

В. И. БЕЛЯЕВ

К ИЗУЧЕНИЮ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДЛИНЫ И ВЕСА ТЕЛА СЕГОЛЕТКОВ КАРПА

Представления о направленности и причинах изменения вариабельности размеров на первом году жизни рыб довольно разноречивы. Одни авторы (Мейен, 1940; Морозов, 1951) увеличение изменчивости размеров молоди, выращиваемой в одинаковых условиях, объясняют разным содержанием желтка в развивающейся икре, вследствие чего выклюнувшиеся личинки различаются по темпу роста, причем это расхождение в размерах в дальнейшем увеличивается. Н. В. Лебедев (1959, 1967) причиной расхождения в размерах молоди, выращиваемой в искусственных и естественных условиях, считает разнокачественность икры одного помета. Несколько иного мнения придерживается К. И. Семенов (1963). По результатам его наблюдений за ростом молоди осетра, личинки из более крупной икры не всегда сохраняли преимущество в росте и развитии после перехода на активное питание. Определяющим фактором в этом случае им назван уровень кормовой обеспеченности. Аналогичной точки зрения придерживается и Г. Д. Поляков (1958, 1970, 1975): поскольку к концу лета естественного корма в прудах становится меньше, то и изменчивость размеров молоди карпа увеличивается.

К. В. Кряжева (1966) и Л. А. Корнеева (1969; Корнеева, Титарева, 1969) дифференциацию молоди по размерам объясняют неодинаковым усвоением искусственных кормов разными особями. Они, как и некоторые зарубежные исследователи (Nakamura, Kasahara, 1957), считают, что в результате разнокачественности молоди в прудовых популяциях устанавливается определенная иерархия по размерам или весу, а появление наиболее быстрорастущих особей объясняют конкуренцией, возникающей в условиях недостаточной обеспеченности пищей. Однако в работах Браун (Brown, 1946, 1951) показано, что расхождение в росте у потомства одной самки в одинаковых условиях происходит и при полной кормовой обеспеченности, причем темп роста «подчиненных» рыб в два — три раза ниже, чем

у «доминирующих» (Symons, 1971). Многие авторы (Роус С., Роус Ф., 1964; Rose, 1959а, б; Kawamoto, 1961, и др.) полагают, что разнокачественность роста рыб обусловлена действием продуктов метаболизма.

Показано (Шварц, Пястолова, 1970а, б; Шварц, 1972; Шварц и др., 1976), что «эффект группы» и «метаболический фон», создаваемый скоплениями животных («вода скоплений»), действительно оказывают на рост и развитие водных животных сильнейшее влияние. В отдельных работах (Кряжева, 1966; Поляков, 1975) отмечается, что увеличение кратности посадки личинок в прудах сопровождается ростом изменчивости длины и веса тела молоди. Все приведенные точки зрения, на наш взгляд, безусловно справедливы и при рассмотрении в определенной последовательности не противоречат друг другу.

Наши исследования проводились на нерестовых и выростных прудах Билейского рыбопитомника (Богдановичский район Свердловской области) в весенне-летний период 1975 г. За время наблюдений было промерено около 5 тыс. шт. личинок и 2,5 тыс. экз. сеголетков карпа из шести выростных и 14 нерестовых прудов. Анализ результатов проводился по материалам четырех выростных и девяти нерестовых прудов. Пробы личинок (по 30 шт. каждая) брали ежедневно из нерестовых прудов в течение первых дней с момента появления личинок после выклева из икры, из выростных (по 50—100 шт.) — еженеделно с момента зарыбления.

Начальная плотность посадки личинок при зарыблении выростных прудов была различной: В-1 — 51,2 тыс. шт/га; В-2 — 77,2; В-3 — 41,0; В-4 — 55,4 тыс. шт/га. Однако, исходя из проведенных наблюдений за период вегетации, мы были вынуждены пересмотреть величину начальной плотности личинок в прудах В-3 и В-4 по следующим причинам. Нерестовые пруды рыбопитомника расположены таким образом, что в момент спуска и облова личинок вода из них сливается в пруд В-3, в связи с этим в нем ежегодно отмечается перезарыбление (в 1973 г. окончательный выход сеголетков составил 133%, в 1974 г. — 113%, в 1975 г. — 203% к весенней посадке личинок). Приняв отход молоди в пруду В-3 за 50% (примерно таков средний выход сеголетков по всем другим прудам), мы установили, что начальная плотность посадки личинок находилась на уровне 150 тыс. шт/га.

Иная картина отмечена в пруду В-4. После таяния снега треть его площади оказалась затопленной, и при сравнительно теплых весне и первых двух декадах июня (средняя температура воды за период подрастания личинок в нерестовых прудах составила 16,33°С) в момент зарыбления водоема наблюдалось массовое развитие фитопланктона. Из практики известно, что при сильном развитии фитопланктона происходит подщелачивание водной среды, ухудшаются оптические свойства, намечает-

ся резкая температурная и кислородная стратификация (Баранов, Глазачева, 1973). При рН 9—11 образуются аммиак и его производное (гидроксиламин), обладающие высокой токсичностью для рыб. В период отмирания фитопланктона рыба гибнет из-за резкой нехватки кислорода.

При зарыблении пруда В-4 (17—19 июня) рН среды составлял 9,3. В течение последующих трех—пяти дней «цветение» полностью прекратилось. Вес тела у сеголетков во всех промежуточных контрольных и окончательном обловах в этом пруду был самым высоким, а выход молоди к весенней посадке личинок оказался, при сравнении с результатами по другим прудам, минимальным. Мы предположили, что в первые дни после зарыбления произошел значительный отход личинок и, следовательно, начальная плотность посадки была снижена. Не исключено, что произошли не только количественные, но и качественные изменения в составе сформированной популяции.

Формирование гнезд производителей для нереста (в каждый пруд помещали две самки и пять самцов), а также зарыбление выростных прудов осуществлялись по определенному плану. Была поставлена задача (на основании выводов, полученных по результатам работы в этом хозяйстве в 1974 г.) достигнуть максимального разнообразия популяций молоди в выростных прудах при равном начальном соотношении личинок чешуйчатых и зеркальных производителей. Для этого в каждый выростной пруд предполагалось поместить личинки из шести нерестовых прудов (три из них — с чешуйчатыми производителями, три — с зеркальными) в равном процентном соотношении с пруда. Наиболее равномерно провели зарыбление прудов В-2 и В-4, менее равномерно — В-1:

Выростной пруд	Нерестовый пруд	Зарыбление выростного пруда, %	Выростной пруд	Нерестовый пруд	Зарыбление выростного пруда, %
В-1	Н-6*	49,45	В-3	Н-2	17,37
	Н-2	7,63		Н-3	31,84
	Н-3	19,85		Н-5	18,68
	Н-4	23,07		Н-6	19,98
В-2				Н-9	12,13
	Н-2	17,18	В-4	Н-2	16,60
	Н-4	15,82		Н-3	1,36
	Н-5	17,41		Н-4	19,24
	Н-6	18,33		Н-5	16,72
	Н-7	16,27		Н-6	22,84
	Н-8	14,99		Н-7	14,97
				Н-9	8,27

* В прудах Н-2, Н-3, Н-4 и Н-7 — чешуйчатые карпы, в прудах Н-5, Н-6 и Н-9 — зеркальные. По происхождению карпы в пруду Н-4 орловские, в остальных местные.

В пруду В-3 еще до зарыбления встречались личинки карпа. Так как выклев личинок из икры во всех 16 нерестовиках прошел в одно время, не исключено, что популяция В-3 была сформиро-

Таблица 1

Соотношение чешуйчатых и зеркальных карпов в пробах контрольных обловов

Пруд	Облов						
	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	окончатель- ный
В-3	0,82	0,82	0,82	0,92	2,03	1,33	1,08
В-2	1,50	1,50	0,61	0,47	0,43	0,51	0,66
В-1	6,14	1,33	1,63	1,44	2,88	1,33	0,72
В-4	0,08	0,43	0,59	0,45	0,48	0,54	0,54

Примечание. В первом контрольном облове молодь по чешуйному покрову не различалась; в окончательном облове для получения величины соотношения разных групп карпов из каждого пруда было просчитано не менее 1000 особей.

вана личинками из большинства нерестовых прудов, т. е. оказалась максимально разнородной по происхождению. В целом все выростные пруды зарыблялись одновозрастными особями (от первой посадки производителей на нерест). Опираясь на случайный материал и не имея возможности проверить расщепление по потомству у производителей, личинки от которых высаживались в выростные пруды, мы получили разное соотношение чешуйчатой и зеркальной молоди в прудах (табл. 1).

Исходная вариабельность длины и веса тела личинок в момент зарыбления выростных прудов колебалась в пределах 12,5—16,7% по длине и 41,0—59,7% по весу тела. В течение первых двух декад выращивания во всех прудах наблюдалось снижение

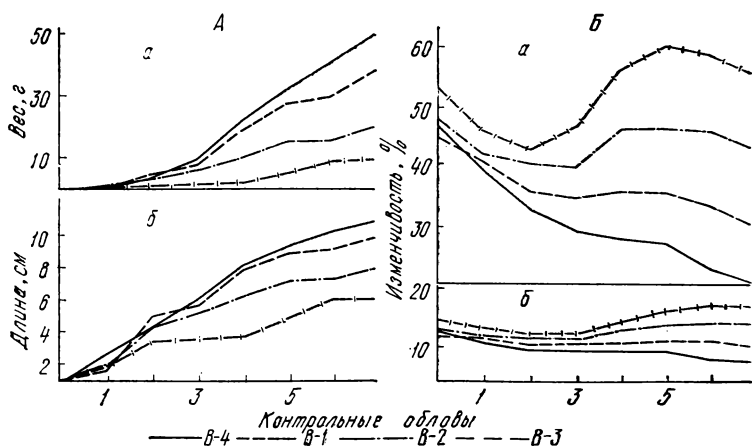


Рис. 1. Рост (А) и характер изменчивости (Б) веса (а) и длины (б) тела сеголетков карпа в выростных прудах. Семейство кривых по вариабельности длины и веса тела выравнено способом взвешенной скользящей средней (Плохинский, 1970).

изменчивости длины и веса тела молоди карпа; ее увеличение в пруду В-3 произошло в 3-м контрольном облове, в прудах В-1 и В-2—в 4-м, а в пруду В-4 она снижалась на протяжении всего периода выращивания (рис. 1; кривые отражают лишь характер изменений этого показателя, а не абсолютные его значения в разные периоды роста молоди).

Наибольшая изменчивость показателей роста (табл. 2) в среднем за период отмечена в прудах с более высокой начальной численностью личинок, выше в них была и окончательная численность сеголетков. Однако средние значения коэффициентов вариации длины и веса тела молоди из прудов В-1 и В-2 практически совпали. Сравнение по критерию Стьюдента показало, что при отсутствии достоверных различий в изменчивости показателей роста у карпа из прудов В-1 и В-2 различия у молоди из прудов В-2 и В-3 по вариабельности длины ($t=6,69$) и веса ($t=9,45$) тела, а также из прудов В-1 и В-4 (5,86 и 5,83 соответственно) достоверны. Относительно абсолютных значений длины и веса тела сеголетков проявился хорошо известный эффект плотности, описанный еще В. А. Мовчаном (1948).

В девяти нерестовиках ежедневно с момента выклева велись наблюдения за ростом личинок, однако начальная их численность была неизвестна. Сопоставление величин окончательной численности (после спуска прудов, облова и подсчета личинок) в разных нерестовых прудах с изменчивостью длины и веса тела по дням, а также со средним уровнем изменчивости этих показателей за весь период наблюдений привело к результатам, противоположным тем, которые отмечались в выростных пруд-

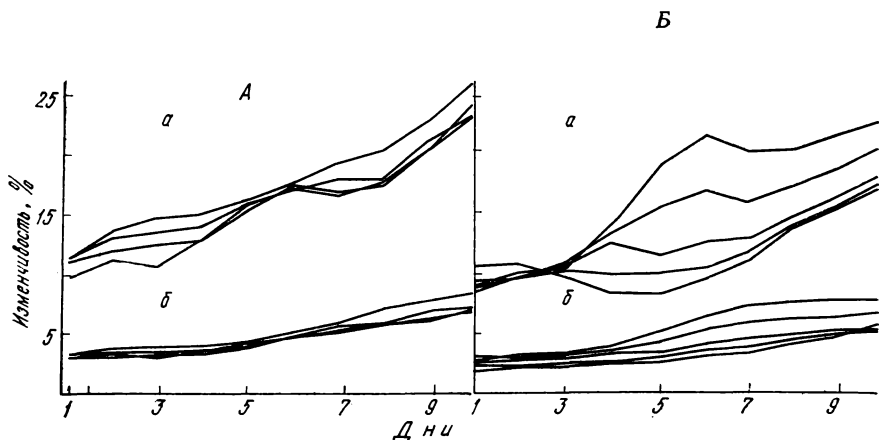


Рис. 2. Характер изменчивости веса (а) и длины (б) тела личинок карпа от чешуйчатых (А) и зеркальных (Б) производителей в нерестовых прудах в первые 10 дней после выклева из икры. Выравнивание линий проведено методом взвешенной скользящей средней (Плохинский, 1970).

Показатели роста (в окончательном облове) и их средний уровень

Пруд	Длина		
	$M \pm m, \text{ см}$	$\bar{C}_V \pm m, \%$	Пределы колебаний
В-3	$6,25 \pm 0,11$	$15,68 \pm 0,39$	9,1—19,1
В-2	$8,29 \pm 0,09$	$12,04 \pm 0,39$	10,3—13,5
В-1	$9,81 \pm 0,10$	$11,95 \pm 0,29$	10,0—16,0
В-4	$11,53 \pm 0,10$	$9,42 \pm 0,32$	6,3—14,8

дах. Большая изменчивость размеров тела личинок как в отдельные дни, так и в среднем за весь период наблюдений оказалась в прудах с более низкой окончательной численностью.

Характер изменений вариабельности размеров тела у личинок от чешуйчатых и зеркальных производителей различен (рис. 2). В прудах с личинками от чешуйчатых производителей в период перехода основной массы личинок на внешнее питание различия в изменчивости по длине и весу тела между популяциями сгладились, а затем вновь увеличились. Например, на пятый день после выклева из икры различия по критерию Стьюдента между популяциями с крайними по величине значениями коэффициентов вариации длины и веса тела (пруды Н-2 и Н-4) составляли 0,73 по длине и 1,75 весу тела. К десятому дню различия стали существеннее: $t=2,68$ и $t=2,55$ соответственно (пруды Н-4 и Н-7).

По-иному происходило изменение вариабельности показателей роста в популяциях личинок от зеркальных производителей. Минимальные различия отмечены во второй и третий дни взятия проб, возросли они на пятый (например, между популяциями Н-5 и Н-10 $t=2,52$ по длине и $t=3,48$ весу тела) и шестой дни и сгладились на десятый. Начиная с четвертого дня роста наметилась четкая связь между величиной изменчивости длины и веса тела личинок и их численностью при облове в разных прудах.

То обстоятельство, что в более многочисленных (по плотности посадки) популяциях молоди выростных прудов отмечалась повышенная изменчивость показателей роста, а в нерестовых — пониженная, на первый взгляд, парадоксально. Однако, сравнивая уровни изменчивости длины и веса тела молоди из прудов В-1 и В-2 при разных начальной численности, начальном соотношении генетических групп, процентном соотношении молоди от групп основателей, можно предположить, что в данном случае уровень изменчивости показателей роста определяется генетической природой популяций. Действительно, в пруду В-2 с большими начальной и окончательной плотностями, а также с

изменчивости (за вегетационный период) у сеголетков карпа

Вес			Окончательная численность, тыс. шт/га
$M \pm m, г$	$\bar{C}_V \pm m, \%$	Пределы колебаний	
8,35 $\pm$ 0,53	56,66 $\pm$ 1,43	28,5—76,9	83,00
18,195 $\pm$ 0,64	38,80 $\pm$ 1,235	34,4—46,7	45,33
27,62 $\pm$ 0,80	37,19 $\pm$ 0,88	29,1—50,6	26,20
45,66 $\pm$ 1,12	29,60 $\pm$ 0,96	19,7—51,7	23,70

бóльшей исходной разнородностью популяции уровень изменчивости показателей роста оказался таким же, как у молоди из пруда В-1, хотя, казалось бы, подобное увеличение генетической разнородности должно было привести к росту фенотипической изменчивости, как, например, в популяции В-3. Следовательно, можно предположить, что не само увеличение численности популяции приводит к повышению изменчивости показателей роста молоди, но уровень фенотипической изменчивости определяется оптимальностью генетической структуры популяции в конкретных условиях среды.

В связи с этим становится понятной ситуация в нерестовых прудах, где в более многочисленных популяциях личинок карпа отмечалась меньшая изменчивость показателей роста, а также нечеткость соответствия уровней изменчивости показателей роста численности личинок от чешуйчатых производителей. Очевидно, меньший уровень изменчивости длины и веса тела в пруду Н-4, по сравнению с величиной этих показателей в пруду Н-11, определила гибридная природа орловских производителей.

Известно, что условия роста и развития рыб в прудовых хозяйствах значительно отличаются от природных, что обусловлено целенаправленной деятельностью человека. Увеличение кратности посадки рыб на единицу площади водоема в десять и более раз приводит к необходимости проведения комплексных мероприятий, в значительной мере изменяющих среду обитания (введение искусственного питания, внесение минеральных и органических удобрений для поддержания и увеличения уровня естественной кормовой базы). Режим питания, сравнительно одинаковый для всех особей, их высокая численность на единицу площади прудов, максимально выравненные и в то же время направленные условия существования вынуждают рыб прудовых популяций подчиняться определенному, одинаковому для всех ритму жизнедеятельности. Возникающие при этом отклонения от заданного ритма в ту или иную сторону проявляются как изменения вариабельности различных показателей в процессе роста всей совокупности организмов. Вернее, не сами от-

клоения, а невозможность всеми особями поддерживать рост в определенном, одинаковом для всех ритме в пределах каких-то конкретных условий среды, или же способность при этих условиях продолжать рост, не подчиняясь в известной мере заданному ритму, и предопределяет причину изменения вариабельности показателей роста.

Следовательно, популяция молоди, будучи главным компонентом прудовой экосистемы, занимая высший трофический уровень и находясь при этом в специфических условиях обитания, изменяющихся в процессе роста рыб, должна состоять из особей, максимально устойчивых к внешним воздействиям, или так изменять свой состав, чтобы это условие соблюдалось.

Из работ Уоллеса (цит. по Шварцу, 1969) известно, что среди гетерозигот единой популяции встречаются особи, обладающие всеми возможными степенями жизнеспособности. Однако фенотипическая реализация наследственной информации и степень выживаемости зависят от специфического набора внешних условий, изменяющихся на разных этапах развития. При этом рост и развитие организмов на фоне изменений условий существования сопровождаются соответствующим изменением качественного и количественного состава всей совокупности. Иначе говоря, популяция молоди в совокупности с конкретными условиями обитания должна регулировать состав и численность входящих в нее особей в течение всего периода жизнедеятельности.

Естественно, что вселение в один пруд потомства от нескольких пар основателей внесет значительное разнообразие в качественный состав популяции, поскольку возрастает количество вариантов, способных в процессе последующего роста организмов выжить в сформированной совокупности рыб и конкретных условиях. Ранее (Добринская, Беляев, 1978) нами было показано, что, с одной стороны, увеличение гетерогенности формируемых популяций личинок карпа в условиях прудового хозяйства сопровождается снижением общей смертности молоди за период выращивания, и это в первую очередь взаимосвязано с количеством производителей, личинки от которых были помещены в разные выростные пруды. С другой стороны, по материалам экспериментальных работ (Беляев, 1975; Добринская, Беляев, 1975), установлено (и нашло свое подтверждение при анализе роста молоди в выростных прудах), что начальное соотношение личинок различных генетических групп (чешуйчатых и зеркальных) в сформированных популяциях аналогичным образом связано с окончательным выходом молоди. При этом в процессе выращивания численное соотношение обеих групп постепенно выравнивается, сопровождаясь снижением различий в изменчивости показателей роста. Такое изменение относительной численности чешуйчатых и зеркальных сеголетков во времени — убедительный пример перестройки генотипической структуры популяций молоди карпа.

Изменение соотношения генетических групп карпа в процессе выращивания подтверждают и наши последние наблюдения (см. табл. 1). Однако обращает на себя внимание значительная разница в величине соотношений этих групп в начале выращивания и сравнительно одинаковые их значения, свидетельствующие о большей встречаемости зеркальных сеголетков в двух прудах из четырех при окончательном облове. В момент зарыбления выростных прудов в них помещались в основном личинки из одних и тех же нерестовиков. При этом пруд В-1 на 49,4%, пруд В-4 на 23,0% зарыбляли личинками из пруда Н-6, а пруд В-2 — на 18,3% личинками из пруда Н-6 и на 15,0% из пруда Н-8, т. е. из тех нерестовых прудов, окончательная численность личинок в которых была высокой, а уровень изменчивости показателей роста по сравнению с личинками прудов Н-5, Н-7, Н-9 был низким.

Принимая во внимание выводы В. И. Владимирова (1974), согласно которым партии личинок из нерестовых прудов при меньшей вариабельности длины и веса тела характеризуются повышенной жизнеспособностью в период дальнейшего выращивания, мы полагаем, что направление отбора в сторону лучшей выживаемости зеркальных сеголетков в трех выростных прудах в 1975 г. было обусловлено именно присутствием в них значительной доли личинок из прудов Н-6 и Н-8. В пруду В-3 доля личинок из нерестовика Н-6 по отношению ко всей массе личинок, попавших в пруд, оказалась значительно ниже, поэтому величина соотношения в нескольких промежуточных и окончательном обловах была близка к единице.

Выводы

1. Уровень фенотипической изменчивости показателей роста молоди карпа при выращивании в условиях прудовой экосистемы определяется степенью соответствия генофонда конкретной популяции внешним условиям развития.

2. При высокой плотности личинок карпа на единицу площади нерестового пруда совокупность рыб характеризуется определенной, но постоянно изменяющейся популяционной структурой; наблюдаемое снижение изменчивости показателей роста личинок (между прудами) свидетельствует о ее оптимизации.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов С. А., Глазачева И. В. Оптические характеристики водной среды как показатели степени загрязнения водоемов. — Биофизические аспекты загрязнения биосферы. М., «Наука», 1973.

Беляев В. И. Рост молоди карпа в экспериментальных прудах. — Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975.

Владимиров В. И. Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость.—Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев, «Наукова думка», 1974.

Добринская Л. А., Беляев В. И. О популяционной регуляции роста молоди карпа.—Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975.

Добринская Л. А., Беляев В. И. Рост молоди карпа в выростных и экспериментальных прудах.—Экологический анализ изменчивости роста сеголеток карпа и плотвы. Свердловск, 1978 (УНЦ АН СССР).

Корнеева Л. А. Особенности весового роста карпа в зависимости от условий выращивания.—Вопросы ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 54.

Корнеева Л. А., Титарева Л. Н. Особенности индивидуального роста сеголеток карпа при выращивании их в садках на теплых водах.—Сборник работ по прудовому рыбоводству. М., 1969 (ВНИИПРХ).

Кряжева К. В. Влияние плотности посадки на рост, изменчивость и выживаемость молоди гибридных карпов.—Изв. ГосНИОРХ, 1966, т. 61.

Лебедев Н. В. К вопросу о неопределенной изменчивости у рыб.—Труды конференции, посвященной 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции, № 1. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., «Пищевая промышленность», 1967.

Мейен В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб.—Докл. АН СССР, 1940, т. 28, № 7.

Мовчан В. А. Экологические основы интенсификации роста карпа (*Cyprinus carpio* L.). М., Изд-во АН СССР, 1948.

Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и о причинах этого расхождения.—Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 5.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

Поляков Г. Д. О приспособительном значении изменчивости веса сеголеток карпа.—Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 3.

Поляков Г. Д. Некоторые закономерности популяционной изменчивости рыб. Автореф. докт. дисс. М., 1970.

Поляков Г. Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М., «Наука», 1975.

Роус С., Роус Ф. Выделение головастиками веществ, задерживающих рост.—Механизмы биологической конкуренции. М., «Мир», 1964.

Семенов К. И. Биологическая разнокачественность икры осетра и ее влияние на развитие личинок в условиях искусственного разведения.—Вопросы ихтиологии, 1963, т. 3, вып. 1 (26).

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, вып. 65. Свердловск, 1969.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 1. Специфичность действия.—Экология, 1970а, № 1.

Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных, ч. 2. Разнообразие действия.—Экология, 1970б, № 2.

Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях.—Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 6.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., «Наука», 1976.

Brown M. E. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). 1. Factors influencing the growth of trout fry.—J. Exp. Biol., 1946, vol. 22, N 3.

Brown M. E. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.). 4. The effect of food and temperature on the survival and growth of fry.—J. Exp. Biol., 1951, vol. 28, N 4.

Kawamoto N. Y. The unfluence of excretory substances of fish on their own growth.—Prog. Fish Cult., 1961, vol. 23, N 2.

Nakamura N., Kasahara S. A study on the phenomenon of the Fobi-Koi or shoot carp, pt. 3. On the result of culturing the modal group

and the growth of carp fry reared individually.—Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 1957, vol. 22, N 11.

Rose S. M. Failure of survival of slowly growing members of a population.—Science, 1959a, vol. 129.

Rose S. M. Population control in guppies.—Amer. Midl. Nat., 1959b, vol. 62.

Symons P. E. Behavioural adjustment of population density to available food by juvenile Atlantic salmon.—J. Anim. Ecol., 1971, vol. 40, N 3.