

**РАБОТЫ А. А. ШОРЫГИНА ПО ИССЛЕДОВАНИЮ
ПИТАНИЯ И ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ РЫБ
И РАЗВИТИЕ ЭТИХ ИССЛЕДОВАНИЙ***М. В. ЖЕЛТЕНКОВА*

С 1935 г. в течение почти 10 лет А. А. Шорыгин занимался изучением питания и пищевых отношений рыб и руководил группой сотрудников, работавших в этом направлении. Работы велись в лаборатории кормовой базы и промысловых беспозвоночных ВНИРО, называющейся в то время лабораторией бентоса, а затем лабораторией гидробиологии.

Все исследования А. А. Шорыгина в области питания и пищевых отношений рыб были связаны с Каспийским морем, преимущественно с его бентосоядными рыбами. Этим исследованиям посвящены докторская диссертация А. А. Шорыгина и четыре специальных статьи. Помимо того, в последней из написанных им статей «О биоценозах» дается структура уловов морских рыб по типу их питания.

Докторскую диссертацию «Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря» А. А. Шорыгин защитил в 1939 г. Диссертация была подготовлена к печати и опубликована в 1952 г. после смерти А. А. Шорыгина; статьи, посвященные этим вопросам, были опубликованы при жизни А. А. Шорыгина в период 1939—1948 гг. Статья «О биоценозах» была опубликована посмертно в 1955 г. (Шорыгин, 1939а, 1946, 1948, 1948а, 1952, 1955).

В своей диссертации А. А. Шорыгин дал обзор всех основных отечественных и зарубежных исследований по питанию и пищевым взаимоотношениям рыб; им указывается около 1500 названий работ (Шорыгин, 1939). Шорыгин рассмотрел основные методики и направления этих исследований, провел анализ питания 19 видов рыб Каспийского моря и, разработав методику количественного изучения пищевых взаимоотношений рыб, исследовал динамику пищевой конкуренции рыб Каспийского моря и особенности использования ими кормовой базы.

Шорыгин ввел количественные показатели избирательной способности, пищевой конкуренции и пищевой пластичности, пищевой активности и пищевого потенциала рыб.

Сопоставление величин индексов избирательной способности и роли (в % по весу) организмов в пище рыб привело Шорыгина к выводу о необходимости различать категории пищевых организмов рыб, исходя из предпочтения их рыбами и из фактического значения их в пище рыб. Пересмотрев 5 категорий пищи рыб, предложенных Шименцем (Schimenz, 1905, 1924), Шорыгин (1939, 1939а, 1952) ввел 6 категорий пищи рыб — 3 по предпочтению (пища излюбленная, заменяющая, вынужденная) и столько же по фактическому значению (пища главная,

второстепенная и случайная). Оказалось, что в естественных условиях излюбленные организмы часто недоступны рыбам, и основу пищи рыб или их главную пищу составляют заменяющие организмы.

При исследовании пищевой конкуренции рыб Шорыгин (1939—1952) различал 3 показателя — объем, напряжение и силу конкуренции. Сила конкуренции представляет произведение объема конкуренции на напряжение конкуренции, причем величина ее более постоянна, чем слагающих ее элементов.

Анализ закономерностей, определяющих изменение этих трех величин, показал, как смягчается пищевая конкуренция рыб, как виды выходят из пищевой конкуренции и как в некоторых случаях пищевая конкуренция из формы видимой переходит в форму потенциальную.

Исход пищевой конкуренции между двумя видами рыб определяется, согласно А. А. Шорыгину, величинами их пищевой активности (способностью удерживаться на излюбленной пище) и пищевой пластичности (способностью менять пищевой спектр вместе с изменением внешних условий). Произведение пищевой активности на пищевую пластичность дает пищевой потенциал рыб.

Анализом пищевой конкуренции рыб Каспийского моря Шорыгин на фактическом материале, полученном в естественных условиях, подтвердил положение Дарвина, что конкуренция из-за пищи должна быть наиболее острой между близко родственными формами. В Каспийском море, как правило, наиболее массовые рыбы, относящиеся к одному или близким родам, обладают разным типом питания, причем основу пищи того или иного вида составляет ограниченное количество организмов (2—3 организма). Также оказалось для рыб одного типа питания — хищников, планктоноядных и бентосоядных рыб Каспийского моря. Причиной этого является пищевая конкуренция, ведущая к расхождению по разным пищевым нишам генетически или экологически близких форм. Такое же явление, как показал Шорыгин (1955), наблюдается и для рыб других морей, что указывает на ограниченность пищевых ресурсов и конкуренцию рыб из-за них. Знаменательным при этом является и то, что основу улова отдельных водоемов составляет обычно ограниченное число видов рыб. В рассмотренных Шорыгиным 22 случаях уловов в морских водоемах 5 видов рыб составляют в среднем около 84% улова (общее число учтенных видов по водоемам колебалось от 10 до 118), т. е. 4% видов составляют более $\frac{4}{5}$ улова морских рыб, а 96% видов промысловых рыб дают только 16% улова (Шорыгин, 1955).

Дав способ подсчета величин пищевой активности, пищевой пластичности и пищевого потенциала рыб, Шорыгин показал, что осетр и севрюга Каспийского моря отличаются высокой пищевой активностью и высокой пищевой пластичностью, лещ отличается высокой пищевой активностью и низкой пластичностью, вобла, наоборот — низкой активностью и высокой пищевой пластичностью. На основании этого Шорыгин (1939, 1952) выдвинул положение, что в Каспийском море целесообразно усиление разведения осетровых рыб, так как они обладают высокой пищевой активностью и пластичностью и в результате высокого пищевого потенциала будут успешно противостоять конкуренции с другими видами рыб и неблагоприятным воздействиям изменяющегося гидрологического режима Каспийского моря.

Работы Шорыгина имеют большое теоретическое значение, так как на примере рыб Каспийского моря впервые в истории науки были разработаны количественные показатели, пригодные для изучения пище-

вой конкуренции живых организмов в естественных условиях. Вместе с тем эти работы являются важным вкладом в рыбохозяйственную науку, представляя образец исследований питания и пищевых отношений рыб, которые могли бы проводиться в водоемах любого типа и имели бы своей целью отыскание путей построения рационального рыбного хозяйства. Выводы Шорыгина имеют и непосредственное практическое значение, так как им устанавливаются закономерности формирования рыбных богатств Каспийского моря и показывается направление наиболее эффективного хозяйственного использования природных ресурсов этого моря.

От последних работ Шорыгина нас отделяет свыше 20 лет, основные же положения в области исследования питания и пищевых отношений рыб были сформулированы им более 30 лет тому назад. Возникает естественный вопрос, не утратили ли в настоящее время значение положения, выдвинутые Шорыгиным, и в каком направлении идет сейчас разработка этой проблемы.

Вывод Шорыгина, что наиболее достоверная характеристика питания рыб в естественных условиях получается с помощью весового анализа содержимого пищеварительного тракта рыб с последующим вычислением индексов и привлечением данных экспериментальных работ сохраняет свое значение и сейчас. Весовая методика исследования питания рыб, разработанная Зенкевичем (1931) и Броцкой (1939) для бентосоядных рыб, а Богоровым (1934) для планктоноядных рыб, рекомендуется в инструкциях (Пирожников, 1953) и руководстве по исследованию питания рыб (1961) и применяется в большом количестве работ. Расчет годовых рационов рыб, принятый Шорыгиным на основании экспериментальных работ Боковой (1939), Карпевич (1940), Кривобока (1942), применяется в работах, например Бишштейн (1952), Желтенкова (1955, 1961). Вывод Шорыгина о целесообразности усиленного разведения осетровых в Каспийском море принят в настоящее время исследователями, работающими над вопросами реконструкции рыбного хозяйства Каспийского моря (Яблонская, 1964; Кожин, 1964). Вследствие развития акклиматизированных нериса и синдесмии и изменения режима Северного Каспия этот вывод приобретает сейчас еще большее значение.

После разработки Шорыгиным количественных показателей пищевых взаимоотношений рыб в Советском Союзе появилось большое число исследований, где эти методы применяются к различным видам рыб. В большинстве работ даются подсчеты избирательной способности рыб и объема их конкуренции или степени пищевого сходства, в значительно меньшем количестве работ дается числовая оценка напряжения и силы пищевой конкуренции (по терминологии Шорыгина) и пищевой пластичности и активности рыб.

Особенно большое количество исследований с применением показателей, введенных Шорыгиным, посвящено рыбам Северного Каспия. В работах Вонокова (1952), Красновой (1952), Элькиной (1952), Горбунова и Косовой (1961), Эпштейн (1961) даются индексы избирания и степень сходства пищи молоди воблы, леща, сазана. В работах Саенковой (1947) и Желтенковой (1951) — многолетние изменения степени сходства пищи взрослых воблы и леща. Обширные работы в этом направлении были проведены в 1948—1949 гг., когда исследовалось питание рыб Северного Каспия в связи с использованием ими нериса. Соколова (1952) определила избирательную способность осетра и севрюги, Гейнрих (1950) определила объем, напряжение и силу конкуренции сопы и белоглазки, а Бишштейн (1952) определил объем, напря-

жение и силу конкуренции для осетровых, карповых и бычковых рыб и суммарную силу конкуренции бентосоядных рыб Северного Каспия. Оказалось, что в 1948 г. в связи с переходом некоторых рыб на питание нерейсом, кормовая база использовалась ими более равномерно, чем в 1935 г.

На Азовском море впервые Логвинович (1951) для 1948 г. определила объем конкуренции планктоноядных рыб. В дальнейшем Петипа (1955) и Бокова (1959) определили степень сходства пищи молодых рыб, Желтенкова (1964) при помощи анализа степени сходства пищи рыб рассмотрела годовые изменения меж- и внутривидовых отношений леща, тарани и рыбца Таганрогского залива. Канаева (1957) для перкарины вычислила индексы избирательной способности, определив степень сходства состава пищи перкарины и остальных представителей ихтиофауны Азовского моря и количество пищи, потребляемой перкаринной, а также показала роль перкарины, как конкурента промысловых рыб.

На Черном море пищевые взаимоотношения калкана, глоссы, осетровых изучали Мартино и Карапеткова (1957). Бурнашевым (1960) определены избирательная способность, объем, напряжение и сила конкуренции 13 видов рыб, населяющих различные участки лимана Шаболат.

На Балтийском море (Желтенкова, 1953) учет особенностей пищевых отношений рыб позволил поставить вопрос о целесообразности пересмотра минимального промыслового размера речной камбалы. В настоящее время Костричкиной (1964, 1968) проводятся исследования по пищевой пластичности рыб Рижского залива. На Курском заливе в период 1950—1957 гг. Кублицкас (1959) исследовал избирательную способность и сходство в пище взрослых рыб, а Вашкевичюте (1958) — молодые. Желтенкова (1960) подсчитала степень пищевого сходства леща и плотвы Курского залива в 1949 г.

На Баренцевом море Брискина (1939) определила избирательную способность непромысловых рыб, Петрова-Гринкевич (1944) — степень сходства в пище трески и пикши, Цееб и Жабрева (1958) исследовали особенности питания трески и пикши. В Белом море (Онежский залив) Тимакова (1953) изучала пищевые отношения наваги и корюшки. Показатели Шорыгина — индекс избирательной способности и индекс пищевого сходства — применяются и при исследовании пищевых отношений рыб Тихого океана. Кун (1949) пользовалась этими показателями для сельди, Микулич (1954) и Скалкин (1959) — для камбал. Андриевская (1957, 1965) на основании исследования питания и пищевых отношений горбуши, красной и кеты в море показала, что в годы увеличения численности горбуши интенсивность питания и состав пищи всех трех видов меняется и падает темп их роста.

Индексы избирательной способности и сходства в составе пищи применяются во многих исследованиях по питанию и пищевым взаимоотношениям рыб пресноводных водоемов, в частности водохранилищ. В работах Чванкиной (1955), Болдиной (1960), Яковлевой (1956), Коган (1962) используются индексы избирательной способности и сходства в пище при исследовании питания рыб Волжских водохранилищ; Панкратова (1948) определяла степень сходства состава пищи стерляди и леща Средней Волги. Пирожников (1955) дает индекс сходства пищи рыб р. Лены; Лишев (1950) — рыб р. Амура.

В работе Базикаловой и Вилисовой (1959) по питанию бентосоядных рыб Малого моря — одного из районов Байкала — подсчитаны индексы избирательной способности и пищевого сходства рыб и проведено де-

ление пищи рыб на категории, предложенные Шорыгиным, по доступности и излюбленности пищи рыбами. Работа Патакуева (1954) посвящена питанию и пищевым взаимоотношениям планктоноядных рыб Байкала. В работе Ярошенко и других (1960) дается сходство в пище рыб Дубоссарского водохранилища. Таманская (1957) и Рачинский (1954) использовали индексы избирательной способности и сходства в пище при исследовании питания молоди в рыбхозах. Сопоставление особенностей питания и темпа роста и численности представителей вида *Rutilus rutilus* (L.) в водоемах различного типа в сочетании с результатами исследования питания воблы в Северном Каспии (Желтенкова, 1939, 1939a) позволило выдвинуть положение, что характер популяций плотвы отдельных водоемов объясняется особенностями ее питания и конкурентных отношений. Особенно хорошее состояние популяций плотвы наблюдается в водоемах, богатых моллюсками (Schiemenz, 1910; Neuchaus, 1936; Грезе, 1953; Westphalen, 1956; Kempe, 1962; Небольсина, 1965). Это объясняется тем, что плотве свойственно занимать в водоеме наиболее свободную нишу, выходя тем самым из-под пресса пищевой конкуренции с другими видами рыб, в частности с лещем (Желтенкова, 1949).

Приведенное далеко не исчерпывает всех работ, где исследуются пищевые взаимоотношения рыб и применяются количественные показатели Шорыгина. Количественные показатели пищевых взаимоотношений рыб, предложенные Шорыгиным, привлекают внимание исследователей и все шире входят в практику наших рыбохозяйственных работ.

Исследования Шорыгина, а также работы, продолжающиеся в этом направлении, непосредственно смыкаются с исследованиями пищевых отношений рыб, проводимыми Никольским и его учениками. Г. В. Никольский (1947, 1949, 1953) показал, как развиваются и как смягчаются внутри- и межвидовые отношения пресноводных рыб.

Детальным анализом пищевых взаимоотношений рыб р. Или, Амударьи и Печоры Г. В. Никольский установил, что среди рыб, относящихся к одному фаунистическому комплексу, напряженность пищевых отношений ниже, нежели между рыбами разных фаунистических комплексов. Первые могут потреблять сходные организмы, относящиеся к второстепенным объектам их питания, у вторых сходными могут оказаться организмы, составляющие главную пищу. У рыб одного фаунистического комплекса напряженность пищевых отношений смягчается из-за расхождения сроков и районов потребления сходных объектов. Столкновение близких по экологии представителей разных фаунистических комплексов может привести к вытеснению одних видов другими.

Напряженность пищевых взаимоотношений рыб в водоемах различных широт, согласно Никольскому, различна. В морях тропических зон напряженность пищевых отношений более высокая, чем в умеренных, что ведет к вытеснению многих генеративно-морских рыб в пресные воды.

При обсуждении пищевых отношений рыб Никольский и исследователи, работающие в его направлении, пользуются различными показателями. В некоторых работах, в частности у Лишева (1950), применяются количественные показатели Шорыгина.

Ряд положений Шорыгина получил дальнейшее развитие в работах Ивлева (1955). Ивлев исследовал в экспериментальных условиях общие закономерности пищевой конкуренции рыб. В качестве подопытных объектов им были использованы молодь карпа и аквариальные

рыбки — амиурус, голубой окунь и золотая рыбка. Изменения величины рациона и состава пищи рыб при их раздельном и совместном содержании являлись показателями влияния рыб друг на друга.

Чрезвычайно интересным в аспекте рассматриваемых в настоящей статье вопросов является то, что исследования Ивлева показали, что разные рыбы обладают разной величиной пищевого потенциала, в силу чего по-разному реагируют на воздействие конкурентов. В исследованиях Ивлева наиболее активным видом оказался амиурус, затем в порядке понижения «трофической потенции», как называет Ивлев этот показатель, следует голубой окунь, молодь карпа, золотая рыбка.

Исследования в экспериментальных условиях пищевых взаимоотношений молоди леща, плотвы, жереха и уклейки из прудов Аксайского рыбхоза (Желтенкова, 1965) также показали, что разным видам рыб свойственна разная величина пищевой активности. Наиболее высокой пищевой активностью отличается молодь жереха; молодь леща обладает меньшей пищевой активностью, нежели молодь плотвы. В присутствии молоди жереха меняется характер питания молоди плотвы; присутствие молоди плотвы может ухудшить условия нагула молоди леща.

Принцип анализа особенностей пищевых отношений животных, разработанный на рыбах и выведенный из рассмотрения ихтиоценозов, Шорыгин (1955) приложил к анализу донных биоценозов. Эти принципы широко применяются в Советском Союзе при исследовании донных и планктонных сообществ (статья Виноградова, опубликованная в этом сборнике).

Имеющийся в настоящее время материал показывает, что пищевые взаимоотношения организмов, возникающие на почве потребления общих пищевых ресурсов, и пищевая конкуренция привлекают внимание как советских ихтиологов, так и гидробиологов. Разработка Шорыгиным количественных методов исследования пищевой конкуренции рыб позволила вскрыть и уточнить некоторые закономерности этих явлений и вызвала появление большого количества работ, посвященных этой проблеме.

Работы Шорыгина по количественной оценке пищевых отношений рыб являются логическим продолжением предыдущих исследований, питания и пищевых отношений рыб, проводимых, в частности, Форбсом (Forbes, 1888), Шименцом (1910), Блевадом (Blegvad, 1932), где давалась качественная оценка этих явлений. Поэтому для полного представления о состоянии этого вопроса необходим анализ развития зарубежных исследований пищевых отношений рыб — их проблематика и методика.

Представление об этом может быть получено путем рассмотрения работ, появившихся в зарубежной литературе в последние 20—25 лет, т. е. за тот же период, за который рассматривались и советские исследования. Прежде чем переходить к конкретным исследованиям, следует подробно остановиться на двух исследованиях Эльтона (Elton, 1946) и Ларкина (Larkin, 1956), а также статье Витерлея (Weatherley, 1963). Эльтон (Elton, 1946) на основании анализа состава 55 животных и 27 растительных наземных сообществ показал, что основная масса родов в сообществе представлена одним видом (у 86% родов животных и 84% растительных родов). Всего 1,3% родов у животных представлены 4 видами (был рассмотрен 2221 род, представленный 2666 видами). Объясняется это тем, что сообщества существуют на ограниченных пищевых ресурсах.

В высокоорганизованных наземных сообществах — степь, луг, лес —

много съедобных видов, в результате чего возникает большая экологическая дифференциация. Водные сообщества, согласно Эльтону, дают меньшую возможность для видовой дифференциации.

Два вида одного рода, обитающие в одном и том же сообществе, имеют разный экологический облик, разные особенности поведения и питания. Обычно один из видов данной пары бывает более многочисленным, чем другой.

Эльтон указывает, что экологические исследования посвящены главным образом вертикальной организации животных — переходу энергии с одного уровня на другой. «Горизонтальных» же исследований мало, между тем необходимо знать, как общие ресурсы используются разными видами.

Ларкин (Larkin, 1956) посвятил специальное исследование анализу роли межвидовой конкуренции как фактора, определяющего состояние популяций пресноводных рыб. Ларкин указывает, что межвидовым отношениям пресноводных рыб посвящено значительно меньше исследований, чем межвидовым отношениям наземных организмов. Это объясняется, по его мнению, тем (что принято считать вслед за Эльтоном), что в пресных водах по сравнению с наземными биотопами мало разнообразие, что препятствует формообразованию рыб. Рыбы обладают широким экологическим спектром, потребности разных видов рыб перекрываются, а сами рыбы легко меняют свои привычки. Ларкин указывает, что в ихтиологической литературе имеется два главных направления: одни исследователи считают, что состояние популяций рыб определяется абиотическими условиями — температурой, соленостью, ветровым режимом и т. д., другие главное значение придают биотическим факторам — хищничеству, паразитизму, конкуренции. При этом, однако, пищевая конкуренция обычно рассматривается только как внутривидовая. В моделях Риккера, хотя туда и введены показатели факторов, зависящих от плотности популяций, межвидовая конкуренция не учитывается, так как рассматривается изменение плотности только одного изучаемого вида. На самом деле, указывает Ларкин, ряд особенностей популяций пресноводных рыб объясняется межвидовой конкуренцией.

Определив пищевую конкуренцию как «требование более чем одного организма в одних и тех же ресурсах среды в объеме, превышающем их непосредственный запас», Ларкин указывает, что межвидовая конкуренция рыб должна приниматься во внимание при обсуждении состояния их популяций и что игнорирование этого явления наносит ущерб как теоретическим исследованиям, так и проведению практических мероприятий. Вместе с тем Ларкин отмечает, что исследования эти сложны и это нет методов количественной оценки межвидовой конкуренции рыб в естественных условиях. Единственными моделями, применяемыми при исследовании конкурентных отношений организмов являются модели Вольтерра — Лотка. Но применение их, как считает Ларкин, не дает удовлетворительных результатов, так как эти модели не могут отразить всей сложности существующих в природных условиях ситуаций.

Витерлей (Weatherley, 1963) рассматривает понятие ниши и конкуренции между животными в приложении к пресноводным рыбам. Некоторые рыбы имеют широкий пищевой спектр и легко переходят на другую пищу, другие — занимают более четко выраженные ниши. В последнем случае наличие других рыб, обладающих сходной пищей, может вести к понижению темпа их роста и смене пастбищ. Благодаря способности рыб изменять темп роста они легко переживают перио-

ды повышения напряжения конкуренции. При повышении плотности популяции темп роста рыб понижается, при разрежении — повышается; повышение темпа роста может произойти также и в результате увеличения количества кормовых организмов. Конкуренцию трудно наблюдать непосредственно, обычно она становится заметной по своим результатам. Рост рыб с понижением плотности увеличивается, естественно, лишь до определенного размера, так как существует физиологический предел усвоения пищи организмом.

Исследования вопросов, связанных с избирательной способностью рыб и их пищевой конкуренцией, содержатся в работах, посвященных различным видам рыб в водоемах различного типа. Броун и Ченг (Brown and Cheng, 1946) для выявления пищевой конкуренции трески и пикши у берегов Мурмана и у Исландии сравнивали состав пищи рыб одной пробы и пришли к выводу об избирании рыбами пищи: треска питается главным образом рыбой, пикша — беспозвоночными, что определяется анатомическими особенностями трески и пикши. Хиат (Hiatt, 1947) разбирает на основании состава пищи и строения пищеварительного тракта рыб гавайских прудов их биотические отношения. Согласно Хиату, между рыбами существует жестокая межвидовая конкуренция. Он дает схему пищевых отношений, начинающуюся солнечной энергией, нитратами и углекислотой и завершающуюся детритом и человеком, и делает вывод о необходимости удаления нежелательных рыб из прудов и увеличения путем удобрения количества бентоса и бентической растительности. Хартлей (Hartley, 1948) для р. Кэм (Англия) указывает, что нет двух видов, абсолютно идентичных по составу пищи. Между мирными рыбами существует пищевая конкуренция. При увеличении запаса одних кормов и уменьшении запаса других кормов конкурентные отношения рыб будут меняться. В работе даются пищевые цепи по отдельным пробам. Хейнес (Hynes, 1950) на основании состава пищи двух видов колюшек и плотвы пришел к выводу, что рыбы не относятся безразлично к пище, а выбирают определенные пищевые организмы. Колюшка и плотва из-за пищи не конкурируют, так как потребляют различные организмы. Оба вида колюшки имеют сходный состав пищи, но конкуренции между ними нет, так как фауна ручья достаточно богата, чтобы поддерживать нормальную концентрацию видов. При увеличении численности видов или при создании больших скоплений и стай пищи может временно не хватать. Согласно Кау (Kow, 1950), у рыб Сингапурского пролива имеется избирательное отношение к пищевым организмам. По характеру предпочтения можно выделить 6 групп рыб, различающихся по строению жабр и остальных элементов пищеварительной системы.

Особенно большое количество исследований проведено по лососевым рыбам, в частности форелям и сигам, в связи с их акклиматизацией. Шмидт-Нильсон (Schmidt-Nielsen, 1939) указывает, что хотя в некоторых случаях голец и форель имеют одинаковую пищу, им свойственно избирательное отношение к пищевым организмам, что обнаруживается при постановке соответствующих опытов. Согласно Свёрдсону (Svördson, 1949), голец при питании имеет более агрессивные повадки, чем форель, что следует учитывать при их совместном разведении, так как внутри- и межвидовая конкуренция влияют на темп роста рыб.

Эта работа Свёрдсона примыкает к обширному циклу его исследований, посвященных симпатрическому видообразованию. На различных видах сигов, происшедших в разных речных системах Швеции, но встречающихся в одних и тех же озерах, Свёрдсон (1949а, 1953, 1957) показал, что сиги отличаются чрезвычайной лабильностью темпа ро-

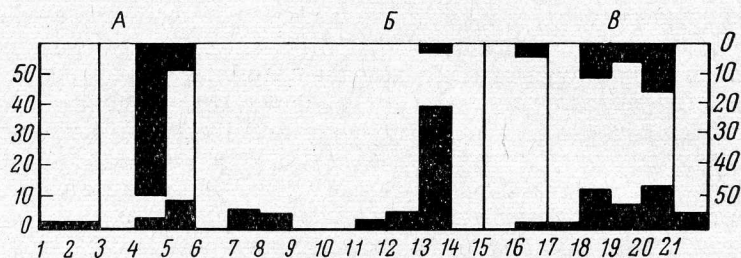
ста, срока наступления половой зрелости и продолжительности жизни. В разных водоемах эти показатели у представителей одного и того же вида оказываются различными. При пересадке плохо растущих сига в водоемы, где других видов сига нет, темп роста пересаженных сига вследствие отсутствия конкурентов увеличивается. Различие особенностей сига при их симпатрическом и аллопатрическом обитании Свёрдсон рассматривает как доказательство отсутствия симпатрического видообразования, так как возникающие особенности имеют только фенотипический характер. Единственным генотипическим признаком является строение и количество жаберных тычинок, которые определяют величину поедаемых ситами пищевых объектов.

Нильсон (Nillson, 1958) исследовал пищевую конкуренцию пеляди и пыжьяна (*Coregonus peled* и *C. pidschian*). Исходными позициями его работ являются положения, вытекающие из исследований Свёрдсона. Как указывает Нильсон, исследования Свёрдсона показали, что причиной разного темпа роста, продолжительности жизни, срока наступления половой зрелости у сига разных видов являются их межвидовые отношения. В результате этого при симпатрическом обитании особенности сига оказываются иными, нежели при аллопатрическом, и пересадка плохо растущих сига в озера, где нет местных сига, ведет к увеличению темпа их роста. Рост сига связан с размером потребляемых организмов, который в свою очередь связан с количеством жаберных тычинок. Наилучший рост наблюдается у сига с малым количеством тычинок, потребляющих крупные пищевые организмы. Пыжьян имеет 20 тычинок, питается главным образом моллюсками, хирономидами, личинками насекомых; у пеляди 45 тычинок и пища состоит в основном из босмин. В некоторых случаях пищевые организмы пеляди и пыжьяна сходны, но сроки их максимального потребления тем и другим видом различаются. Анализ возрастных особенностей питания пыжьяна и пеляди показал, что пеляди всех размерных групп более свойственно потребление планктона, нежели пыжьяну. Нильсон пишет, что его наблюдения показывают, что особенности популяций сига зависят от их межвидовых отношений. Иоганнес и Ларкин (Johannes and Larkin, 1961) исследовали пищевую конкуренцию *Richardsonia baleatus* и лосося (*Salmo gairdneri*) в двух озерах Британской Колумбии, где *R. baleatus* была акклиматизирована. После появления в озерах *R. baleatus* в пище лосося резко понизилось количество гаммарид, так как развившаяся в большем количестве *Richardsonia baleatus* их активно выедала. Появление *R. baleatus* особенно ухудшило условия питания молоди лосося и она стала хуже расти. Лосось старших возрастных групп стал расти лучше, так как перешел на потребление *R. baleatus*. Авторы приходят к выводу, что межвидовые отношения рыб могут постоянно меняться в результате изменений среды и поведения конкурентов. Поэтому ниши конкурентов не могут рассматриваться как постоянные. Особенности питания сказываются и на величине гибели рыб от хищников. Молодь сига согласно Линдстрему (Lindström, 1962) отличается высокой пищевой пластичностью. Тем не менее ухудшение питания ведет к понижению темпа роста молоди и усиливает выедание ее хищниками.

Для выяснения механизма конкуренции из-за пищи у рыб был проведен ряд экспериментальных работ. Так, например, согласно Ньюману (Newman, 1956) при совместном кормлении гольцов и форели создается строгая иерархия и более крупные рыбы отпугивают мелких. Коллеберг (Kolleberg, 1958) исследовал проявление агрессивности у форели и лосося при конкуренции из-за территории и пищи. При повы-

шенной плотности посадки каждая из рыб занимает строго определенное место и отгоняет от своей территории других рыб. Часть рыб, получивших неблагоприятно расположенные участки, отстают в росте. В водоеме лосось держится более далеко от берега, что Коллеберг объясняет его конкуренцией с форелью.

Интересно рассматривается вопрос об использовании пищевых отношений рыб для поднятия продуктивности прудов в Израиле. Ром Мув (Rom Moav, 1960), разбирая теоретические основы генетики карпа, пишет о том, что необходимо выводить породы, способные наиболее эффективно использовать условия среды для своего роста. Свободные ниши карповых прудов должны заселяться «второстепенными рыбами». Факт изменения среды под влиянием второстепенных рыб вызывает не-



Состав пищи *Coregonus peled* (наверху) и *C. pidschian* (внизу):

А — Entomostraca; Б — донные животные; В — насекомые (личинки и взрослые); 1 — рыба; 2 — икра; 3 — Copepoda; 4 — Phylloporoda; 5 — Eurycercus; 6 — Gammarus; 7 — Limnea; 8 — Pisidium; 9 — Oligochaeta; 10 — Hydrocarina; 11 — Trichoptera (larvae); 12 — Coleoptera (larvae); 13 — Chironomidae (larvae); 14 — Tipulidae; 15 — Spongiaria; 16 — Coleoptera (imago); 17 — Trichoptera (imago); 18 — Chironomidae (pupae); 19 — Chironomidae (imago); 20 — наземные насекомые; 21 — растения. [рисунок взят из работы Нильсона (Nilsson, 1958)].

обходимость поставить вопрос о выведении пород карпа или второстепенных рыб, отличающихся наилучшими симбиотическими качествами. Согласно Яшуву и Шервинскому (Iashouv and Chervinski, 1961), результат совместного содержания двух видов рыб зависит от того, конкурируют ли они из-за пищи или питаются различно. Состав пищи тилапии (*Tilapia nilotica*), второстепенной для карповых прудов рыбы, по мере ее роста меняется. В разных водоемах пища тилапии старших возрастных групп различна и состоит из растений, планктонных и донных организмов. Есть сведения, что тилапия поедает экскременты других рыб. В карповых прудах тилапия растет хорошо, что согласно Яшуву и Шервинскому может объясняться тем, что карп переводит в усвояемое состояние вещества, которые тилапия не может сама усвоить.

Таким образом, и в зарубежной литературе пищевые взаимоотношения рыб, в частности межвидовая конкуренция, рассматриваются как один из существенных факторов, определяющих темп роста, численность и поведение (распределение) промысловых рыб. Работы, проводимые в этой области, подчеркивают наличие у рыб наряду с пищевой пластичностью избирательного отношения к пище и показывают, что пищевые ниши рыб не так однообразны, как это считал Эльтон. Вместе с тем ни в одной из работ не дается количественных показателей пищевых отношений рыб — ни избирательного отношения рыб к пищевым организмам, ни тем более конкурентных отношений рыб.

Только у Нильсона (1958) дается своего рода графическое изображение степени сходства состава пищи пыжьяна и пеляди, аналогичное изображению объема конкуренции по Шорыгину, но менее наглядное (рисунок). Между тем важность получения количественных показателей конкурентных отношений рыб указывается многими зарубежными исследователями. Причиной отсутствия таких показателей, по-видимому, является отсутствие единого количественного метода исследования питания рыб, дающего четкий, сравнимый результат. О пищевых отношениях в зарубежных исследованиях судят по составу пищи, выраженному в самых разнообразных показателях. При оценке состава пищи употребляют встречаемость, количество экземпляров пищевых организмов на 1 рыбу или 10 рыб, условные единицы и т. д. Значение организмов выражается в абсолютных числах либо в процентах. Способы эти не только не дают возможности подойти к количественной оценке пищевой конкуренции, но затушевывают избирательные отношения рыб к пищевым организмам, т. е. факт расхождения разных видов рыб по пищевым нишам. Оценка значения пищевых организмов по встречаемости и количеству экземпляров, как это неоднократно указывается (Богоров, 1934; Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1954), преувеличивает роль второстепенных и преуменьшает роль основных пищевых организмов. Наибольшие возможности в смысле исследования пищевых отношений рыб, как показал Шорыгин (1952), дает весовая оценка пищи с последующим подсчетом индексов, введенная Зенкевичем и Броцкой (1931) для бентосоядных и Богоровым (1934) для планктоноядных рыб. Чрезвычайно показательным в этом отношении является то, что углубленные исследования конкурентных отношений рыб, имеющие целью получить материал для решения практических задач либо вопросов, связанных с такими существенными проблемами, как видообразование, заставляют исследователей обращаться к объемной методике. Это имеет место и в работе Нильсона (1958) и в работе Иоганнеса и Ларкина (1961). Объемный метод, как указывает Шорыгин (1952), наиболее близок по разрешающим возможностям к весовому.

Потребность в углубленных исследованиях пищевых отношений рыб и в получении их количественных оценок достаточно четко выражена и в работах исследователей, занимающихся динамикой численности рыб. Бивертон и Холт (Biverton and Holt, 1957) указывают, что при построении моделей колебания численности рыб следует иметь данные об использовании рыбами корма, о колебаниях количества пищевых организмов, а также о внутривидовой и межвидовой конкуренции рыб. Таких данных, указывают эти авторы, мало, так как получение их очень сложно.

Накапливаемый сейчас материал заставляет пересматривать некоторые из классических положений ихтиологии. Так, Боденгеймер (Bodenheimer, 1958) указывает, что положение, что рост рыб идет по логистической кривой, принятое 30 лет тому назад, в том числе и самим Боденгеймером, неверно. Нет также и постоянной связи между темпом роста рыб и плотностью их популяции. На жизнь вида влияют питание, плотность популяции, болезни, враги. Боденгеймер отмечает, что «в первый период развития знаний враги рассматривались как основной фактор, регулирующий животную популяцию». Классическим объектом, на котором демонстрируется влияние плотности популяций, т. е. внутривидовой конкуренции, на темп роста особей, является камбала. Гемпель (Haemperl, 1958) показал, что положение значительно сложнее, чем представлялось раньше, так как на темп роста влияют также

факторы внешней среды — температура воды и количество пищи. Поэтому связь между темпом роста и плотностью популяции часто нарушается.

Чтобы разобраться в структуре всех этих явлений и выявить влияние отдельных факторов, необходимо иметь их количественные характеристики. В частности необходимо знать характер пищевых взаимоотношений рыб и степень влияния этого фактора на состояние популяций рыб.

Исследование пищевых взаимоотношений рыб надо вести во всем комплексе взаимосвязанных вопросов. Исследование избирательной способности рыб относится к проблеме взаимосвязи хищника и жертвы. Однако выявление избирательного отношения рыб к пищевым организмам является отправным моментом при анализе межвидовых и внутривидовых взаимоотношений рыб, так как возникновение конкурентных отношений возможно только при наличии у разных рыб сходных потребностей. Пищевая активность и пищевая пластичность рыб определяют направление, в котором будут развиваться взаимоотношения рыб при возникновении пищевой конкуренции. Определение величин пищевой активности, пластичности и пищевого потенциала рыб на разных этапах их развития позволяет представить судьбу популяции рыб при новых гидрологических условиях или при новом биотическом окружении.

Признание важности исследований питания и пищевых взаимоотношений рыб и нашими и зарубежными исследователями дает основание считать, что эти работы должны развертываться у нас широким планом и проводиться более углубленно, нежели это делается сейчас. Мы располагаем количественной методикой, разработанной А. А. Шорыгиным. Методика эта позволяет не только продемонстрировать влияние пищевых отношений рыб на состояние их популяций и сделать вытекающие из этого явления выводы, имеющие как непосредственное — практическое, так и теоретическое значение, но и подойти к количественной оценке роли одного из наиболее сложных факторов, определяющих существование популяций промысловых рыб и колебания их мощности в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Андриевская Л. Д. Летние миграции тихоокеанских лососей и их питание в морской период жизни. Известия ТИНРО. Т. XIV, 1957.

Андриевская Л. Д. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море. «Вопросы ихтиологии» Т. 6, Вып. 1 (38), 1966.

Базикалова А. Я. и Вилисова И. К. Питание бентосоядных рыб Малого моря. Труды Байкальской лимнологической станции. Т. XVII. Изд-во АН СССР, 1959.

Бирштейн А. Я. Питание бентосоядных рыб Каспия, кроме осетровых, в 1948—1949 гг. и использование ими *Nereis*. Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд-во МОИП, 1952.

Богоров В. Г. Исследования питания планктоноядных рыб. Бюллетень ВНИРО, № 1, 1934.

Бокова Е. Н. Потребление и усвоение корма воблой. Труды ВНИРО. Т. XI, 1939.

Бокова Е. Н. Условия откорма молоди промысловых рыб в восточной части Таганрогского залива (Азовское море). «Вопросы ихтиологии». Вып. 12, 1959.

Болдина И. К. Питание густеры волжских водохранилищ. Труды института биологии водохранилищ, № 3 (6), АН СССР, 1960.

Брискина М. М. Питание непромысловых рыб Баренцева моря. Труды ВНИРО. Т. IV, 1939.

Броцкая В. А. Инструкция для сборов и обработки материалов по питанию бентосоядных рыб. Пищепромиздат, 1939.

Бурнашев М. С. К изучению пищевых взаимоотношений рыб. Труды 1-й Ихтио-

логической конференции по изучению морских лиманов северо-западной части Черного моря. Кишинев, 1960.

Вашкевичюте А. Р. Роль зоопланктона в питании мальков рыб залива Куршю-Марес. Труды Академии наук Литовской ССР, серия биологическая. Т. 1, 1958.

Виноградов Л. Г. и Нейман А. А. Зоогеографические комплексы, трофические зоны и морские донные биоценозы. Труды ВНИРО. Т. 57, 1965.

Воноков Н. К. Питание мальков карповых в дельте реки Волги. Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО. Т. XII, 1952.

Гейнрих А. К. Питание синца-сопы (*Abramis ballerus*) и белоглазки (*A. sapa*). Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. II, 1950.

Горбунов К. В. и Косова А. А. Пищевые отношения молоди рыб на псле низовьев дельты Волги. Труды Астраханского заповедника. Вып. V, 1961.

Грезе И. И. О некоторых закономерностях в питании сибирской плотвы. Труды Томского государственного университета. Т. 125, 1953.

Желтенкова М. В. Питание воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) в северной части Каспийского моря. Труды ВНИРО. Т. X, 1939.

Желтенкова М. В. К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия. «Зоологический журнал». Т. XVIII. Вып. 5, 1939а.

Желтенкова М. В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.). «Зоологический журнал». Т. XXVIII. Вып. 3, 1949.

Желтенкова М. В. Речная камбала (*Pleuronectes flesus trachurus* Dunke.) как основной потребитель моллюсков Балтийского моря. Труды ВНИРО. Т. XXVI, 1953.

Желтенкова М. В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях. Труды совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб. АН СССР, 1954.

Желтенкова М. В. О пищевых отношениях леща и плотвы Курского залива. Труды ВНИРО. Т. 42, 1960.

Желтенкова М. В. Межвидовые и внутривидовые взаимоотношения бентосоядных рыб Азовского моря «Вопросы ихтиологии». Т. 4. Вып. 3 (32), 1964.

Желтенкова М. В. Пищевые отношения молоди некоторых карповых рыб. «Вопросы ихтиологии». Т. 5. Вып. 4 (37), 1965.

Зенкевич Л. А. и Бродкая В. А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря. Доклады I сессии ГОИН, 1931, № 4.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, 1955.

Канаева И. П. Перкарина как конкурент в питании ценных промысловых рыб Азовского моря. «Рыбное хозяйство», 1957, № 2.

Карпевич А. Ф. Потребление и усвоение корма рыбами. «Рыбное хозяйство», 1940, № 2.

Кожин Н. И. Осетровые СССР и их воспроизводство. Труды ВНИРО. Т. 52, 1964.

Костричкина Е. М. О пищевой пластичности некоторых бентосоядных рыб Рижского залива. Труды молодых ученых. М., Пищепромиздат, 1964.

Костричкина Е. М. Питание и пищевые отношения бентосоядных рыб Рижского залива (печатается в настоящем сборнике).

Краснова В. К. Питание годовиков воблы и леща в Северном Каспии. Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО. Т. XII, 1952.

Кривобок М. Н. Рост годовалого леща в озере Глубоком в связи с питанием. «Известия АН СССР», 1942, № 8.

Кублицкас А. К. Питание бентосоядных рыб залива Куршю-Марес. Сб. статей «Куршю-Марес», 1959.

Кун М. С. Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива. Известия ТИНРО. Т. XXIX, 1949.

Лишев М. Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура. Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг. Т. 1, 1950.

Логвинович Д. Н. К вопросу о пищевых взаимоотношениях некоторых планктоноядных рыб Азовского моря. Труды АзчерНИРО. Т. XV, 1951.

Мартиню К. В. и Карпеткова М. С. Числовой учет пищевых взаимоотношений у рыб. «Зоологический журнал». Т. XXXVI. Вып. 2, 1957.

Микулич Л. В. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и южных Курильских островов. Известия ТИНРО. Т. XI, 1954.

Небольсина Т. К. и Роенко О. В. Особенности питания и роста рыб в новых условиях. Сб. «Теоретические основы рыбоводства». Изд-во «Наука», 1965.

Никольский Г. В. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве. «Известия АН СССР», серия биологическая, 1947, № 1.

Никольский Г. В. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. Бюллетень МОИП, отделение биологическое. Т. IV. Вып. 1, 1949.

Никольский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд-во АН СССР, 1953.

- Панкратова В. Я. Материалы по питанию волжских рыб. Труды зоологического института. Т. VIII. Вып. 3, 1948.
- Петипа Т. С. Питание молоди промысловых и непромысловых рыб Миусского лимана. Труды Всесоюзного гидробиологического общества. Т. VI, 1955.
- Петрова-Гринкевич Н. С. О пищевой конкуренции между пикшей и треской в Баренцевом море. Труды ПИНРО. Вып. 8, 1944.
- Пирожников П. Л. Инструкция по сбору и обработке материала по питанию рыб. Изд-во ВНИОРХ, 1953.
- Пирожников П. Л. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых. «Вопросы ихтиологии». Вып. 2, 1955.
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. Изд. АН СССР, 1961.
- Саенкова А. К. О пищевой конкуренции воблы и леща в Северном Каспии. Доклады ВНИРО. Т. VIII, 1947.
- Скалкин В. А. Питание и пищевые взаимоотношения камбал на Ильинском мелководье. Известия ТИНРО. Т. 47, 1959.
- Соколова Н. Ю. Питание осетровых в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*. Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд-во МОИП, 1952.
- Таманская Г. Г. Воспроизводство судака и тарани в Кубанских лиманах. Труды совещания по рыбоводству. Изд-во АН СССР, 1957.
- Цееб Р. Я. и Жабрева А. В. Сравнение питания трески и пикши. Сб. «Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана». Изд-во АН СССР, 1958.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия. Докторская диссертация, МГУ, 1939.
- Шорыгин А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. «Зоологический журнал». Т. XVIII. Вып. 1, 1939а.
- Шорыгин А. А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции у рыб. «Зоологический журнал». Т. XXV. Вып. 1, 1946.
- Шорыгин А. А. Сезонная динамика пищевой конкуренции у рыб. «Зоологический журнал». Т. XXV. Вып. 5, 1946а.
- Шорыгин А. А. Годовая динамика пищевой конкуренции у рыб. «Зоологический журнал». Т. XXVII. Вып. 1, 1948.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952.
- Шорыгин А. А. О биоценозах. Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение биологии. Т. LX (6), 1955.
- Элькина Б. Н. О суточном ритме питания воблы и сазана в рыбхозе «Горелый» в дельте р. Волги. Доклады ВНИРО. Вып. 1, 1952.
- Эпштейн Б. М. Донная фауна и питание молоди промысловых рыб Куринско-Каспийского района моря. Труды АзерНИРЛ. Т. IV, 1964.
- Яблонская Е. А. Кормовая база осетровых рыб южных морей. Труды ВНИРО. Т. IV, 1964.
- Ярошенко М. Р., Томнатик Е. Н., Набережный А. И., Вальковская О. И., Карпов В. И. Пищевые взаимоотношения некоторых рыб Дубоссарского водохранилища. Труды института биологии Молдавского филиала АН СССР. Т. II. Вып. 1, 1960.
- Allen G. and W. Aron 1958. Food of Salmonid Fishes of the Western North Pacific Ocean. U.S. Dep. Interior Fish and Wildlife Service Sp. Report Fisheries No. 237 (реферат: Научная информация ВНИРО, № 12, 1961).
- Biverton I. H. and J. Holt. On the Dynamics of Exploited Fish Populations, London, 1957.
- Blegvad, H. On the Flounder and the Danish Flounder fishery in the Baltic. Rap et procès — verbaux de reunions. Vol. LXXVIII, 1932.
- Bodenheimer F. S. Animal Ecology to-day. Unitgeverij Dr. W. Junk. 1958.
- Brown W. W. and C. Cheng. Investigations into the food of the cod (*Gadus callarias* L.) off Bear Island and of the cod and haddock (*G. aeglephinus* L.) off Iceland and Murman Coast. Hull Bull. of Marine Ecology. Vol. III. No. 18. 1946.
- Elton, Ch. Competition and the Structure of Ecological Communities. Journ. of Animal Ecology. Vol. 15. No. 1. 1946.
- Forbes, S. A. On the food relations of freshwater fishes. A summary and discussion. Bull. Illinois Natur. Hist. Survey. Vol. II. No. 8. 1888.
- Haempel, G. Zur Beziehung zwischen Bestandsdichte und Wachstum in der Schollenbevölkerung der Deutschen Bucht. Ber. Dtsch. Komm. Meeresforsch. B. XV. H. 2. 1958.
- Hartley, P. H. Food and feeding relationships in a community of fresh — water fishes. The Journ. of Animal Ecology, Vol. 17, No. 1. 1948.

- Hiatt, W. R. Food chains and the food cycle in Hawaiian fish ponds p. I. and II. *Transact. Americ. Fish. Society*. Vol. 74 (year 1944) 1947.
- Hynes H. B. N. The food of fresh water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journ. of Animal Ecology*. Vol. 19. No 1. 1950.
- Jashov A. and J. Chervinski. The food of *Tilapia nilotica* on ponds of the fish cultur research station at Dor. Bamidgheh. Vol. 13 (2). 1961.
- Johannes R. E. and P. A. Larkin. Competition for food between reidside shiners (*Richardsonius baleatus*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in two British Columbia lakes. *Journ. of the Fish. Research Board of Canada*. Vol. 18, No. 2. 1961.
- Kalleberg H. Observations in a Stream Tank of Territoriality and Competition in Juvenile Salmon and Trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.). *Inst. of Freshwater Research Drottningholm Rep. No. 39. 1958.*
- Kempe, Olaf. The growth of the roach (*Leuciscus rutilus* L.) in some Swedish lakes. *Inst. of Freshwater Research Drottningholm Rep. No. 44. 1962.*
- Kow T. The food and feeding relationships of the fishes of Singapore Straits. *Colonial Office Fishery Public. Vol. 1, No. 1. 1950.*
- Larkin, P. A. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *Journ. Fish. Res. Bd. Can.*, 13. 1956.
- Lindström Th. Life history of whitefish young (*Coregonus*) in two lake reservoirs. *Inst. of Freshwater Research Drottningholm, Rep. No. 44. 1962.*
- Neuhaus E. Studien über das Stettiner Haff und seine Nebengewässer. IV Untersuchungen über die Plötze. *Ztsch. für Fischerei*, Bd. XXIV, H. 1. 1936.
- Newman, M. A. Social behavior and interspecific competition in two trout species. *Physiol., Zool.* 29. 1956.
- Nilsson Nils-Arvid. On the food competition between two species of *Coregonus* in a North Swedish Lake. *Inst. Freshwater Research Drottningholm Rep. No. 39. 1958.*
- Rom Moav. Genetic improvement of carp. I Theoretical background. *Bamidgheh. Vol. 12 (1). 1960.*
- Schiemenz P. Über die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische. *Dtsch. Fisch. Ztg.* N 23—26. 1905.
- Schiemenz P. Die Nahrungskonkurrenz unserer Süßwasserfische. *Dtsch. Fisch. Ztg.* N 43—44. 1910.
- Schiemenz P. Die Nahrung unserer Süßwasserfische. *Die Naturwissenschaften*, Bd. 12, No 26. 1924.
- Schmidt-Nielsen K. Comparative studies on the food competition between the brown trout and the char. *Kgl. Norske Videnskabers Selskabes Skrifter*. No. 4. 1939.
- Svördson G. Competition between trout and char (*Salmo trutta* and *Salmo alpinus*). *Inst. of freshwater Research Drottningholm Rep. No. 2. 1949.*
- Svördson G. The Coregonid problem I Some general aspects of the problem. *Annual Report Inst. Freshwater Research, Drottningholm, Rep. No. 29. 1949a.*
- Svördson, G. The Coregonid problem V Sympatric whitefish species of the lakes Idsjön, Storsjön and Hornavan. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep. No. 34. 1953.*
- Svördson, G. The Coregonid problem VI Palearctic species and their Intergrades. *Inst. of Freshwater Research Drottningholm, Rep. No. 38. 1957.*
- Weatherley A. H. Notions of niche and competition among animals, with special reference to freshwater fish. *Nature*. Vol. 197, No. 4862. 1963.
- Westphalen Fr. I. Vergleichende Wachstums und Nahrungsuntersuchungen an Plötzen holsteinischer Seen. *Ztsch. für Fischerei Bd. V. N.F.H. 1/2. 1956.*