воблы связано с распространением *Corophiidae* и *Monodacna* (распространение которых в свою очередь совпадает друг с другом).

Летом прямая корреляция получается с распространением *Monodacna*, обратная с *Dr. polymorpha*. Осенью же, наоборот, прямая корреляция получается с *Dr. polymorpha*. Изменение величины корреляции между распространением отдельных организмов и уловом воблы хорошо согласуется с изменением значения этих организмов в пище воблы: *Corophiidae*, являясь излюбленной пищей воблы, имеют наибольшее значение весной, летом возрастает роль *Monodacna*, осенью — *Dr. polymorpha*. В центральном и западном районах эта зависимость менее четка: в центральном районе весной улов дает положительную корреляцию с распространением *Gammaridae* и *Dr. polymorpha*; летом — с *Corophiidae*, осенью — с *Ad. minima*. Это лишь приблизительно соответствует значению организмов в пище в разные сезоны: весной относительно велико значение *Dr. polymorpha* и *Gammaridae*, осенью — *Ad. minima* и *Dr. polymorpha*. В западном районе весной улов имеет положительную корреляцию только с *Cutacea*; с *Ad. minima*, *Dr. laeviscula* корреляция отрицательна или вообще отсутствует; летом улов воблы не связан положительной корреляцией ни с одним организмом.

Коэффициенты корреляции восточного и центрального районов показывают, что в трофический период жизни в море вобла держится на местах распространения ее пищевых организмов. Причем переход в различные сезоны с потребления одних организмов на потребление других объясняется не только переходом воблы на новые пастбища, но также и исчезновением организмов, может быть, под влиянием выедания их самой воблой. Подобным выеданием, вероятно, объясняется обратная корреляция улова воблы и распространения наиболее излюбленного ею моллюска — *Ad. minima*. Этот моллюск представлен в бентосе относительно слабо, поэтому можно предположить, что вобла, приходя на пастбище, сразу съедает большинство экземпляров *Ad. minima*. Предположение о выедании воблой организмов не лишено основания. Факты, подтверждающие это явление, сопоставлены в табл. 12.

Как видно из табл. 12, летом в пище воблы резко понижается значение *Ad. minima*, *Did. trigonoides* и *Corophiidae*; к осени значение *Ad. minima* возрастает; значение *Did. trigonoides* еще более понижается; *Corophiidae* остаются на том же уровне. Единственной причиной, которой можно объяснить изменение значения этих организмов, является выедание их рыбами. Действительно в бентосе северо-западной части восточного района количество *Corophiidae* к лету очень сильно пало, так как весной этим организмом питались и вобла, и лещ, и осетр. Увеличение значения *Ad. minima* в пище воблы осенью происходит за счет молодых, родившихся в том же году экземпляров, что позволяет

Изменение значения некоторых организмов в пище воблы и в бентосе
(В среднем для Сев. Каспия)

	Весна	Лето	Осень
Значение <i>Ad. minima</i> в пище воблы (в %)	28,7	2,63	7,5
Значение <i>Did. trigonoides</i> в пище воблы (в %)	10,7	3,0	1,8
Значение <i>Corophiidae</i> в пище воблы в сев.-зап. части восточ. р-на (в %)	82,4	1,8	1,8
Количество <i>Ad. minima</i> в бентосе (в г/м ²)	0,3	0,12	0,32
Количество <i>Corophiidae</i> в бентосе сев.-зап. части восточного р-на (в г/м ²)	7,7	1,6	1,0
Биомасса мелкой <i>Did. trigonoides</i> (до 1,0 см) (в т)	110.531	60.951	27.982
Значение мелких экземпляров (до 1,0 см) в % к общей биомассе <i>Did. trigonoides</i>	14,0	11,1	4,1
Биомасса мелкой (до 1,0 см) <i>Did. Barbot de Marnyi</i> (в т)	44.379	161.327	92.101
Значение мелкой <i>Did. Barbot de Marnyi</i> в % к общей биомассе <i>Did. Barbot de Marnyi</i>	4,08	10,8	6,6

предположить, что весной вобла уничтожила все крупные экземпляры этого моллюска. Особенно показательно изменение значения *Did. trigonoides*. Из всей ее массы вобла использует в пищу экземпляры, не превышающие 1,0 см длины. Если в бентосе учесть только количество мелких экземпляров *Did. trigonoides*, то окажется, что к осени их абсолютное и относительное значение падает.

Изменение это будет особенно разительным, если сравнить его с динамикой биомассы мелких экземпляров представителя того же рода с *Did. Barbot de Marnyi*. Этот организм приурочен к относительно большим глубинам, вобла его не использует в пищу, и вообще неизвестно, какие рыбы питаются этим моллюском. Поэтому к лету резко возрастает и абсолютное и относительное значение молодежи *Did. Barbot de Marnyi*. Осенью понижение количества молодых экземпляров объясняется ростом и переходом в категорию крупных (свыше 1,0 см длины).

6. ЗАВИСИМОСТЬ ПИТАНИЯ ВОБЛЫ ОТ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Общеизвестный факт отхода воблы летом на глубину и подход осенью к берегу вызывает необходимость обратить внимание на состав пищи воблы на различной глубине. Поведение воблы на глубине имеет большое практическое значение, и в течение последних лет не раз ставился вопрос о необходимости развития глубоководного лова. Л. С. Бердичевским (1935) было указано, что осенью вобла держится на больших глубинах, чем те, на которых ее обычно ловят. Состав пищи может служить отражением и даже индикатором миграций воблы.

Табл. 13 и рис. 17 дают представление о зависимости состава пищи воблы от глубины.

Как видно из таблицы 14-й, где даны средние глубины потребления воблой основных организмов), а также из рис. 17, потребление воблой *Ad. minima* и *Corophiidae* приурочено к меньшим глубинам, *Monodacna* и *Did. trigonoides* — к большим, *Dr. polymorpha* потребляется повсюду, но все же на меньших, нежели *Did. trigonoides* глубинах.

Состав пищи воблы на различных глубинах зависит от состава бентоса. *Ad. minima* и *Corophiidae* приурочены к меньшим глубинам; *Monodacna* — к большим. Сравнение состава бентоса и состава пищи по отдельным районам тоже показывает, что между тем и другим

Состав пищи воблы на разных глубинах в среднем по Сев. Каспию (частные индексы)

Глубина в м	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ad. minima</i>	0	8,8	21,8	16,5	9,5	2,8	2,3	0,2	0,1
<i>Ad. plicata</i> и <i>Ad. laeviuscula</i>	0	0,3	0,1	0,5	2,1	0,9	1,5	0,3	0
<i>Cardium edule</i>	0	0	0,001	0,01	1,4	0,01	0,001	0,4	4,9
<i>Monodacna</i>	1,1	3,4	14,4	9,3	20,4	23,5	33,2	15,4	4,1
<i>Did. trigonoides</i>	0,5	0	0,9	2,8	1,9	5,6	11,0	7,0	1,8
<i>Dr. polymorpha</i>	2,1	37,9	37,9	29,6	28,0	34,1	41,2	69,0	22,0
<i>Gastropoda</i>	0,03	0,02	0,9	1,0	4,7	3,6	1,4	0,6	5,2
<i>Gammaridae</i>	0,01	0,3	2,4	1,6	0,5	1,7	3,1	0,03	0,3
<i>Cumacea</i>	3,7	0,9	1,5	2,01	1,1	1,8	0,7	0,6	1,9
<i>Corophiidae</i>	153,5	0,1	0,4	3,5	1,6	4,9	2,4	0,2	0,2
<i>Mysidae</i>	0	0,01	1,2	0,6	0,2	0,3	2,3	0,3	0
<i>Ostracoda</i>	0	0,004	0,1	0,8	4,7	0,6	0,01	0,01	0
<i>Polichaeta</i>	0	0,004	0,1	0,3	0,2	0,7	0,4	0,2	0
<i>Oligochaeta</i>	0	0	0,01	0,02	0,01	0,001	0,02	0	0,01
<i>Archaeobdella</i>	0	0	0	0,002	0,002	0,001	0,005	0,02	0
<i>Piscicola</i>	0	0	0,1	0,9	0,4	0,1	0,4	0,02	0
<i>Cardyophora</i>	0,004	0,02	3,3	2,9	4,7	3,9	0,5	0,8	0,1
<i>Insecta imago</i>	0	0	0,01	0,001	0,1	0,1	0,1	0	0,01
<i>Chironomidae larvae</i>	0	0	0,1	0,01	0,04	0,2	0,4	0	0,01
Морские растения	0,02	1,4	0,7	1,1	2,3	0,5	0,1	0,1	0,1
Рыбы	0,0	0	0,2	0,04	0,6	0,1	0,8	0,3	0,2
Грунт	4,7	1,1	0,9	2,4	4,2	9,3	6,2	2,9	0,4
Икра рыб	0	0,002	0,002	0,4	0,1	0	1,7	0	0,0
	165,6	54,2	87,0	76,2	88,7	94,7	109,7	98,3	41,3

существует тесная связь. Весной в пище воблы в восточном районе на глубине 3,5 и 5,5 м увеличивается количество *Monodacna*; на глубине 3,5 м — *Dr. polymorpha* и *Corophiidae*; на глубине 5,5 м — *Did. trigonoides*. Эти явления полностью объясняются увеличением в бентосе на той же глубине количества организмов соответствующего вида.

Таблица 14

Средние глубины потребления воблой некоторых организмов (в среднем по Сев. Каспию) (в м)

	Среднее по всем сезонам	Весна	Лето	Осень
Общий индекс	4,12	3,64	5,41	5,77
<i>Monodacna</i>	5,32	4,96	5,28	6,05
<i>Dr. polymorpha</i>	5,10	4,31	5,0	6,2
<i>Ad. minima</i>	3,19	2,87	4,33	3,76
<i>Corophiidae</i>	0,9	0,9	—	—
<i>Did. trigonoides</i>	6,11	4,98	6,7	6,92

В центральном районе уменьшение количества *Dr. polymorpha* в пище воблы и в бентосе на глубине 3,5 м и последующее увеличение количества этого моллюска на глубине 5,5 м, а также увеличение количества *Monodacna* на глубине 4,5 м совпадают.

Появление *Did. trigonoides* в пище воблы в западном районе на 6,5 м объясняется увеличением количества организмов этого вида в бентосе на той же глубине. Летом в восточном районе направление кривых количества организмов в пище воблы и в бентосе совпадает

воблы осенью к черням. Это может объясняться как тем, что осенью вобла подходит к берегу, имея пониженную интенсивность питания, так и тем, что в продолжение всей осени вобла держится на глубине и подходит к берегу только в конце этого сезона. В пользу второго предположения говорят наблюдения Деметьевой (1938 г.). Осень 1935 г. отличалась высокой температурой воды, и резкое похолодание наступило только в конце октября, поэтому вобла долгое время держалась на глубинах и относительно поздно подошла к черням.

Перемещение воблы из черней на глубину и обратно отражается на составе ее пищи. Уменьшение летом в пище воблы роли таких организмов, как *Ad. minima* и *Corophiidae*, объясняется не только исчезновением этих форм, но и переходом воблы на большие глубины, в то время как эти организмы, как отмечено выше, приурочены к малым глубинам. Особенно показательным в этом отношении увеличение количества *Monodactyla* летом и уменьшение его осенью.

Таблица 16

Потребление воблой *Monodactyla*
(по декадам)

Р а й о н		А п р е л ь		М а й			И ю н ь			И ю л ь		
		II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
В целом по Сев. Каспию	Количество <i>Monodactyla</i> в пище воблы (частн. инд.)	1,0	—	6,1	7,5	16,0	8,6	30,8	55,6	44,8	33,3	14,3
	% <i>Monodactyla</i>	1,2	0	4,0	5,5	14,5	6,8	25,1	30,0	31,3	21,6	17,8
	Общий индекс	86,5	269,0	151,4	136,3	109,8	124,7	122,3	186,0	142,7	153,6	78,3
В восточном районе	Количество <i>Monodactyla</i> в пище воблы (частн. инд.)	2,1	—	18,1	10,3	30,1	23,2	57,9	—	34,1	10,4	15,5
	% <i>Monodactyla</i>	1,3	—	6,9	10,2	15,1	10,1	26,2	—	13,1	5,7	19,2
	Общий индекс	152,9	—	262,7	144,5	186,3	201,2	217,6	—	260,9	184,4	70,2

Р а й о н		А в г у с т			С е н т я б р ь			О к т я б р ь			Н о я б р ь	
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
В целом по Сев. Каспию	Количество <i>Monodactyla</i> в пище воблы (частн. инд.)	33,0	74,0	23,8	7,8	11,9	12,2	26,3	4,1	4,4	0	0
	% <i>Monodactyla</i>	36,7	44,0	29,6	16,4	6,2	19,0	20,8	8,7	9,3	0	1,0
	Общий индекс	89,8	168,1	80,7	55,3	74,1	63,0	125,9	46,9	47,4	30,6	0,1
В восточном районе	Количество <i>Monodactyla</i> в пище воблы (частн. инд.)	44,5	—	47,7	54,8	19,2	15,6	50,9	—	—	—	—
	% <i>Monodactyla</i>	35,2	—	64,6	7,5	11,7	17,4	38,3	—	—	—	—
	Общий индекс	126,9	—	73,8	64,1	86,0	90,3	132,8	—	—	—	—

Таблица 16а

Потребление воблой *Monodactyla* (по месяцам, в среднем по Сев. Каспию)

	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Количество <i>Монодактоны</i> (частный индекс) . . .	0,5	9,8	31,7	30,8	43,6	10,6	11,6	0
% <i>Монодактоны</i> . . .	0,3	7,4	21,8	24,8	37,3	16,5	15,9	0
Общий индекс . . .	177,7	132,6	144,8	124,3	116,8	64,2	73,3	15,3

Потребление воблой *Monodactyla* приводится в табл. 16 по декадам, и, чтобы яснее выразить тенденцию, в табл. 16а—по месяцам. Несмотря на известную разнородность в цифрах, очевидно, что с конца мая—начала июня в пище воблы количество *Monodactyla* сильно увеличивается; с конца августа—начала сентября уменьшается.

Так как *Monodactyla* является формой, приуроченной к относительно большим глубинам, то изменение количества ее в пище воблы может служить индикатором движения воблы летом из черной на глубину, а осенью с глубины в черни, и показывает, что с конца мая—начала июня вобла отходит из черной в глубину, в сентябре начинает снова возвращаться в черни.

Температура воды является следующим гидрологическим фактором, влияние которого следует рассмотреть. В изучаемый нами период, с апреля по ноябрь, температура воды изменялась от 10,9° (в апреле) до 1,3° (в ноябре), достигнув в III декаде июня максимума в 27,3°.

Таблица 17

Интенсивность питания воблы по декадам
(Общий индекс и температура воды)

Месяц	Апрель		Май			Июнь			Июль		
	II	III	I	II	III	II	III	I	II	III	
Западный	—	—	74,6	—	41,2	18,7	27,1	—	98,1	35,5	46,6
Центральный	20,3	269,0	117,2	128,4	101,0	154,8	—	—	—	—	122,2
Восточный	152,9	—	262,7	144,5	186,3	201,2	217,6	—	260,9	184,4	70,2
Глубинный	—	—	—	—	—	—	—	186,0	70,0	221,9	74,8
Средняя для Сев. Каспия интенсивность питания	86,5	269,0	151,4	136,3	109,8	124,7	122,3	186,0	142,7	153,6	78,3
Температура воды	10,9	12,6	15,0	16,8	19,1	22,2	21,7	21,3	23,4	24,2	27,3

Месяц	Август			Сентябрь			Октябрь			Ноябрь	
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
Западный	25,7	—	87,8	34,9	39,8	74,01	25,2	40,0	47,4	—	—
Центральный	86,2	—	—	67,0	95,4	25,0	69,7	50,2	58,8	30,6	0,0
Восточный	126,9	—	73,8	64,1	86,0	90,3	132,8	—	—	—	—
Глубинный	121,3	168,1	—	—	—	—	150,3	—	—	—	—
Средняя для Сев. Каспия интенсивность питания	89,8	168,1	80,7	55,3	74,1	63,0	125,9	46,9	47,4	30,6	0,0
Температура воды	26,4	25,0	25,0	22,4	20,8	18,8	17,2	17,8	16,0	7,7	1,3

Табл. 17 и рис. 18 показывают изменения общего индекса наполнения и температуры воды по декадам. На рисунке, помимо изменения интенсивности питания по декадам, дано изменение питания по месяцам.

Начиная с апреля, уже при температуре воды 10—12° наблюдается интенсивное потребление пищи — откорм воibly после нереста.

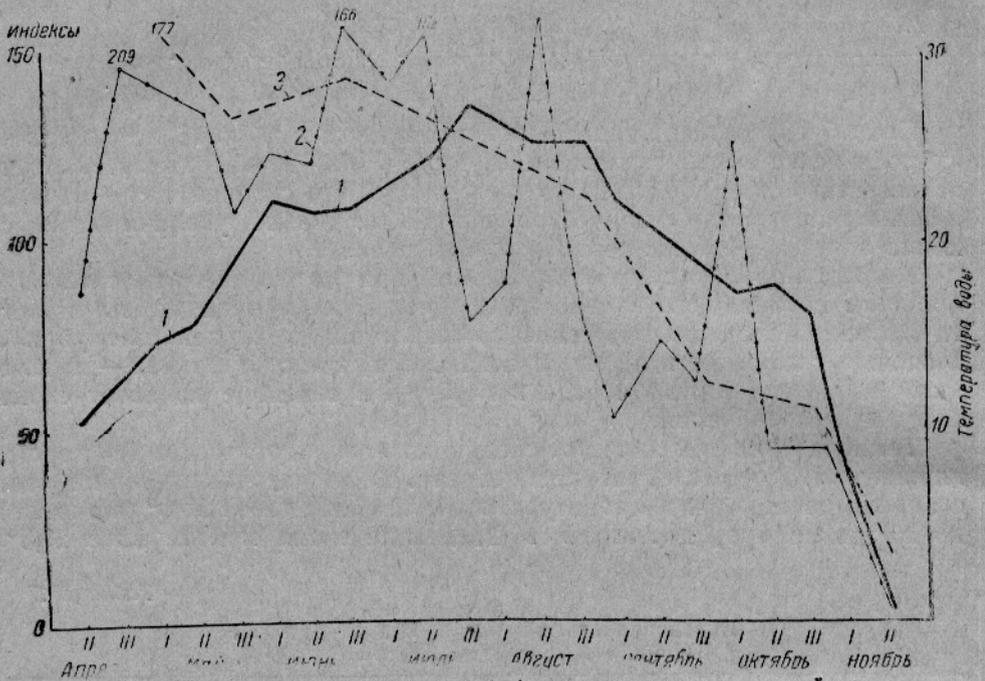


Рис. 18. Интенсивность питания воibly в связи с температурой воды: 1—температура воды, 2—интенсивность питания по декадам, 3—то же по месяцам

Незначительное понижение индекса наполнения кишечника к июлю не может рассматриваться, как понижение интенсивности питания, так как за это время температура воды возрастает с 10 до 22°, а следовательно, вместе с ней увеличивается и скорость прохождения пищи, т. е. действительная интенсивность питания воibly. Максимальное повышение температуры воды до 27° в III декаде июля — I декаде августа вызывает резкое понижение интенсивности питания, после чего во II декаде августа интенсивность питания столь же резко возрастает. Объясняется это, вероятно, тем, что воibly после вынужденного голодания, связанного с депрессией организма под влиянием высокой температуры, снова начинает интенсивно кормиться. Явление это аналогично наблюдаемому у креветки¹⁾: после голодания, вызванного линькой, креветка начинает интенсивно питаться; вслед за этим интенсивность питания постепенно понижается до следующей линьки.

В сентябре вместе с образованием косяков и подходом воibly к берегу наблюдается дальнейшее понижение интенсивности ее питания, связанное не столько с понижающейся в это время температурой воды, сколько с общим физиологическим состоянием воibly, а именно с созреванием ее гонад. Во второй декаде ноября при температуре воды 1,3° воibly фактически перестает питаться. Сравнение годового

¹⁾ А. Карпевич и Г. [Богорад. Суточное потребление корма креветкой *Leander adspersus* (в печати)

хода питания воблы и температуры воды показывает, что общий ход питания воблы зависит не от температуры воды, а от физиологического состояния рыбы. Доказательством этому служит то, что интервал температуры 10—20° весной (апрель — июнь) после зимнего голодания и нереста соответствует индексу наполнения кишечника 180—140, а осенью (сентябрь-октябрь), когда у воблы происходит созревание гонад, тот же температурный интервал соответствует индексу 50—60. Сильное же повышение или понижение температуры вызывает депрессию питания, как это наблюдалось при 27° и 1,3°.

Наконец, третьим фактором внешней среды, на котором следует остановиться, является соленость воды. В изучаемом районе соленость воды колебалась от 0 до 12‰; при этом центральный район отличается наименьшей соленостью, глубинный — максимальной. Сопоставление питания воблы и солености воды не обнаруживает какой-либо непосредственной связи. Но косвенная связь между характером питания воблы и соленостью безусловно существует, так как соленость влияет на распределение бентических организмов, питание же воблы зависит от характера фауны. Помимо этого и само распределение воблы в большой степени связано с соленостью.

7. ЗАВИСИМОСТЬ ПИТАНИЯ ВОБЛЫ ОТ ПОЛОВОЗРЕЛОСТИ И ВОЗРАСТА

Половозрелость и возраст рыбы являются основными факторами влияющими на ее питание. Так как питание воблы сильно изменяется в зависимости от величины рыбы (что будет показано ниже), то сбор материала по половозрелости был ограничен рыбами в 16—19 см (3—4-летки).

Для характеристики состояния гонад применялась обычная 6-балльная шкала. При установлении связи интенсивности питания воблы с состоянием ее гонад была получена очень пестрая картина, что объясняется неравномерностью распределения материала по срокам и стадиям зрелости: некоторые стадии были представлены сотнями экземпляров, другие — единицами. Помимо этого некоторые стадии были разделены промежутком в несколько месяцев, благодаря чему неизбежно сказывалось влияние времени года.

Чтобы исключить влияние времени, А. А. Шорыгин предложил следующее: интенсивность питания воблы, имеющей II стадию зрелости, принимается за 100 и к ней приравнивается интенсивность питания при остальных стадиях. Для сравнения интенсивности питания воблы различных стадий зрелости, встречающихся в разные сезоны, выбирается стадия, встречающаяся во все эти сезоны, и к ней приравниваются остальные стадии.

Таблица 18

Зависимость интенсивности питания воблы от стадии половой зрелости

Стадия половой зрелости	Самки	Самцы
II	100	100
II-III	78	64
III	87	52
III-IV	73	Нет данных
IV	84	104
V	110	85
VI	140	112
VI-II	52	32
II	100	100

Как показывает табл. 18 и рис. 19, после нереста (стадия V) на стадии выбоя (стадия VI), в результате зимнего голодания и затраты энергии во время икрометания, происходит резкое усиление интенсивности питания. Вслед за быстрым насыщением в стадии VI—II интенсивность питания понижается. Понижение это может являться реакцией на предыдущее интенсивное посленерестовое питание и результатом известной депрессии организма, связанной с резорбированием фолликул, происходящим на этой стадии. Ко II стадии, когда происходит закладка новых фолликул, интенсивность питания вновь возрастает; к III и III-IV стадии она постепенно снижается. Падение в августе-сентябре общей интенсивности питания воблы, вероятно, объясняется наличием в это время большого количества воблы, имеющей III и III-IV стадию зрелости. Рост интенсивности питания на IV и V стадиях на первый взгляд непонятен и стоит в прямом противоречии с общепринятой точкой зрения о сильном понижении в этот период интенсивности питания. Быть может противоречие это вызвано тем,

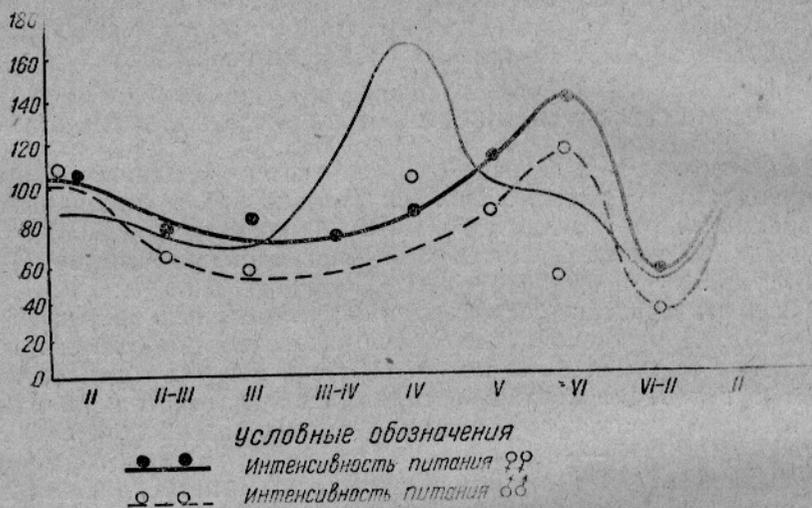


Рис. 19. Интенсивность питания воблы в зависимости от половой зрелости

что нормально вобла нерестится в реке, и нахождение в море, откуда мы имели материал, рыбы со зрелыми гонадами служит доказательством того, что естественный биологический цикл этих рыб нарушен, а следовательно, ненормально и физиологическое состояние самой воблы. Поэтому часть кривой, относящаяся к высшим стадиям зрелости, характеризует ненормальный процесс, и в случае типичного процесса созревания гонад интенсивность питания постепенно падает от II-III стадий к V стадии и дает резкий рост на стадии VI.

В табл. 19 дано относительное значение отдельных организмов в пище самок воблы, вычисленное по отношению к общему индексу наполнения кишечника воблы, имеющей стадию II. Пища воблы, имеющей высшие стадии зрелости (IV-VI), однообразнее, нежели пища воблы низших стадий зрелости (VI-II и III). Интересно сильное уменьшение на стадии IV роли моллюсков и резкий рост потребления ракообразных, являющихся по сравнению с моллюсками несравненно более полноценной пищей.

К сожалению, полученные здесь выводы, особенно об изменениях ассортимента пищи, вследствие малого количества материала по некоторым стадиям (например, по IV имеется всего 7 экз.), пока сугубо предположительны.

Состав пищи самок воблы в зависимости от стадии половой зрелости

С о с т а в п и щ и	Стадии зрелости							
	II	II-III	III	IV	V	VI	VI-II	II
<i>Dr. polymorpha</i>	43,5	25,8	28,6	7,6	90,0	96,3	43,8	56,7
<i>Monodacna</i>	32,0	16,3	40,0	1,1	1,0	3,0	6,4	12,0
<i>Did. trigonoides</i>	3,1	—	1,0	0	1,5	0	1,9	10,3
<i>Ad. minima</i>	3,0	16,4	9,0	0	3,6	0	29,2	10,3
<i>Gastropoda</i>	1,2	4,4	0,3	0	0,2	0	1,2	2,9
Всех моллюсков	82,8	62,9	78,9	8,7	96,3	99,3	82,5	92,2
<i>Corophiidae</i>	0,2	1,1	1,0	92,5	2,8	0	6,3	3,0
<i>Cumacea</i>	0,5	4,6	3,2	0	0,1	0	2,3	2,1
<i>Gammaridae</i>	0,6	0,8	2,2	0	0,8	0,7	4,0	0,6
<i>Mysidae</i>	0,04	1,5	0	0	0	0	1,6	1,1
<i>Ostracoda</i>	6,9	1,8	2,4	0	0	0	0,02	0,03
Всех ракообразных	8,2	9,8	8,8	92,5	3,7	0,7	14,2	6,8
<i>Cardylophora</i>	2,4	17,0	2,5	0	0	0	1,2	0,1
Морские растения	6,4	10,0	5,7	0	0	0	0,7	0,1
<i>Chironomidae larvae</i>	0,06	0,1	2,5	0	0	0	0,4	0,4
<i>Polychaeta</i>	0,1	0,1	0,3	0	0	0	0,1	0,4

Несравненно более четко можно установить зависимость характера питания от величины или возраста воблы. Возраст воблы нами не определялся, поэтому мы исследуем зависимость питания воблы от ее величины, считая, что возраст рыбы находится в известном соотношении с ее длиной. Согласно Терещенко (1912), вобла длиной 12—13 см жила 2 года, 14—15 см—3 года и т. д.

Основная масса воблы представлена у нас рыбами от 12 до 25 см длины, от 10 до 11 см имеется всего 5 экз.; от 25 см и выше—11 экз.; поэтому приходится откинуть сведения о рыбах 10—11 см длины и относиться с известным недоверием к данным о рыбах в 25 см и выше. Остальные группы, состоя минимально из 100 экз., дают достаточную гарантию достоверности результатов.

Как показывают табл. 20 и рис. 20—23, характер питания воблы с ее величиной закономерно изменяется: с ростом воблы понижается интенсивность питания (общий индекс) и изменяется состав пищи, а именно в пище старших возрастов увеличивается значение моллюсков и падает значение ракообразных. Среди пищевых организмов воблы можно различить три группы: 1) организмы, составляющие пищу преимущественно молодых рыб (до 3 лет); 2) организмы, составляющие пищу воблы старших возрастов; 3) организмы, потребляемые воблой среднего возраста.

К первой группе относятся почти все ракообразные, а именно, *Ostracoda*, *Corophiidae*, *Mysidae*, *Cumacea*; из моллюсков к этой группе относятся мелкие *Gastropoda* и *Cardium edule*; *Chironomidae larvae*, *Polychaeta* и морские растения встречаются также преимущественно в пище воблы младших возрастов. Ко второй группе¹⁾ относятся

¹⁾ Необходимо отметить следующее: на приведенных рисунках характер пищи воблы размером 26 см и выше сближается с характером пищи младших возрастов. На основании имеющихся данных трудно сказать, почему это происходит, и не является ли это результатом малого количества экземпляров (всего 11 экз.)

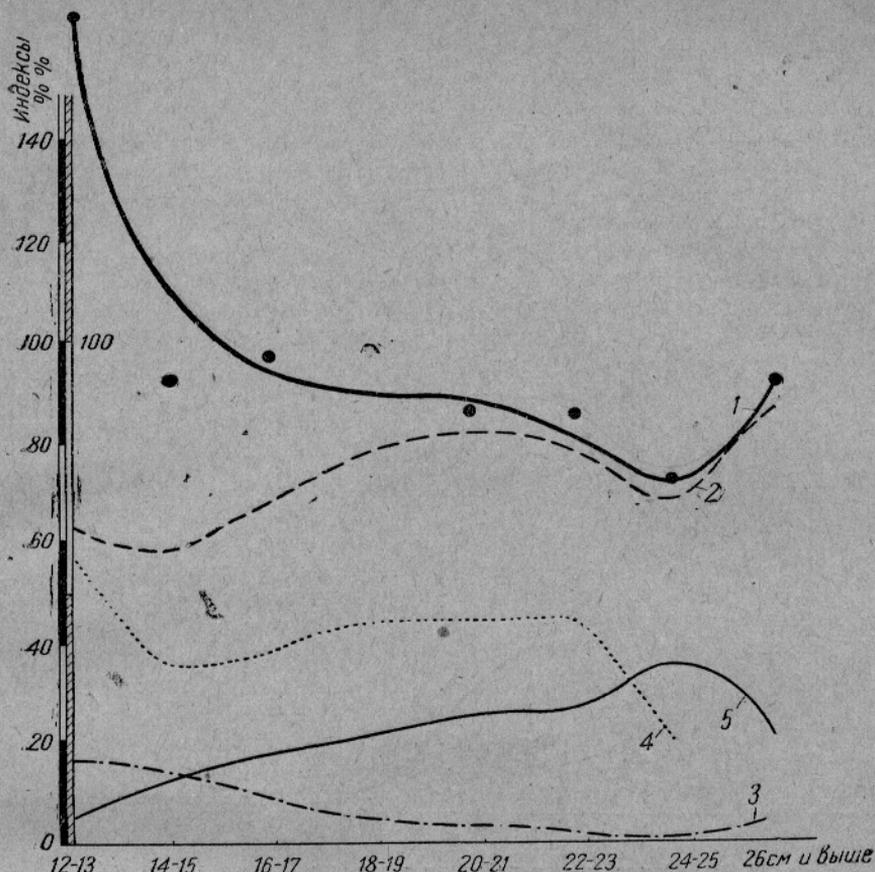


Рис. 20. Изменение характера пищи в зависимости от длины воблы
 1—общий индекс, 2—Mollusca, 3—Crustacea, 4—Dreissena, 5—Моноплакна

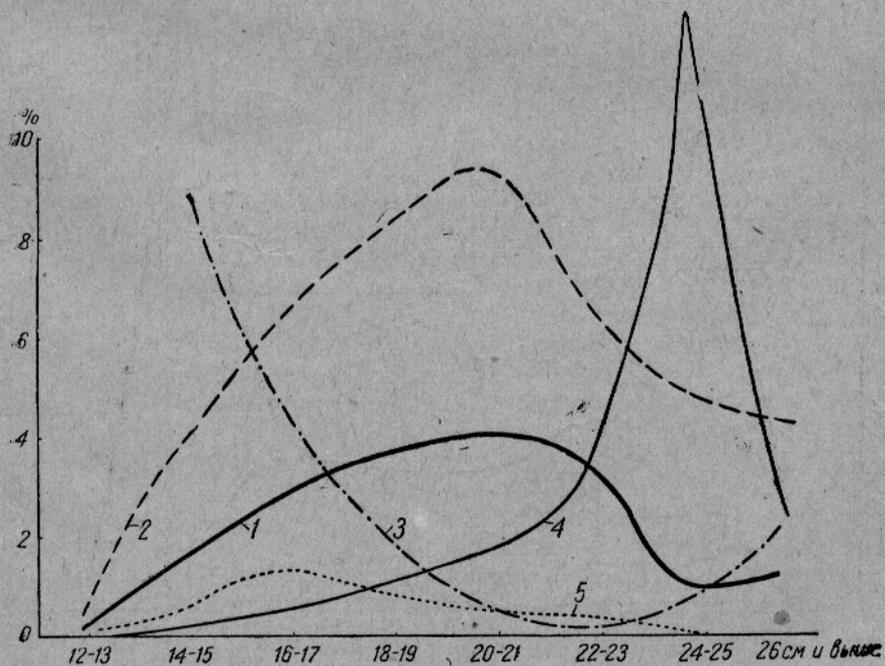


Рис. 21. Изменение характера пищи в зависимости от длины воблы
 1—Did. trigonoides, 2—Ad. minima, 3—Gastropoda, 4—Ad. laeviuscula, 5—Cardium edule

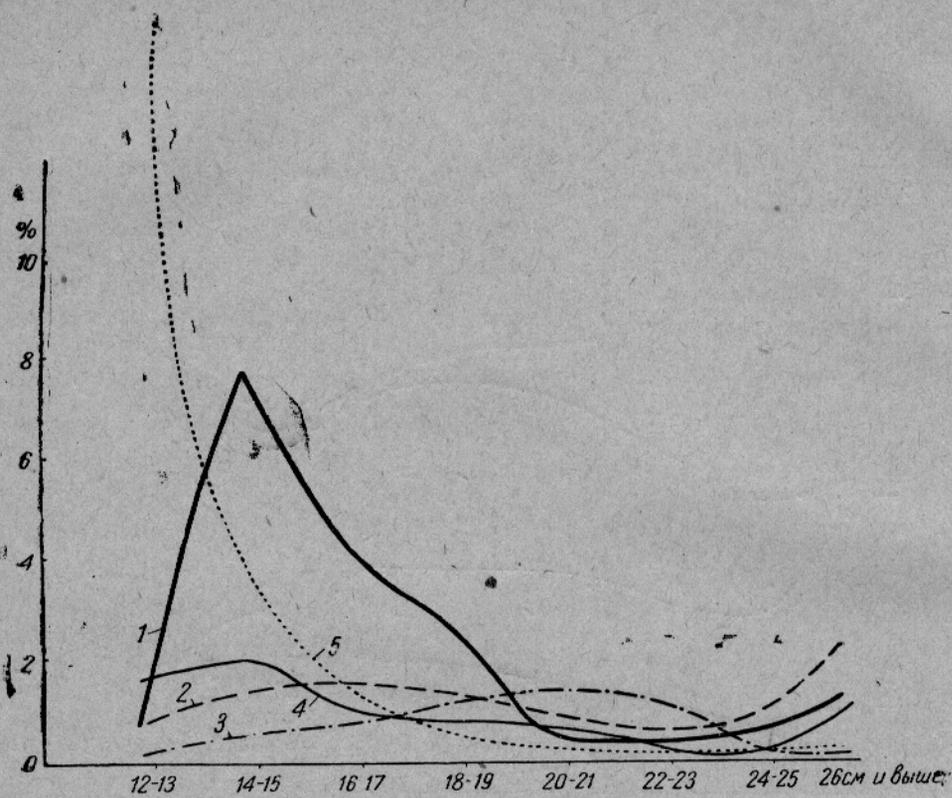


Рис. 22. Изменение характера пищи в зависимости от длины воблы
 1—*Corophiidae*, 2—*Cumacea*, 3—*Gammaridae*, 4—*Mysidae*, 5—*Ostracoda*

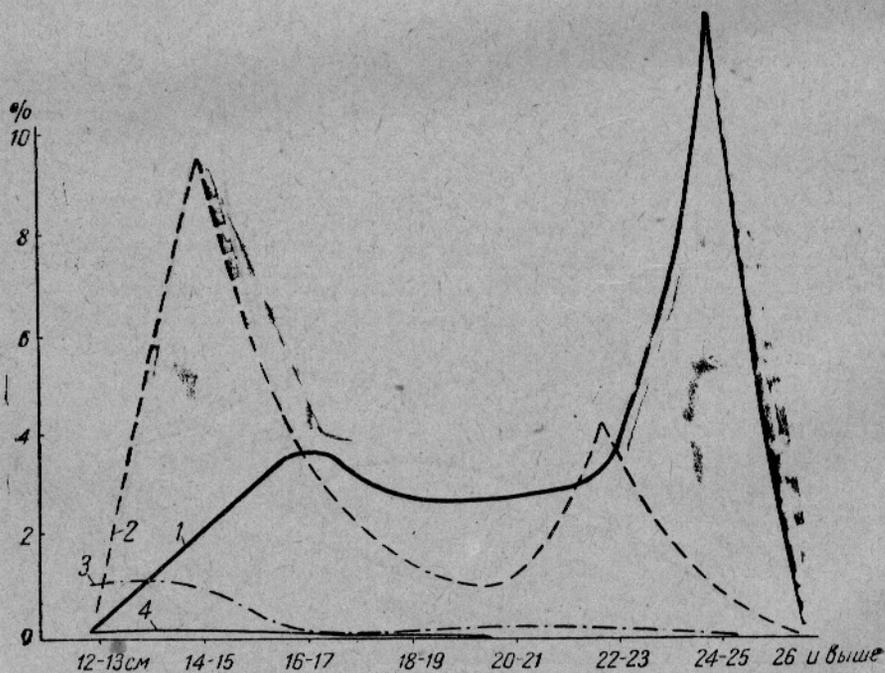


Рис. 23. Изменение характера пищи в зависимости от длины воблы
 1—*Cardylophora caspia*, 2—растения, 3—*Chironomidae*, 4—*Polychaeta*

Monodacna, *Ad. laeviuscula*, *Ad. plicata* и *Cardylophora*. Ни один представитель ракообразных не может быть отнесен к этой группе. К третьей группе можно отнести *Dr. polymorpha*, *Did. trigonoides*, *Ad. minima*, *Gammaridae*.

Полученная закономерность смены пищи хорошо согласуется с наблюдениями Остроумова (1935) над молодью. Остроумов изучал питание сеголетков воблы длиной от 2,2 до 8,8 см и определил состав пищи воблы различных размеров, показав, что характер пищи молоди, как и взрослой рыбы, зависит от характера района. При обработке применялся метод встречаемости с учетом общего индекса наполнения кишечника: частные индексы не вычислялись, поэтому непосредственно сравнить данные Остроумова с нашими невозможно. По Остроумову, основу пищи молоди воблы составляют нектобентические организмы, в первую очередь ракообразные — *Amphipoda*, *Cumacea*, *Ostracoda*, *Mysidae*. Роль моллюсков, среди которых главное место принадлежит *Dr. polymorpha*, незначительна. По мере роста воблы значение ракообразных в ее пище падает, а значение моллюсков возрастает.

Чем же объясняется изменение состава пищи с изменением величины воблы? Учитывая особенности биологии воблы и характер ее пищевых организмов, можно частично найти ответ на этот вопрос. Предпочтение *Gastropoda* и *Ostracoda* мелкой воблой объясняется малыми размерами этих организмов, в то время как *Monodacna*, *Ad. plicata* и *Ad. laeviuscula*, относительно крупные с мощной раковиной моллюски, служат пищей крупной вобле. *Cardium edule*, вероятно, отличается неблагоприятным соотношением между размером тела и твердостью раковины: мелкие экземпляры *Cardium edule* служат пищей мелкой воблы, но крупные вследствие мощности их раковины недоступны для взрослой воблы.

Потребление *Did. trigonoides* воблой средней величины может объясняться тем, что этот быстро растущий с мощной раковиной моллюск быстро перерастает размеры, доступные для мелкой воблы, и даже вообще предельные размеры потребляемых воблой моллюсков (1,3—1,4 см). Понижение значения *Ad. minima* в пище крупной воблы можно объяснить относительно малой величиной этого моллюска, делающей его более подходящим для более мелкой воблы. Преимущественное потребление *Mysidae* младшими возрастными воблы можно объяснить большей подвижностью мелкой воблы и утратой подвижности крупной.

Чрезвычайно интересно, что в пище мелкой воблы имеют относительно большое значение зарывающиеся организмы — *Cumacea*, *Polychaeta*, *Chironomidae larvae*. Это может объясняться анатомическими особенностями (предположим, строением рта) младших особей воблы, обеспечивающими им добывание пищи, недоступной взрослым. Возможно также, что уменьшение количества зарывающихся организмов объясняется тем, что крупная вобла предпочитает крупных моллюсков мелким объектам (такими являются *Cumacea* и *Chironomidae larvae*).

Мы еще очень недостаточно знаем биологию воблы и еще меньше знаем биологию ее пищевых организмов, но все же можем считать, что причину различия пищи воблы разной величины (предпочтение мелкими рыбами ракообразных и зарывающихся организмов, а крупными — моллюсков) надо искать во все увеличивающейся мощности глоточных зубов, увеличении рта, уменьшении подвижности и, может быть, роющей способности самой воблы.

8. КОНКУРЕНЦИЯ ИЗ-ЗА ПИЩИ МЕЖДУ ВОБЛОЙ И ДРУГИМИ РЫБАМ¹⁾

Северная часть Каспия представляет собой обширные пастбища, где происходит нагул основных промысловых рыб. Совершенно естественно возникает вопрос, хватает ли корма населяющим Сев. Каспий рыбам и не конкурируют ли они из-за пищи друг с другом.

Степень пищевой конкуренции между какими-либо рыбами, как показал Шорыгин (1939), зависит от: а) соотношения количества потребной пищи с ее запасом и б) от степени сходства пищи рыб. Не беря на себя задачи дать числовое выражение первой величины, мы все же можем сказать, что пищевая конкуренция в Сев. Каспии чрезвычайно сильна, косвенным доказательством чему служит выделение рыбами таких форм, как *Adacna minima*, *Corophiidae*, *Did. trigonoides*. Поэтому будем условно считать, что величина пищевой конкуренции определяется величиной степени сходства пищи.

Для определения степени сходства пищи рыб был предложен следующий способ: сравниваются списки пищевых животных двух видов рыб, в которых указаны их процентные отношения. Отмечаются организмы, имеющиеся в обоих списках. Процентные показатели каждого пищевого вида сравниваются, и из каждой пары отбираются меньшие. Сумма последних дает представление о степени совпадения пищи. Для изображения этого способа можно построить график: на оси абсцисс отмечаются пищевые организмы, по оси ординат откладывается значение организма в пище; на основании полученных точек строятся кривые для воблы и леща (рис. 24). Площади, образованные кривыми и осью абсцисс, частично совпадают, что показывает степень сходства пищи.

В настоящий момент нам известен характер питания основных бентосоядных рыб Сев. Каспия: воблы, леща, осетра, севрюги и наиболее многочисленных представителей бычков и пуголовков.

Таблица 21

Состав пищи некоторых бентосоядных рыб (в %) (даны только основные организмы)

Название организмов	Вобла	Лещ	Осетр	Севрюга	<i>Gobius caspius</i>	<i>Gobius fluviatilis pallasi</i>	<i>Gobius melanostomus</i>	<i>Benthophilus macrocephalus</i>
Моллюски								
<i>Ad. minima</i> . . .	14,0	—	—	—	—	—	—	—
<i>Monodacna</i> . . .	16,0	—	—	—	—	—	—	29,6
<i>Cardium edule</i> . . .	—	—	—	—	—	—	20,5	—
<i>Dr. polymorpha</i> . . .	42,1	—	—	—	—	—	13,6	—
<i>Gastropoda</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	35,0
Ракообразные								
<i>Corophiidae</i> . . .	—	15,0	—	—	—	19,0	—	—
<i>Gammaridae</i> . . .	—	—	—	—	36,0	25,0	19,0	10,0
<i>Mysidae</i>	—	—	—	30,3	16,0	—	—	—
<i>Simasea</i>	—	30,0	—	—	17,0	19,0	—	—
Рыбы								
Кильки	—	—	14,1	36,8	—	—	—	—
Пуголовка	—	—	44,2	—	—	—	—	—

В табл. 21 учтены только организмы, составляющие свыше 10% пищи рыбы. Среди перечисленных рыб можно различить три группы: моллюскоеды — вобла, *Gobius melanostomus*, *Benthophilus macrocephalus*; ракоеды — лещ, *Gobius caspius*, *Gobius fluviatilis pallasi*; нектобентофаги, — осетр и севрюга, в пище которых играют большую роль рыбы.

¹⁾ Вопрос этот разбирается более подробно в статье „К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия“ (в печати).

Степень сходства состава пищи этих рыб колеблется от 7,07 (пища воблы и севрюги) до 60,1 (пища *Gobius fluviatilis* и леща), что показывает, что пища одних видов почти одинакова, пища других видов различна. Под влиянием возраста рыб, времени и места обитания степень сходства их пищи может сильно изменяться. Особенно хорошо это видно на примере воблы и леща¹⁾ — двух наиболее распространенных в Сев. Каспии представителей *Cyprinidae*.

Таблица 22

Состав пищи воблы и леща в среднем за год по всем районам (в %)

Название организмов	Вобла	Лещ	Название организмов	Вобла	Лещ
<i>Monodactyla</i>	16,1	1,0	<i>Corophiidae</i>	2,9	15,0
<i>Ad. minima</i>	14,0	8,0	<i>Cumacea</i>	1,3	30,0
<i>Ad. laeviuscula</i> u <i>Ad. plicata</i>	1,5	0,0	<i>Gammaridae</i>	1,4	4,0
<i>Cardium edule</i>	1,3	0,003	<i>Mysidae</i>	0,6	3,0
<i>Did. trigonoides</i>	5,5	0,7	<i>Astacus</i>	0,01	0,0
			<i>Ostracoda</i>	0,6	2,0
Всех <i>Cardidae</i>	38,4	9,7	Всех ракообразных	6,8	54,0
<i>Dr. polymorpha</i>	42,3	2,0	<i>Vermes</i>	0,3	5,3
<i>Gastropoda</i>	2,0	0,1	<i>Chironomidae larvae</i>	0,28	4,0
Всех моллюсков	82,7	11,8	<i>Cardylophora</i>	3,5	0,3
			Морские растения	1,7	0,2

Вобла и лещ, отличаясь различными анатомическими особенностями, относятся к различным группам, но список форм, составляющих их пищу, один и тот же, причем увеличению в пище воблы значения какого-либо организма соответствует понижение его значения в пище леща и наоборот.

Таблица 23

Степень совпадения пищи воблы и леща в зависимости от различных факторов

	Весна	Лето	Осень			
Степень совпадения пищи воблы и леща по сезонам	21,9	9,4	22,0			
Р а й о н ы						
	западный	центральный	восточный	глубинный		
Степень совпадения пищи воблы и леща в различных частях Сев. Каспия	26,6	22,3	10,0	14,4		
	3-летки	4-летки	5-летки	6-летки	7-летки	8-летки
Степень совпадения пищи воблы и леща разных возрастов	17,0	13,4	11,1	9,6	9,2	9,0

Весной состав пищи воблы и леща довольно близок, летом сходство пищи уменьшается, осенью вновь увеличивается. Наиболее сходна пища воблы и леща в западном районе, наиболее различна в восточ-

¹⁾ Материал по лещу взят из работы И. В. Комаровой — «Питание леща в Сев. Каспии».

ном. По мере роста воблы степень сходства ее пищи и пищи леща понижается почти в 2 раза.

Сравнение состава пищи воблы и леща показало, что во всех случаях увеличение сходства их пищи является результатом увеличения удельного веса таких организмов, как *Ad. minima*, *Cumacea*, *Corophiidae*, *Ostracoda*, *Chironomidae larvae*, *Polychaeta*. Действительно, весной большое сходство пищи воблы и леща объясняется интенсив-

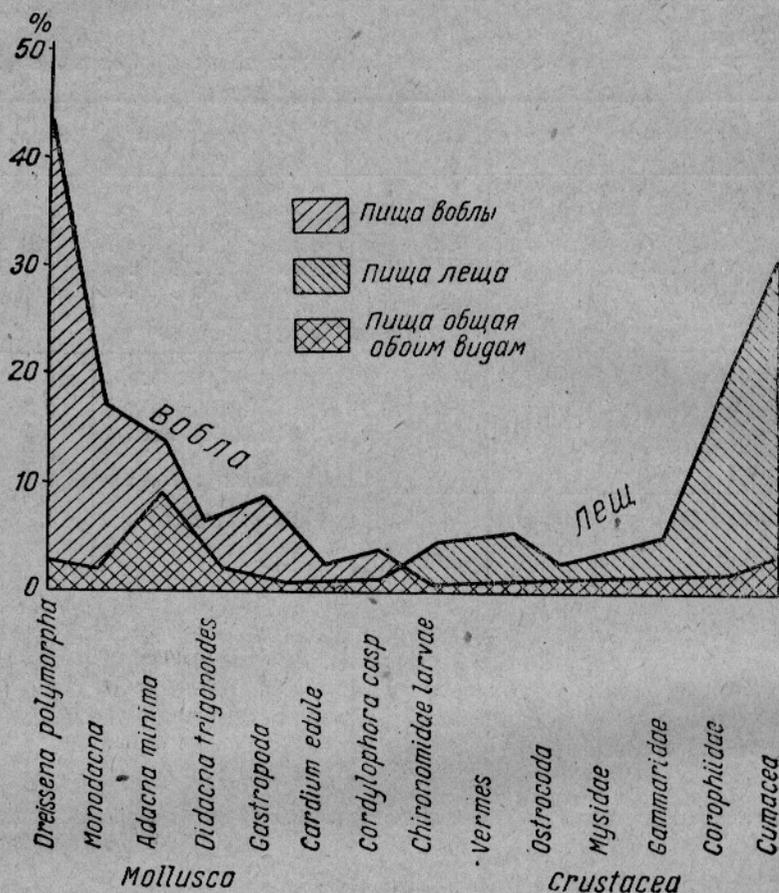


Рис. 24. Степень совпадения пищи воблы и леща в Сев. Каспии

ным потреблением воблой *Corophiidae*, *Cumacea*, *Chironomidae larvae*, *Polychaeta* — основных пищевых организмов леща; а лещом — *Ad. minima* — основного пищевого организма воблы. Летом вобла переходит на новые пастбища, где питается *Monodacna*, лещ остается в черновой полосе, это вызывает уменьшение степени сходства их пищи. Осенью вобла подходит к черням и вместе с лещом интенсивно потребляет *Adacna minima*, *Ostracoda*, *Cumacea*.

Бентос западного района беден *Dr. polymorpha*, что вызывает переход воблы на вынужденную пищу — *Cumacea*, *Chironomidae larvae*, *Polychaeta*, увеличивающий степень сходства ее пищи с пищей леща; в восточном районе, наоборот, вобла питается преимущественно *Dr. polymorpha* и *Monodacna*, не доступными лещу.

Пища мелкой воблы отличается, как видно из предыдущего раздела, обилием *Cumacea*, *Ostracoda*, *Chironomidae larvae*, *Polychaeta*. По мере роста вобла переходит на более крупных моллюсков, что делает ее пищу все более отличной от пищи леща.

Иногда состав пищи воблы и леща может сблизиться еще сильнее, чем это показано в табл. 23, и весной в северо-западной части восточного района, а осенью в центральном районе состав пищи воблы и леща совпадает почти на 50%.

Сопоставление интенсивности питания воблы с силой пищевой конкуренции между воблой и лещом показало замечательную зависимость: чем слабее конкуренция между воблой и лещом, тем больше интенсивность питания воблы, и наоборот, чем сильнее конкуренция, тем меньше интенсивность питания. Особенно хорошо это видно в восточном и западном районах: в восточном районе интенсивность питания воблы наиболее высока, а конкуренция между воблой и лещом наиболее низка; в западном же районе при наиболее низкой интенсивности питания воблы отмечается наиболее высокая конкуренция. То же наблюдается и в течение года, и именно летом, как раз в тот период, когда пища воблы и леща наиболее различна, вобла питается наиболее интенсивно; весной же и осенью, когда пища наиболее сходна, интенсивность питания ниже.

Легко себе представить, что изменение величины урожая одной из конкурирующих рыб или изменение величины урожая одного из основных пищевых организмов может усилить конкуренцию, наблюдаемую в 1935 г., и может быть даже приведет к временному расцвету одного вида за счет другого. К сожалению, пока детальные данные по бентосу и по питанию рыб имеются только за один год; однако, несомненно, что изучение пищевых отношений может дать ключ к пониманию периодики флюктуаций, неоднократно отмечавшейся для промысловых рыб Сев. Каспия.

Если учесть силу влияния окружающей ихтиофауны на разных бентофагов, то окажется, что со стороны остальных рыб наименьшее влияние испытывает вобла. Это связано несомненно с тем, что основу пищи воблы составляет *Dr. polymorpha*, которую остальные рыбы используют очень незначительно. Количество же *Dr. polymorpha* в Северном Каспии очень велико, и это позволяет сделать предположение, что мощное развитие подвида *Rutilus rutilus caspicus*, характерное для Сев. Каспия, отчасти объясняется благоприятными пищевыми условиями, а именно большими запасами *Dr. polymorpha*.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Прежде чем закончить работу, следует еще раз возвратиться к работе Державина (1915) и попытаться сравнить его результаты с нашими.

Непосредственное сопоставление вследствие принципиального различия методики обработки невозможно, и приходится ограничиться сопоставлением порядка значения организмов в пище воблы. Для сравнения использован материал только по морскому питанию воблы.

На рис. 25 изображен состав пищи воблы по Державину (взята целиком его диаграмма № 2) и по нашим сведениям.

Выводы Державина относительно общего характера пищи воблы и хода питания в течение года совпадают с нашими; но в оценке роли организмов имеются расхождения. Остановимся на наиболее существенных: по Державину, в пище воблы ракообразные преобладают над моллюсками; из ракообразных преобладают *Gammaridae* и *Cutacea*; из моллюсков — *Dreissena polymorpha*; роль карид, в частности *Monodacna* и *Adacna minima*, очень незначительна. По нашим наблюдениям, значение моллюсков в пище воблы гораздо выше, чем ракообразных, из последних преобладают *Corophiidae*, из моллюсков преобладает *Dr. polymorpha*, но при этом роль карид, в частности *Ad. minima* и *Monodacna*, очень велика.

Нами охвачены почти все районы Сев. Каспия, где производится лов воблы; сборы же Державина сосредоточены у 12-футового рейда, Мечетного и Белинского банков, близ Джамбая и Ганюшкина, у о-ва Тюленьего (одна проба); поэтому для детального сравнения результа-

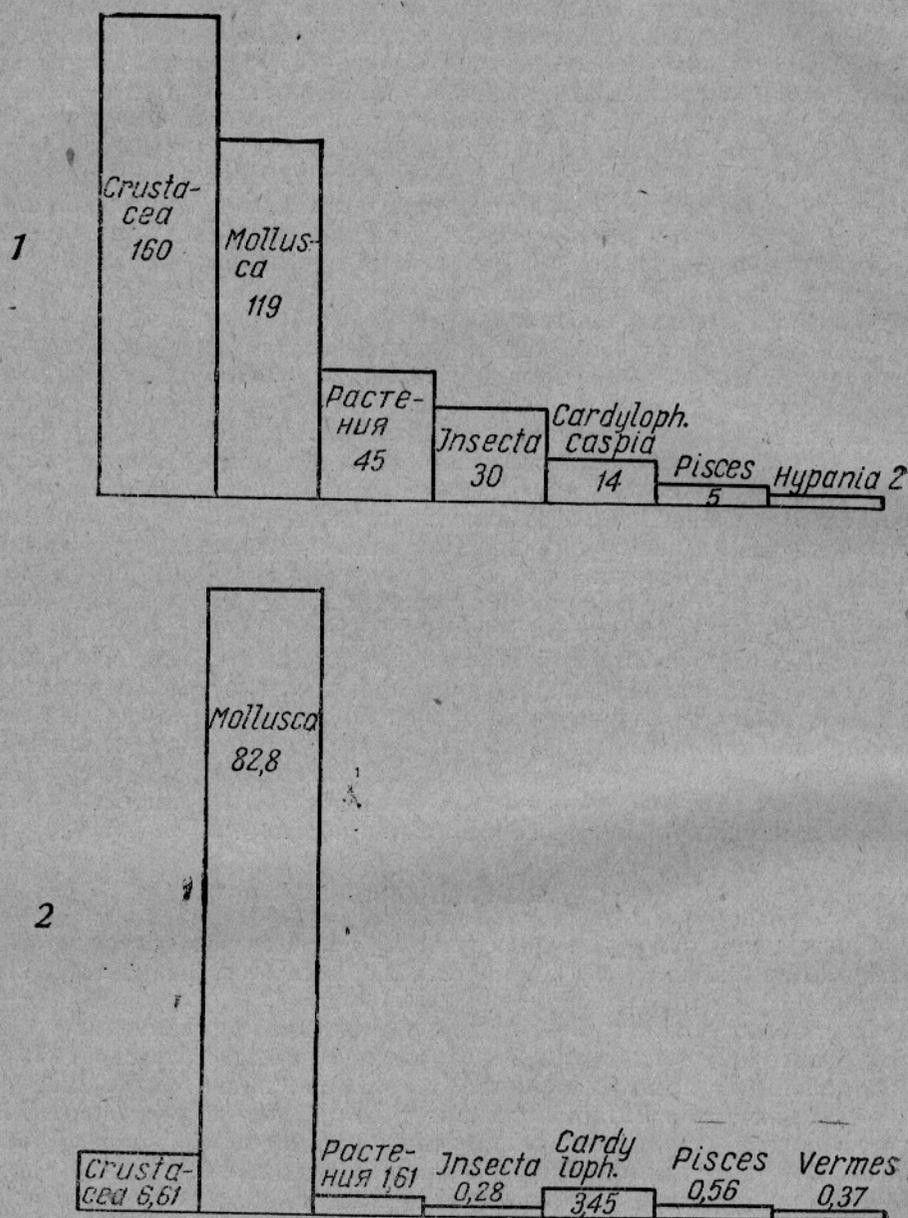


Рис. 25. Состав пищи воблы в море
1—по Державину—1910—1912 гг. (встречаемость), 2—по данным автора—1935 г.
(в процентах к общему наполнению кишечника)

тов из сбора 1935 г. был выделен материал, собранный, примерно, в тех же районах. В работе Державина не приводится координат станций или карты их распределения, станции обычно обозначаются так: „SSO от Синего Морца“, „Море против Белужьего банка“ и т. д., поэтому они на карту могли быть нанесены лишь приблизительно.

В качестве такого материала были взяты пробы из района предустьевое пространство, тянущегося узкой полосой от Белужьего банка до Тюленьего о-ва с глубинами до 18 фут. (квадраты 290, 420, 87, 62, 145, 88, 287, 321, 322); при обработке этих проб был применен как метод вычисления индексов, так и метод встречаемости использованный Державиным.

Таблица 24

Сравнение состава пищи воблы по Державину и нашим наблюдениям

1	Материал из района сборов Державина			5 Для всего Сев. Каспия по сборам 1935 г. (в %)
	2 Сбор Державина (1912) % встречаемости	3 Сборы ВНИРО (1935 г.)		
		4 % встречаемости	процентный состав 1)	
Ракообразные	50,8	33,7	4,9	6,8
в том числе <i>Copepoda</i>	0,1	0	0	0
” ” <i>Ostracoda</i>	1,9	3,0	0,1	0,6
” ” <i>Cumacea</i>	19,7	16,5	0,6	1,3
” ” <i>Gammaridae</i>	22,4	12,2	4,2	1,4
” ” <i>Corophiidae</i>	3,1	2,0	0,06	2,9
” ” <i>Mysidae</i>	3,6	0,0	0,0	0,6
Моллюски	32,4	47,0	92,4	82,4
В том числе <i>Dr. polymorpha</i>	20,0	23,5	82,4	42,3
” ” <i>Monodacna</i>	3,5	10,0	2,3	16,1
” ” <i>Ad. minima</i>	3,5	12,0	7,1	14,0
” ” <i>Ad. laeviuscula</i>	0,6	1,0	0,6	1,5
” ” <i>Cardium edule</i>	0,8	0,0	0,0	1,3
” ” <i>Gastropoda</i>	4,0	0,5	0,2	2,0
” ” <i>Did. trigonoides</i>	0,0	0,0	0,0	5,5
Насекомые	5,7	0,5	0,01	0,3
Черви	0,3	2,0	0,3	0,4
<i>Cardylophora</i>	2,9	9,3	1,8	3,5
Рыбы	1,0	1,3	0,02	0,6
Морские растения	6,9	6,2	0,6	1,7
	100	100	100	

Сравнение граф 2 и 3 показывает, что их цифры достаточно близки, и количество ракообразных в пище воблы в 1935 г. лишь незначительно уступает количеству их в 1912 г. Значение же таких форм, как *Cumacea*, *Dr. polymorpha*, рыбы, морские растения, совпадает почти точно. Сопоставление данных 3 и 4 граф показывает, что при обработке методом встречаемости сильно, почти в 7 раз, возрастает роль ракообразных и падает роль моллюсков. Сопоставление же 4 и 5 граф приводит к выводу, что в районе сборов Державина относительно высоко значение *Gammaridae*, а значение *Corophiidae*, *Ad. minima* и *Monodacna* относительно низко. Таким образом, расхождение между данными нашими и Державина только кажущееся и в большой мере объясняется несовпадением района сборов и различием методики обработки.

Материал 1935 г. позволил исследовать характер питания воблы почти во всех частях Сев. Каспия. Была установлена у воблы избирательная способность и показано, что в трофический период жизни вобла находится там, где имеются пищевые организмы, но на пастбищах держится рассеянно и при передвижках в поисках пищи скоп-

1) В графах 4 и 5 процентный состав вычислен на основании частных индексов.

лений не образует. Сравнение состава пищи воблы и других бентосидных рыб, в первую очередь леща, показало, что в Сев. Каспии пищевые отношения бентосоядных рыб очень напряжены, и сила конкуренции между отдельными видами рыб изменяется в зависимости от их возраста, времени и места обитания. Применение при обработке общих и частных индексов, представляющих собой не что иное, как увеличенное в 100 раз процентное отношение веса пищи к весу рыбы, позволяет, при соответствующих данных, легко получить абсолютное количество корма, потребное вобле. В настоящей работе были использованы только полевые материалы, а вопросы физиологии питания сознательно совершенно не затрагивались. Работа Боковой (1938) по физиологии питания воблы показывает, что в ряде случаев результаты полевых и экспериментальных наблюдений вполне совпадают, в других случаях экспериментальные данные дополняют, а иногда несколько изменяют полевые данные.

Для иллюстрации влияния новых данных можно привести материал по калорийности¹⁾ пищевых организмов воблы.

Таблица 25

Калорийность основных пищевых организмов воблы (кал/г)

<i>Corophiidae</i>	2,34
<i>Gammaridae</i>	3,92
<i>Chironomidae larvae</i>	2,34
<i>Dr. polymorpha</i>	0,63

Табл. 25 показывает, что калорийность *D. polymorpha* — основной пищи воблы — в 4,5 раз ниже калорийности ракообразных и насекомых.

Таблица 26

Калорийность пищи воблы в отдельных районах весной

	Индексы наполнения по районам				Калорийность пищи по районам			
	Западный	Центральный	Сев.-зап. часть восточного	Восточный без сев.-зап. части	Западный	Центральный	Сев.-зап. часть восточного	Восточный без сев.-зап. части
Моллюски	25,3	122,4	9,5	172,6	15,7	83,0	5,8	107,1
Ракообразные	5,6	6,3	101,3	19,4	15,6	17,5	234,5	52,8
<i>Chironomidae larvae</i> и черви	2,7	1,0	0,5	0,3	6,3	1,8	1,2	0,5
Суммарная пища	40,4	131,8	119,7	194,4	37,6	102,3	241,5	160,4

Если, пользуясь этими данными вычислить калорийность пищи²⁾ воблы в отдельных районах (табл. 26), то окажется, что во всех районах возрастает пищевое значение ракообразных, а наиболее кормным участком в Сев. Каспии окажется северо-западная часть восточного района.

Подсчет калорийности пищи воблы на разных стадиях зрелости гонад показывает, что пища воблы с гонадами в IV стадии зрелости отличается особенно высокой калорийностью (см. рис. 19).

1) Калорийность определена методом мокрого сжигания, описанным в работе Винберг Г., Излев В., Платова Т., Россолимо Л. (Груды лимнологической станции в Косине, 18).

2) Вычисление калорийности производилось по основным группам, причем для моллюсков бралась калорийность *Dr. polymorpha*, так как сведений о калорийности других моллюсков пока нет, по ракообразным — средняя для *Corophiidae* и *Gammaridae* калорийность, для червей — калорийность *Chironomidae larvae*.

Выводы

1. Вобла — типичный бентофаг. Основу ее пищи составляют моллюски — *Dr. polymorpha*, *Adacna minima*, *Monodacna* и др., дающие 82% всей пищи, и ракообразные, дающие 7% пищи; из них основное место принадлежит *Corophiidae*.

2. По характеру питания воблы в северной части Каспийского моря можно различить четыре района: западный, центральный, восточный и глубинный. Наименее интенсивно вобла питается в западном районе, наиболее интенсивно в восточном. Основу пищи воблы в восточном и глубинном районах составляют *Monodacna* и *Dr. polymorpha*, в центральном — *Ad. minima* и *Dr. polymorpha*, в западном состав пищи разнообразен, и относительно высока роль ракообразных. Состав пищи воблы меняется в зависимости от сезона и района ее обитания.

3. Состав пищи воблы зависит от состава бентоса соответствующего района. Причиной низкой интенсивности питания воблы в западном районе является недостаток в бентосе этого района организмов, предпочитаемых воблой (весной *Ad. minima*, *Corophiidae*, *Dr. polymorpha*), что заставляет воблу переходить на вынужденное питание.

4. Сопоставление концентрации воблы с интенсивностью ее питания и с потреблением отдельных организмов, а также с распространением в бентосе пищевых организмов показывает, что во время нагула вобла держится в районе распространения своих пищевых организмов. Корреляция концентрации воблы и распространения организмов изменяется в зависимости от сезона. На пастбищах вобла держится рассеянно и при передвижении на новые пастбища плотных косяков не образует.

5. Состав пищи воблы изменяется в зависимости от глубины, что объясняется различным составом бентоса. Количество *Monodacna* в пище может служить индикатором перемещения воблы.

6. В середине апреля при температуре воды 10—12° наблюдается интенсивное питание воблы. Наиболее интенсивно питание в июне — июле, к осени интенсивность его понижается и резко падает при температуре воды 7°; при температуре воды 1,3° вобла практически перестает питаться.

7. Изменение интенсивности питания воблы в течение года связано не только с температурой воды, но и с биологическим состоянием воблы, в первую очередь с состоянием ее гонад.

8. По мере роста воблы интенсивность ее питания падает, и состав пищи меняется. Пища мелких (до 3 лет) рыб отличается относительно большим содержанием ракообразных, пища крупных — большим содержанием моллюсков. Из моллюсков мелкая вобла предпочитает мелких *Gastropoda*, молодь *Cardium edule*, крупная предпочитает *Monodacna*, *Ad. plicata* и *Ad. laeviuscula*.

9. Пищевая конкуренция между воблой и лещом изменяется в зависимости от их возраста, времени и места обитания. Наиболее сильна конкуренция между рыбами младших возрастов, по мере роста конкуренция ослабевает. В западном районе конкуренция сильнее, чем в других районах. Летом по сравнению с весной конкуренция сильно ослабляется, осенью снова усиливается.

SUMMARY

Feeding of *R. rutilus caspicus* Jak. in the northern part of the Caspian Sea has been studied. Almost the whole northern part of the Caspian Sea has been investigated. The material was gathered from April to November 1935 (table 1) and included five thousand eight hundred intestines of *R. rutilus caspicus*. The contents of the intestines were examined under a binocular glass and when necessary under a microscope. The work was done by using the Blegvad — Zenkevich quantitative method with some modifications conformably to the peculiarities of the intestines of *R. rutilus caspicus*. All contents of the intestines were weighed, separate organisms were counted and measured, which made it possible by means of tables of standard weights (weight of the organism determined by its size) to obtain the weight of separate components. In the case of a large quantity of organisms of one group (*Mollusca* or *Crustacea*) the percentage of different species was determined by sight. The partial indices and the general index of the intestinal contents were calculated for each fish. The index is a 10.000 times increased ratio of the weight of separate components and of the weight of all the food, to the weight of the fish. For each sample, each region, each season, for the whole northern part of the Caspian Sea mean, general and partial indices were obtained which characterize the intensity of feeding of *R. rutilus caspicus* and the intensity of the consumption of different organisms.

Food composition of *R. rutilus caspicus* in different regions of the northern part of the Caspian Sea.

The composition of food of *R. rutilus caspicus* in different regions of the northern part of the Caspian Sea is presented in tables 2, 3, 4, 5, 6 and figs. 2, 7, 11, 16. According to the composition of food and the feeding intensity of *R. rutilus caspicus* in the northern part of the Caspian Sea we may distinguish four regions: the Western, the Central, the Eastern and the Depth regions (fig. 1). The intensity of feeding of *R. rutilus caspicus* is the greatest in the Eastern and the Depth regions, in the Western it is the lowest. The food of *R. rutilus caspicus* in the first two regions is distinguished by a preponderance of *Dreissena polymorpha*, and *Monodacna caspia*; in the Western region the variety of food is the greatest, but the part played by *Dreissena polymorpha* is not significant. The intensity of the feeding of *R. rutilus caspicus* diminish in course of the year and the food composition changes: the significance of *Monodacna*, *Cardylophora caspia* and marine algae is greater towards summer; that of *Adacna minima*, *Corophiidae* and of *Didacna trigonoides* is less; in autumn the significance of *Ad. minima*, *Gammaridae*, *Ostracoda* increases, that of *Monodacna* decreases.

A. A. Shorigin and Y. A. Birstein proposed the following way of plotting on the map the feeding grounds or pastures of *R. rutilus*

caspicus; the indices of intestinal contents are noted on the chart and the isolines are drawn. The position of the pastures of *R. rutilus caspicus* in different seasons is given in figs. 3—6, 8—10, 12—15.

The feeding habits and behaviour of *R. rutilus caspicus* on the pastures.

Benthonic and nectobenthonic organisms are the principal food of *R. rutilus caspicus*, first of all *Mollusca* and *Crustacea* (table 7). The comparison of the feeding intensity of *R. rutilus caspicus* in different regions with the general quantitative and qualitative composition of the benthos biomass (table 8) shows, that the intensity of feeding of *R. rutilus caspicus* does not depend on the biomass of the benthos but on its composition. The calculation of the index of selective capacity (table 9) has shown that *R. rutilus caspicus* prefers mainly *Dreissena polymorpha*, *Corophiidae* and *Adacna minima* and uses as food small organisms which move about slowly and live in the upper layers of the bottom or lower layers of water. The *R. rutilus caspicus* consumes *Dr. polymorpha* of a size up to 0.9 cm. preferring sizes of 0.3—0.5 cm. also *Cardidae* up to 1.4 cm. preferring sizes of 0.5—0.7 cm. Organisms that dig into the bottom, *Chironomidae* larvae and *Cumacea* are consumed by *R. rutilus caspicus* in unconsiderable quantities (table 10). The correlation between the intensity of feeding of *R. rutilus caspicus* and its concentrations shows that in the tropical period *R. rutilus caspicus* keeps scattered on the pastures and when moving about in search for food does not form dense shoals. On table 11 are given the coefficients of the correlation between the concentration of *R. rutilus caspicus* and the distribution of food organisms in the benthos. The table shows that during the feeding time *R. r. caspicus* keeps in such places where its food organisms are, but in different seasons the distribution of *R. rutilus caspicus* depends on different organisms. Table 14 shows the eating out of certain organisms by *R. r. caspicus*.

Relation of the feeding of *R. r. caspicus* to hydrological factors.

Tables 13, 14, 15 and fig. 17 show what organisms *R. r. caspicus* consumes at certain depths. As seen from these data the feeding on *Monodacna* takes place at great depths; on *Adacna minima* and *Corophiidae* at lesser depths. The composition of *R. rutilus caspicus* food at different depths is connected with the composition of the benthos; the changing of the quantity of *Monodacna* in the food of *R. rutilus caspicus* (tables 16-a, 16-b) may show the movement of *R. rutilus caspicus* in summer from inshore shallow water to the depths and from the depths to inshore shallow water in autumn.

As shown in fig. 18 and on table 17, intensive feeding is noticed at a water temperature of 10°—12°C; this feeding continues till the middle of August, after this the intensity lessens, and in the second decade of November when the temperature of the water is 1.3°C *R. rutilus caspicus* practically stops feeding. However, the general course of feeding does not depend on the temperature of the water but on the biology of *R. rutilus caspicus* itself, but the rising of the temperature of the water to 27°C (the third decade of July — the first decade of August) and the lowering to 7°C (the first decade of November) causes depression in the feeding.

¹ The index proposed by A. A. Shorigin presents in itself the ratio of percentage significance of the organism in the fish food to its significance in the benthos.

The feeding of *R. rutilus caspicus* in relation to sexual maturity and age.

The relation between the feeding and the condition of the gonads of three-four year old *R. rutilus caspicus* was investigated. The six-mark system was used to determine maturity.

Table 18 and fig. 19 show that *R. rutilus caspicus* feeds intensively after spawning (stage VI); at the stage of VI — II the intensity of feeding lowers and rises again on the II stage; later on when the gonads are gradually maturing the intensity of feeding lessens. Table 19 shows that *R. rutilus caspicus* before spawning (stage IV) begins feeding on uniform high caloric food — *Corophiidae*.

With the gradual growing of *R. r. caspicus* the intensity of feeding lessens (fig. 20, table 20) and the composition of the food changes (figs. 21, 22, 23); the quantity of *Crustacea*, *Chironomidae* larvae, *Polychaetae* lessens, and that of *Mollusca* increases, first of all large *Monodacna*, *Ad. plicata* and *Adacna laeviuscula*. Biological peculiarities such as: the increasing strength of the pharynx teeth during the gradual growing of the fish, the lessening of its liveliness and digging ability are the reason of the changing of the food composition.

Struggle for food between *R. rutilus caspicus* and other representatives of ichthyological fauna in the Northern Caspian Sea

Three benthophagous groups exist in the northern part of the Caspian Sea: molluscophagi, crustaceaphagi and nectobenthophagi (table 21). *R. rutilus caspicus* and *Abramis brama* belong to different groups (table 22), but their food interrelations are especially interesting as both species are the most widely distributed representatives of *Cyprinidae* in the northern part of the Caspian Sea. To characterize the food coincidence which is one of the important factors in the struggle for food A. A. Shorigin proposed the calculation of the food coincidence coefficient; for this it is necessary to take the percentage composition of the food of two fish and summarize the lesser of organisms irrespectively to which species of fish these lower percentages belong.

The principle is illustrated in fig. 24.

Table 23 shows that the F. C. coefficient changes depend on the age of *R. rutilus caspicus* and *Abramis brama*, also on the season and the habitat. The periods of the lowering of the struggle for food between *R. r. caspicus* and *Abramis brama* correspond to an increasing of the intensity of feeding of *R. rutilus caspicus*.

Conclusions

The comparison of our conclusions with those of Derzhavin shows that there are essential divergencies (fig. 25): according to our data the *Mollusca* occupy the first place in the food of *R. rutilus caspicus*, according to data of Derzhavin — the *Crustacea*. Table 24 shows that the divergency is the result of differences in the methods of the treatment of the materials and not of regional differences.

The caloricity of certain food organisms of *R. rutilus caspicus* is given in table 25; the caloricity of *R. rutilus caspicus* food in different regions of the northern part of the Caspian Sea in the spring is given in table 26.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В., Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан. „Тр. Севанской озерной станции“, т. II, в. I, 1929.
2. Богоров В. Г., Исследование питания планктоядных рыб. Бюллетень ВНИРО, 1934.
3. Бокова Е. Н., Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой. „Рыбное хозяйство“ № 6, 1938.
4. Головкин А. И., Вобла. Из отчета о работах Эксп. по обследованию дельты р. Волги, „Мат. к позн. русск. рыболов.“ т. IV, в. 10, 1915.
5. Державин А. Н., Питание воблы. Тр. Астр. лаб., т. III, в. IV, 1915.
6. Державин А. Н., Питание леща. Тр. Астр. ихт. лаб., т. IV, в. 3, 1918.
7. Домрачев П. Ф., Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности оз. Ильменя. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна. Вып. 10, II полутом, 1927.
8. Желтенкова М. В., Питание воблы (*Rutilus rutilus caspicus Jak.*). Северного Каспия. „Зоологический журнал“, т. XVII, в. I, 1938.
9. Зенкевич Л. А. (под редакц.) и др. Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Доклады I сессии Гос. океанограф. ин-та, 1931.
10. Зернов М. С., Систематическая и биологическая характеристика воблы. Задания Каспийского моря. Ак. наук СССР, 1938.
11. Караваев Г. А., Миграция воблы в Сев. Каспии. „Рыбное хозяйство“ № 3, 1937.
12. Карзинкин Г. С., К изучению физиологии пищеварения у рыб. Тр. лимнологической ст. в Косине, в. 15, 1932.
13. Классен Ф., Опыт мелиорации мест нереста в дельте р. Волги в 1912 г. „Матер. к позн. русского рыболовства“, т. II, в. 7, 1913.
14. Клыков А. А., Материалы по исследованию приморских ильменей в сев.-зап. части Каспийского моря. Тр. Астр. ихт. лаб., т. III, в. I, 1912.
15. Кузнецов И. Д., Терские речные и притерские морские рыбные промысла. СПб, 1898.
16. Лавров, К вопросу о питании волжских рыб. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. университете, т. XLII, в. 1, 1909.
17. Монастырский Г. Н., Вобла Северного Каспия. Частиковые рыбы Северного Каспия. Изд. НПР, Астрахань, 1936.
18. Röber R. S., Ernährung und Wachstum des Barsches (*Perca fluviatilis L.*) in Gewässer Mecklenburgs und der Mark Brandenburg. Zeit. für Fischerei, B. XXXIV, N., 1936.
19. Скориков, Ильмени и мелиорация в р. Волге. „Вестник рыбопромышленности“ № 4, 1915.
20. Schiemenz, Die Nahrungskonkurrenz unserer Süßwasserfische, Deut. Fischerei Zeitung, 1910.
21. Терещенко К., Вобла (*Rutilus rutilus caspicus Jak.*), ее рост и плодовитость. Тр. Астр. ихт. лаб., т. III, в. 2.
22. Терещенко К., К опытам мелиорации ильменей и полов в дельте р. Волги. Материалы к познанию русского рыболовства, т. II, в. 7, 1913.
23. Чугунов Н. Л., Изучение питания молоди в Каспийско-Волжском районе, часть I, «Вобла». — «Тр. Астр. ихт. лаб.», т. III, в. 9, 1918.
24. Яковлев В. Е., Заметка о каспийской вобле. „Природа“, в. 2, 1873.
25. Blegvad, Quantitative Investigations of Bottom Invertebrata in Kattegat with special Reference of the Plaice Food. Rep. of the Danish Biol. St. XXXVI, 1930.
26. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobidae Каспийского моря, „Зоологический журнал“, т. XVIII, вып. 1, М. 1939.