

- Holčík J., Bastl I., Ertl M., Vranovský M.* Hydrobiology and ichthyology of the Czechoslovak Danube in relation to predicted changes after the construction of the Gabčíkovo-Nagymaros river barrage system // Pr. Lab. rybár. a hydrobiol. 1981. Zv. 3, N 3. S. 19–158.
- Horn H.S.* Measurement of "overlap" in comparative ecological studies // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 419–424.
- Kozianowski A.* Maränenzucht in Teichen // Dt. Fisch.-Ztg. 1960. Bd. 7, N 8. S. 238–242.
- Mamcarz A.* Peluge – historia aklimatyzacji // Gosp. rybna. 1983. T. 35, N 12. S. 3–4.
- Mamcarz A.* Zwiennosc pelugi (*Coregonus peled* Gmelin) w procesie aklimatyzacji // Ibid. 1984. T. 36, N 2. S. 10–11.
- Müller H.* Die Peledmaräne (*Coregonus peled* Gmelin) in Gewässern der Deutschen Demokratischen Republik // Ztschr. Fischerei. 1969. N 1/4. S. 281–286.
- Peňáz M., Hochman L.* Comparison of meristic and plastic feature in two coregonid species introduced into the ponds of the Českomoravská vrchovina highland // Zool. listy. 1971. Vol. 20, N 4. P. 377–386.
- Peňáz M., Hochman L., Jirášek J.* Sňh peled *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) – nověintrodukovaný druh ryb v rybnících vrchoviny // Acta Soc. Sci. Natur. Mus. Morav. Occid. Třebíč. 1971. Vol. 8. P. 67–72.
- Pruuki V., Pursiainen M., Westman K.* A study of the growth and production of the native whitefish (*Coregonus muksun* (Pallas)) and the introduced whitefish (*C. peled* (Gmelin)) stocked in two small forest lakes in Southern Finland // EIFAC Techn. Pap. 1984. Vol. 42, suppl. 1. P. 91–108.
- Thiele M., Säuberlich E.* Erfahrung über die Aufzucht von Peledmaränen in VEB Binnenfischerei Wermsdorf, 1963 // Dt. Fisch.-Ztg. 1964. N 4. S. 119–123.

УДК 597.553.2

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЫБОР ЖЕРТВЫ ПЕЛЯДЬЮ

Н.Л. Болотова

Обеспеченность рыб пищей и доступность кормовых организмов оказывает решающее влияние на структуру пищевых взаимоотношений и функциональных связей между членами рыбной части сообщества в любой экосистеме. Вопросы обеспеченности сиговых рыб пищей рассматриваются в настоящем сборнике (Решетников, Михайлов). Мы остановимся на доступности кормовых организмов и на факторах, влияющих на выбор жертвы сиговыми рыбами.

Вопрос доступности кормовых организмов для рыб рассмотрен исследователями (Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Желтенкова, 1958; Боруцкий, 1959, 1961; Попова, 1965, 1979; и др.). Среди факторов, влияющих на преобладание тех или иных организмов в пище рыб, выделяются следующие: численность и концентрация кормовых организмов, совпадение стадий обитания потребителя и жертвы, особенности поведения, защитные механизмы. В последнее время важное значение придается изучению размерной доступности. Проявление размерной избирательности в питании зависит от стадии онтогенеза рыбы, параметров ротового аппарата и размерной структуры популяций кормовых организмов.

Целью настоящей работы является анализ факторов, влияющих на выбор жертвы у сиговых рыб.

МАТЕРИАЛ И РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал собирали в Вологодской области с 1979 по 1985 г. в озерах-питомниках (Буозеро-1, Буозеро-2, Моткозеро, Долгое), в нагульных озерах (Макаровском, Люпинском, Обручовском) и в маточном водоеме (оз. Чертовское).

Сборы материала по питанию проводили мелкочейными неводами, икhtiопланктонной сетью Расса, горловыми ловушками (вентерями) и ставными жаберными сетями с ячейей 14–60 мм. Всего исследовано 9020 рыб, из них 3,5 тыс. экз. приходится на сиговых. Обработка материалов по питанию рыб проведена качественно-весовым методом в соответствии с действующими методическими указаниями (Методическое пособие..., 1974).

Территория района исследования относится к Белозерско-Кирилловскому ледниково-аккумулятивному ландшафту. Температура воды в озерах летом в среднем 15–20°С. Берега водоемов большей частью заболочены; тип зарастания озер – тростниково-камышово-рдестовый. Грунты заилены, встречаются песчаные отмели.

Озера имеют слабый водообмен. Они относятся к среднеминерализованным водоемам гидрокарбонатного класса кальциевой группы с общей суммой ионов от 50 до 214 мг/л. Активная реакция среды близка к нейтральной. Озера в основном мезотрофные. Площадь исследованных озер от 5,5 до 258 га, средние глубины от 0,9 до 5,3 м.

Зоопланктон водоемов представлен в основном ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. По количеству видов и биомассе доминируют ветвистоусые. Ведущий комплекс зоопланктона состоит из 13–17 видов. В сезонной динамике отмечаются два пика: весенне-летний (с преобладанием коловраток и веслоногих или коловраток и ветвистоусых) и осенний (с доминированием ветвистоусых и веслоногих). Максимальная биомасса зоопланктона наблюдается в мае-июне (до 5 г/м³ в мелководных и удобряемых озерах), а ее минимальные значения приходятся на середину лета. Продукция зоопланктона за вегетационный период в среднем 20–32 г/м³.

Фауна бентоса состоит из 73 видов, наиболее распространены хирономиды. В Моткозере и Буозере-1 высокие значения биомассы имеют моллюски. В глубоких озерах и профундальной зоне доминирует хаборус. Преобладание гетеротопных форм гидробионтов обуславливает резкие колебания биомассы бентоса в озерах Макаровском, Обручовском, Люпинском и Чертовском. Внесение удобрений неоднозначно сказалось на состоянии зообентоса. Например, в Моткозере произошло десятикратное увеличение биомассы за счет развития крупных форм. В оз. Чертовском создались благоприятные пищевые условия для детритоядных личинок хирономид р. *Chironomus*, которые доминировали вместо хищных личинок р. *Procladius*. В оз. Обручовском, где увеличилась толщина жидких илов и в придонных слоях возник дефицит кислорода, биомасса бентоса упала до 0,1 г/м². Средняя биомасса бентоса в разных озерах колеблется от 0,1 до 72 г/м², а продукция – от 1 до 169 г/м².

До интенсивного рыбохозяйственного освоения озера по составу ихтиофауны относились к окунево-плотвичным. Ни химический метод, ни интенсивный отлов малоценных рыб не дали желаемого результата обезрыбли-

вания озер, и аборигенная ихтиофауна восстанавливается. Кроме того, в озерах появилась верховка, случайно завезенная вместе с вселенцами. Озера в течение ряда лет зарыбляются сиговыми (пелядь, муксун, сиг, пелчир), в оз. Обручовское интродуцирован судак. Промысловый возврат вселенных сиговых рыб доходил до 56% при фактической годовой продукции 78 кг/га. В нагульных водоемах вылов товарной рыбы достигал 58 кг/га.

ПИТАНИЕ МОЛОДИ СИГОВЫХ РЫБ В ОЗЕРАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Пищевой спектр пеляди включал 52 вида кормовых организмов. Характер питания зависел от состояния кормовой базы озер, которые по уровню развития зоопланктона и бентоса можно разбить на три группы. В первой группе (озера Долгое и Обручевское), где высока биомасса зоопланктона (более 2 г/м^3), а биомасса бентоса крайне мала ($0,1 \text{ г/м}^2$), в питании пеляди преобладал рачковый планктон. Смешанное питание наблюдалось только в отдельные периоды за счет мигрирующих бентосных форм или воздушных насекомых.

Во второй группе озер (Моткозеро и Буозеро-1) с высокой биомассой бентоса (до 72 г/м^2) и низкой биомассой зоопланктона (менее 1 г/м^3) пелядь питалась смешанной пищей. В Моткозере отмечен переход от преимущественного потребления сеголетками планктона в начале лета на питание бентосом и рыбой в конце лета и осенью. В обоих озерах смена состава пищи по сезонам была связана с потреблением массового корма при резких колебаниях численности зоопланктона и гетеротопных бентосных форм. Переход на питание бентосными организмами определялся их доступностью. Так, в Моткозере, где бентос представлен крупными формами, его потребление было возможно только при достижении сеголетками определенных размеров. В Буозере-1 в условиях высокой зарастаемости доступность кормовых организмов повышалась после отмирания растительности осенью.

Третья группа (Буозеро-2) характеризовалась высоким уровнем как зоопланктона (больше 2 г/м^3), так и бентоса (до 40 г/м^2). Здесь молодь пеляди также имела смешанный состав пищи все лето. Спецификой этого водоема являлось то, что спектр питания пеляди зависел от зарастания водоема водорослями: при уменьшении зарастаемости и увеличении биомассы кормового зоопланктона пелядь переходила на потребление только рачкового планктона. Помимо пеляди, исследовались спектры питания сеголетков муксуна, сига и гибрида пеляди и чира (пелчир) (Болотова, 1982, 1986).

Общий спектр питания молоди сиговых в озерах-питомниках Вологодской области был очень широкий и включал более 70 видов и родов кормовых организмов. Наиболее разнообразно представлены ветвистоусые ракообразные — 28 видов. Среди них по значимости в питании сиговых доминировали роды *Bosmina*, *Daphnia*. Из восьми видов потребляемых веслоногих ракообразных выделялись роды *HeterosCOPE*, *Eudiaptomus*, *Mesocyclops*. Среди бентосных организмов наиболее важную роль в питании сеголетков играли хирономиды и поденки. Кроме того, в пище обна-

ружены остракоды, водяные клещи, мальки рыб, растительность (остатки макрофитов, нитчатые водоросли, синезеленые, семена высших растений). Широкий спектр питания сиговых отражал как сезонную динамику, так и изменения кормовой базы озер в разные годы.

Таким образом, наш анализ спектров питания показал, что исследованных сиговых рыб можно отнести к эврифагам. Однако по характеру добывания пищи каждый вид имеет свою специфику, что связано с их различными поисковыми способностями. Так, пелядь, питаясь смешанной пищей, потребляет из зообентоса чаще всего формы, мигрирующие в толщу воды (хируномиды, хаоборусы и др.), и поэтому по типу питания больше относится к планктофагам или видам, добывающим основную пищу в толще воды. В целом в пище пеляди преобладали зоопланктонные организмы, составляя от 57 до 86% среднегодового рациона. У муксуна наряду с зоопланктоном (37–67%) важную роль в питании играли воздушные насекомые (43%) и зообентос (14–33%). Сиг и пелчир больше потребляли бентосных организмов (68 и 83% соответственно).

ИЗМЕНЕНИЕ ПИТАНИЯ С ВОЗРАСТОМ У ПЕЛЯДИ

В литературе возрастные изменения в питании пеляди чаще всего прослеживаются при анализе качественного состава пищи. При этом отмечается, во-первых, расширение пищевого спектра пеляди с возрастом (Волошенко, 1974; Горлачев, Горлачева, 1981; Крохалевская, 1981; Крохалевская, Крохалевский, 1980; и др.) Во-вторых, увеличение в пище доли бентосных форм таких, как личинки насекомых, моллюски и бокоплавы (Салазкин, 1969; Тугарина, Постников, 1970; Судаков, 1977; Боярских и др., 1977; Конурбаев, Толонбаев, 1977; Подболотова, 1978; Гундризер, 1981; Брендаков и др., 1981; и др.).

Многие исследователи подчеркивают сходство в пище пеляди разных возрастов и связывают изменение питания только с динамикой кормовой базы (Соловкина, 1966; Тихомирова, 1975, 1980; Богданова, 1975; и др.). Некоторые авторы обращают внимание на переход пеляди по мере роста с потребления мелких форм зоопланктона на крупные (Гордеева, 1964; Абросов, 1967; Новоселов, 1984).

Установлено, что с ростом сиговых рыб изменяются параметры ротового аппарата, а так как максимальные размеры жертв определяются шириной и высотой раскрытия зева, а минимальные — расстоянием между жаберными тычинками (Решетников, 1964), по мере роста рыб происходит изменение размерного ряда потребляемых организмов (Решетников, 1980). При питании зоопланктоном минимальные размеры жертвы отмечены на ранних стадиях онтогенеза, особенно у личинок (Zaret, 1980). Появление в питании у рыб старших возрастов более крупных жертв, с одной стороны, связано с большей разрешающей способностью ротового аппарата, а с другой — со слабой возможностью удержания мелких объектов на цедильной поверхности (Медников, 1962; Grossman, 1980). Более крупные рыбы имеют большие возможности для поиска жертвы в связи с увеличением скорости плавания и расширением визуальных способностей (Радаков, Протасов, 1964; Волкова, 1984; Kislalioglu, Gibson, 1978; Schmidt, O'Brien, 1982; Townsend, Risebrow, 1982; и др.). Поэтому правильное

Таблица 1

Параметры ротового аппарата сеголетков пеляди, толщина (*d*) и длина (*l*) потребляемых жертв в светлое (СВ) и темное (ТВ) время суток

Период сбора данных	Длина рыбы, мм	Диаметр раскрытия рта, мм	Диаметр глотки, мм	Расстояние между тычинками, мм	Минимальная толщина на жертвы (<i>d</i> min), мм	Максимальные размеры жертвы, мм		Модальные размеры жертвы, мм		Доминирующий пищевой компонент			
						<i>d</i> max × <i>l</i> max		СВ	ТВ	СВ	ТВ	СВ	ТВ
						СВ	ТВ						
Озеро Долгое, 1984 г.													
Начало июня	27-35	1,5-2,0	1,0-1,5	0,05	0,15	0,20 × 0,35	0,7 × 1,5	0,2 × 0,3	0,4 × 1,1	<i>B. longirostris</i>	<i>H. appendiculata</i>		
Конец июня	38-55	3,0-4,0	2,0-2,5	0,1	0,2	0,35 × 2,1	2,0 × 7,0	0,2 × 0,3	1,7 × 3,5	<i>B. longirostris</i>	<i>E. graciloides</i> Chironomidae		
Июль	56-70	5,0-6,0	2,5-3,0	0,2	0,25	0,3 × 2,5	2,5 × 12,0	0,25 × 0,6	2,0 × 2,5	Mesocyclops	Chironomidae		
Октябрь	69-90	6,0-8,0	2,5-3,0	0,25	0,25	0,4 × 3,0	2,0 × 6,0	0,25 × 0,6	0,7 × 5,5 0,25 × 0,6	Mesocyclops Bosmina	<i>L. kindtii</i> Mesocyclops Bosmina		
Бузоро-1, 1984 г.													
Июнь	27-38	1,5-2,0	1,0-1,7	0,05	0,2	0,8 × 1,5	1,0 × 1,7	0,3 × 0,5	0,35 × 0,6	<i>B. coregoni</i>	<i>C. affinis</i>		
Июль	58-80	4,0-6,0	2,5-3,0	0,25	0,2	1,5 × 3,0	2,5 × 4,5	1,5 × 3,0	1,5 × 3,5	Поленки, хиروномиды, поденки	Хирономиды, поденки		
Сентябрь	82-89	6,0-7,0	3,0	0,25	0,3	1,2 × 8,0	2,5 × 3,5	0,6 × 1,3	2,2 × 4,1	Гидрочерны	Хирономиды		
								2,0 × 3,5		Хирономиды			

рассматривать зависимость состава пищи не от возраста, а от размеров рыбы (Vinyard, 1980), поскольку не возраст рыбы, а достижение ими определенных размеров определяет возможности обнаружения и поимки жертвы.

Изменение характера питания пеляди в онтогенезе с точки зрения размерной селективности не исследовалось, в связи с чем возникла необходимость рассмотреть этот вопрос более подробно.

Питание личинок пеляди наблюдали в садках в оз. Обручевском в мае 1983 г. Первая партия личинок была посажена 13 мая. В возрасте двух суток они имели среднюю длину 9,5 мм и вес 5,1 мг. Переход личинок к активному питанию произошел на 6-е сутки при температуре воды 15°С. Этот переход не был одновременным для всех личинок. В первые двое суток пища присутствовала у 50% личинок, на третьи сутки — у 80%, на четвертые — у 100%. При переходе на внешнее питание индексы наполнения желудков невелики (6–18⁰/₀₀₀). Выбор кормовых организмов довольно разнообразен: босмины, молодь циклопов, диапомусы, коловратки. Размеры потребляемых организмов колебались от 0,25 до 0,70 мм (табл. 1). Это хорошо согласуется с данными о том, что размеры первых кормовых организмов у личинок сиговых рыб не превышает 0,5–0,6 мм (Максимова, 1965; Попов, 1967; Богданова, 1965; и др.). Интенсивность питания личинок резко возросла в 10-дневном возрасте (20 — 1416⁰/₀₀₀ при среднем 502⁰/₀₀₀). В это время они поедали молодь циклопов, диапомусов, ветвистоусых и мелких личинок хирономид. Размеры потребляемых организмов не превышали 0,8 мм. Личинки более поздней посадки (25 мая) при температуре воды 18° переходили раньше на экзогенное питание и имели уже в первые дни более крупные кормовые организмы в своих пищеварительных трактах. Интересно отметить тот факт, что личинки пеляди, достигшие длины 14–16 мм, потребляли личинок снетка длиной 4 мм, которые были случайно занесены в садок вместе с личинками пеляди.

Изменение соотношения размеров корма в связи с ростом пеляди на первом году жизни показано на рис. 1.

С ростом рыбы увеличиваются ее потенциальные возможности для потребления разных кормов и расширяется диапазон доступных для пеляди размеров жертв. При питании зоопланктоном ограничения в максимальных размерах жертвы отмечены только для личинок пеляди длиной 0,9–1,5 см. На первом году жизни пеляди минимальный размер съеденных организмов, по нашим данным, возрастал в два раза (от 0,15 до 0,25 мм) в связи с увеличением расстояния между жаберными тычинками (от 0,05 до 0,20 мм). Отметим, что отношение максимального размера жертвы (в дорзовентральном измерении) к размеру ротового отверстия для молоди пеляди равняется 0,8. Аналогичные цифры для молоди уклей равны 0,9 (Ивлев, 1955) и для личинок плотвы — 1,0 (Михеев, 1984).

Интересно подчеркнуть, что в озерах, где сеголетки пеляди питались преимущественно зоопланктоном, размерный диапазон потребляемых жертв и их относительные размеры менялись не только с ростом рыбы, но и в течение суток. Так, в светлое время потреблялись более мелкие и многочисленные в озере зоопланктеры, и модальный размер жертвы был гораздо меньше высоты раскрытия рта. Отношение наибольшего размера потребленной жертвы к размеру рта не превышало 0,4. В темное же время

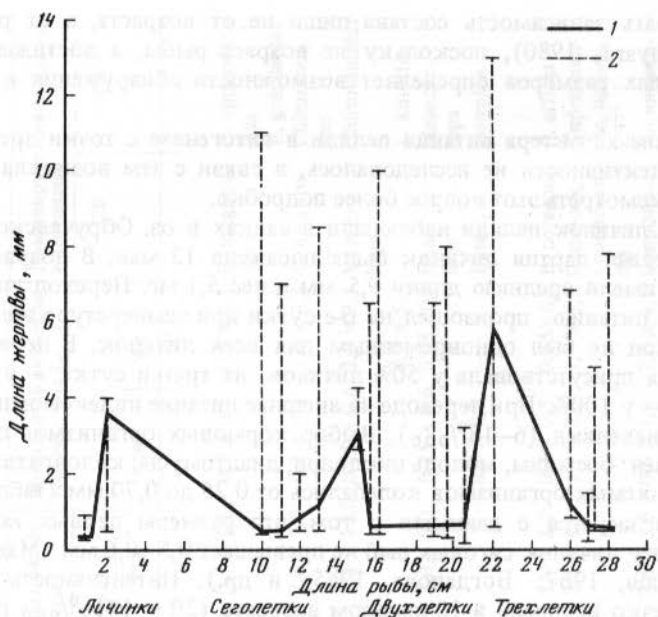


Рис. 1. Изменение модального (1), минимального и максимального (2) размеров жертвы в зависимости от длины и возраста пеляди в оз. Обручевском

суток модальный размер съеденных особей приближался к максимальному и ограничивался размерами глотки. При этом расширялся и пищевой спектр сеголетков, в котором преобладали хирономиды, имаго насекомых и крупные зоопланктонные организмы. Отношение размеров жертвы к размеру рта ночью достигало 0,8. С достижением рыбой длины 55 мм и до 90 мм диаметр глотки (2,5 мм) не увеличивался и максимальная толщина потребляемых жертв ограничивалась этим размером (см. табл. 1). По данным Михеева (1984), увеличение максимального размера жертв в ночное время у личинок плотвы в природных условиях сопровождалось качественным обеднением пищи. В наших условиях переключению на крупные объекты в темное время суток соответствовало расширение пищевого спектра с преобладанием в пище личинок хирономид, имаго насекомых и крупных зоопланктонных организмов *Leptodora kindtii*, *Heteroscope appendiculata*, *E. graciloides*. Причем, если в целом для пробы видовое разнообразие потребляемых жертв повышалось, то в индивидуальном плане увеличивалось однообразие состава пищи. Это, вероятно, отражало особенности ночного распределения жертв, их большую агрегированность.

В природных условиях преобладание в пище организмов определенного размера зависит от частоты их обнаружения, т.е. от плотности и заметности. По нашему мнению, заметность можно рассматривать как совокупность сигналов, поступающих от жертвы и вызывающих атаку рыбы. Проанализированный материал позволяет условно выделить две группы сигналов: визуальные, которые зависят от размера жертвы и ее пигментированности, и гидродинамические, зависящие от размера и характера движения жертвы.

Роль этих сигналов в выборе жертвы рыбой меняется с освещенностью. В сумерки и в темное время суток возрастает значение гидродинамических сигналов в поимке жертвы, но их различие не такое тонкое, как визуальных, и поэтому оптимальный размер жертвы приближается к максимальному. Обработка жертв (*L. kindtii*, хирономиды), длина которых значительно превышает толщину, затруднена (Михеев, 1984), что влияет на интенсивность питания в ночное время. Индексы наполнения желудков пеляди, несмотря на крупность объектов, значительно снижались; например, в августе с 190⁰/₀₀₀ в светлое время суток до 70⁰/₀₀₀ в темное время. В опытах (Михеев, 1984) четкое переключение в выборе жертвы с крупных на мелкие объекты обуславливалось, на наш взгляд, ярким проявлением эффекта научения в связи с ограниченным пространством в условиях аквариума и строго заданными параметрами опыта (один вид жертв, постоянное освещение и температура). Важность эффекта научения, подтвержденная на моделях, отмечалась многими исследователями (Vinyard, 1980; Godin, Keenleyside, 1984). Отмечено увеличение эффективности поимки жертв (Confer, Blades, 1975; Bohl, 1982). В опытах Фэрнасса (Furnass, 1979) пересаженная в аквариум с диаптомусами и дафниями молодь окуня из озера, где было обилие диаптомусов, переключалась на потребление исключительно дафний через 16 ч. Лебрессер (Lebrasseur, 1969) считает, что в искусственной емкости сокращаются усилия для поимки жертвы. Таким образом, искажаются реальные отношения между размерами жертвы и ростом рыбы.

Зависимость модального размера жертвы от кормовой базы четко выявилась при исследовании размерной избирательности у сеголетков пеляди в Буозере-1 (см. табл. 1). Преимущественное потребление пелядью бентосных организмов, обильных в озере, обусловило сдвиг модального размера к максимальному как в светлое, так и в темное время суток. Сравнение параметров ротового аппарата рыб с размерами жертв показало, что минимальный размер потребляемых жертв, которые были представлены *B. obtusirostris*, был несколько больше расстояния между тычинками. Доля *B. obtusirostris* в пище сеголетков была незначительной и снижалась с ростом рыб, так как расстояние между тычинками при этом увеличивалось, а крупные особи в популяции босмины были малочисленными. С ростом рыб минимальный размер жертв повышался всего с 0,2 до 0,3 мм, а максимум элективности смещался в сторону крупных жертв. Кроме того, расширялся диапазон линейных размеров потребляемых организмов. Качественный состав их жертв при этом отражал изменение кормовой базы.

Размеры потребляемых кормов пелядью разных возрастных групп приведены в табл. 2.

Проведенный нами анализ питания пеляди от стадии личинки до половозрелого возраста в оз. Обручевском показал, что в течение первых трех лет жизни с ростом рыб от 0,9 до 29 см минимальный размер потребляемых жертв увеличивался от 0,1 до 0,30 мм. Преобладание жертв того или иного размера в питании особей разного возраста в большей степени определяется численностью кормовых организмов в озере. Так, замена доминирующей в зоопланктоне в 1983 г. *Bosmina obtusirostris* на более крупную *B. coregoni* в 1984–1985 гг. отразилась на увеличении модального размера потребляемых жертв с 0,35 до 0,50 мм. С массовым вылетом хирономид в

Таблица 2

Размеры организмов, потребляемых пелядью на разных стадиях онтогенеза

Дата наблюдений	Длина рыбы, см	Размеры жертв, мм			Доминирующий пищевой компонент	Преобладающий размер в популяции зоопланктона, мм	Биомасса зоопланктона, г/м ³
		минимальный	максимальный	модельный			
Личинки, 1983 г.							
17-24.V	0,95-1,4	0,1	0,8	0,25	<i>V. longirostris</i>	0,25-0,3	2,3
25-29.V	0,90-1,2	0,25	0,5	0,30	То же	0,25-0,3	2,0
25-29.V	1,10-1,6	0,25	4,0	4,0	Личинки снетка	4,00-4,3	2,0
Сеголетки, 1983 г.							
25.VII	10,3	0,35	7-11	0,35	<i>V. longirostris</i>	0,35	0,9
17.VIII	11,4	0,35	7,1	0,35	То же	0,35	0,7
12.IX	11,7	0,25	1,1	0,70	<i>D. brachyurum</i>	0,60	0,4
30.IX	12,8	0,35	9,0	0,8	<i>D. cristata</i>	0,6-0,8	0,8
Двухлетки, 1984 г.							
7.V	15,0	3,0	4,1	3,50	Куколки хирономид	-	0,02
7.VI	15,5	0,30	6,0	0,50	<i>V. coregoni</i>	0,4-0,6	1,50
23.VI	16,0	0,30	10,0	0,50	<i>V. coregoni</i> , имаго насекомых	0,4-0,6	4,10
25.VII	19,0	0,40	4,5	0,50	<i>V. coregoni</i>	0,4-0,6	2,1
6.VIII	19,0	0,35	6,0	0,50	Тот же	0,4-0,6	1,2
6.IX	19,1	0,40	8,0	0,50	"	0,3-0,5	1,0
18.X	20,6	0,30	2,6	0,50	"	0,4-0,6	1,1
Трехлетки, 1985 г.							
21.V	21,7	0,40	13,0	1,1 и 6,0	<i>p. Syclops</i> и куколки хирономид	1,1	0,6
17.VI	26,2	0,50	7,0	0,5 и 0,6	<i>V. coregoni</i> , <i>D. cristata</i>	0,5-0,8	1,9
17.VII	27,8	0,30	1,6	1,0 и 0,5	<i>V. coregoni</i> , <i>E. graciloides</i>	0,4-0,5 и 1,0	1,0
21.VIII	27,5	0,40	5,0	0,6 и 0,4	<i>V. coregoni</i> , <i>D. brachyurum</i>	0,4-0,5 и 0,6	1,6
6.IX	27,9	0,40	8,0	0,5 0,6 и 1,0	<i>V. coregoni</i> , <i>D. brachyurum</i> , <i>E. graciloides</i>	0,4-0,6 1,0	1,5 -

мае связано преимущественное их потребление как двух-, так и трехлетками пеляди, что обусловило равное значение максимальных размеров потребленных жертв у рыб разной длины. Кроме того, одинаковый максимальный размер жертв (4 мм) отмечен как у личинок длиной 1,6 см, так и у сеголетков длиной 12,8 см. В данном случае это связано с потреблением личинками пеляди личинок снетка при высокой плотности и доступности

Таблица 3

Размеры жертв у пеляди старших возрастных групп в оз. Чертовском

Дата сбора материала	Длина рыбы, см	Размер жертвы, мм			Доминирующий пищевой компонент
		минимальный	максимальный	модальный	
		Возраст 3+			
1.IX 1978	26,3	0,5	12,0	2,5	Моллюски
14.IX 1979	23,6	0,3	13,0	0,6	<i>B. obtusirostris</i> , <i>D. brachyurum</i>
31.VIII 1981	36,8	0,5	6,0	0,5–0,6	<i>D. brachyurum</i> <i>C. affinis</i> , <i>D. longispina</i>
12.XI 1982	35,1	0,4	1,5	1,0	
		Возраст 4+			
14.IX 1979	25,2	0,3	5,0	0,6	<i>B. obtusirostris</i> , <i>D. brachyurum</i>
		Возраст 6+			
31.VIII 1981	37,3	0,5	6,0	0,6	<i>C. affinis</i> , <i>D. brachyurum</i>
27.VI 1984	43,0	0,4	5,0	0,5 и 2,5	<i>B. obtusirostris</i> , <i>Euglesa</i> sp.

этих жертв в садке, где подращивалась пелядь. Или, например, при сравнении размеров организмов, потребленных в июле за все три года выращивания (1983–1985), можно отметить не увеличение, а уменьшение максимальных размеров жертв.

Некоторые исследователи отмечали, что у пеляди старших возрастных групп мелкие рачки в рационе заменяются крупными (Гордеева, 1964; Новоселов, 1984). Однако в условиях наших озер такого явления не отмечалось, что показано на примере пеляди из оз. Обручевского, где на протяжении всей жизни основной пищей особей всех возрастных групп были мелкие массовые формы зоопланктона. Увеличение минимальных размеров жертвы четко прослеживается только на первом году жизни. Начиная со стадии малька, модальные размеры потребляемых зоопланктеров соответствовали модальным размерам особей в популяциях кормовых организмов, и наши данные не позволяют судить о предпочтительном выедании более крупных форм зоопланктона (см. рис. 1). С ростом рыб от личинок до 6+ лет максимальный размер жертв увеличивался более чем в 50 раз (от 0,7 до 40 мм), а минимальный повышался всего от 0,1 до 0,3 мм. Поскольку в позднем онтогенезе пеляди фильтрационный аппарат меняется незначительно, старшевозрастные группы рыб потребляли в большом количестве мелкие организмы (табл. 3). При этом пелядь имела высокий темп роста.

Эти данные находятся в противоречии с точкой зрения некоторых авторов (Скопцов и др., 1983), которые полагают, что для обеспечения высокого темпа роста и удовлетворения пищевых потребностей необходимо, чтобы в нагульный период оптимальный размер кладоцер был не менее 0,8 мм, копепод – 1,0 мм. Многолетние данные по темпу роста пеляди и по размеру потребляемых ею кормовых организмов приводят

нас к заключению, что удовлетворение пищевых потребностей, а следовательно, и темп роста зависел не столько от размеров жертв, сколько от их обилия и доступности. На наш взгляд, потребление и более мелких организмов может окупиться, если их доступность высока. Расчет энергетического баланса трехлетней пеляди в разные годы показал, например, что коэффициент ассимилированной пищи на рост K_2 был выше в 1981 г. при потреблении мелких ветвистоусых (*Daphnia cristata* — 0,6–0,8 мм), чем в 1980 г., когда пелядь питалась крупной *L. kindtii* (4,5–5,0 мм), но биомасса зоопланктона была в два раза ниже. В 1982 г. при потреблении пелядью мелких (0,6 мм), но многочисленных в озере дафний отмечено наибольшее за сезон значение коэффициента K_2 (19%). И в 1985 г. питание мелкими ветвистоусыми (*B. coregoni* 0,4–0,5 мм и *D. cristata*, *D. brachyurum* — 0,6 мм) при их обилии в озере в июле-августе обеспечило высокий темп роста трехлеток (K_2 — 25 и 16% соответственно). Таким образом, сравнение данных за разные годы по темпу роста трехлетней пеляди по размерам потребляемых ею кормовых организмов и уровню развития зоопланктона подтверждает, что в конечном итоге удовлетворение пищевых потребностей зависело не столько от размеров жертв, сколько от их доступности, в первую очередь обилия в озере.

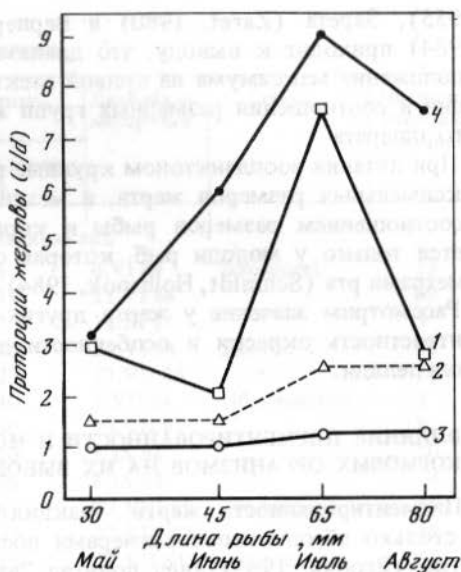
Анализ размерного состава пищи пеляди в возрасте от 0+ до 6+ и в пяти разнотипных озерах выявил значительную амплитуду колебаний размеров потребленных организмов, зависящую от сезонной динамики размерной структуры кормовой базы. Оказалось, что в озерах с высокой биомассой бентоса размерный диапазон жертв увеличивался и в Моткозере, например, у трехлетней пеляди составил от 0,3 до 36 мм. В озерах с низкой биомассой бентоса, где в питании преобладали планктонные организмы, возможности крупных рыб проявлялись в интенсивном потреблении падающих в воду воздушных насекомых в период их массового лета (озера Макаровское, Обручевское). Кроме того, взрослая пелядь использовала в пищу крупных жуков, ручейников, пиявок, стрекоз (оз. Люпинское), моллюсков (озера Чертовское, Моткозеро) и рыбу (Моткозеро, Обручевское). Разница в минимальных размерах потребляемых пелядью кормовых организмов составляла всего 0,25–0,5 мм.

Зависимость размерной избирательности от состояния кормовой базы отражает сравнение значений модальных размеров потребляемых жертв. Если в Моткозере модальный размер потребляемых кормовых объектов колебался в пределах 0,7–21,0 мм, то в озерах Макаровском, Люпинском и Чертовском с преобладанием в питании зоопланктона модальный размер жертв равнялся 0,4–6,0 мм — в первом, 0,3; 1,0 — во втором и 0,5; 2,5 мм — в третьем. Следует подчеркнуть совпадение модального размера съеденных особей какого-либо вида корма с размером наиболее многочисленных особей в популяции этих организмов в озере. Отклонения от этого совпадения обычно наблюдались при потреблении особей с повышенной пигментацией, о чем будет сказано ниже.

Таким образом, размерная селективность в питании, основанная на соотношении размеров рыбы и кормовых объектов, лимитирует поимку и обработку жертвы и ярко проявлялась при потреблении крупных организмов (бентос, рыба). Сезонные изменения в размерах жертв объясняются динамикой размерной структуры как жертв, так и потребителей.

Рис. 2. Изменение пропорций жертвы с ростом сеголетков пеляди в оз. Обручевском

1 — модальный размер жертвы в темное время; 2 — модальный размер в светлое время; 3 — минимальный размер жертвы; 4 — максимальный размер жертвы



Многие авторы при анализе питания рыб-планктофагов отмечали преимущественное выедание крупных зоопланктов как в естественных (Венглинский, 1962; Лоскутова, Соловов, 1969; Пушаева, 1980; Скопцов и др., 1983 и др.), так и в экспериментальных условиях (Brooks, 1968; O'Brien et al., 1976; Jacobs, 1978; Crowder, Binkowski, 1983; и др.). Под размером имелась в виду длина тела жертвы, поверхность тела (Bohl, 1982) или размер одной части тела (Zaret, Kerfoot, 1975). По выдвинутой гипотезе "кажущегося размера" (O'Brien et al., 1976) выбор жертвы зависит от ее абсолютного размера и близости к рыбе. "Кажущийся размер" связан с углом падения проекции жертвы на сетчатку глаза хищника и является функцией размера жертвы и расстояния до нее. Многочисленными опытами доказано, что расстояние, на котором хищник замечает свою жертву, линейно возрастает с увеличением ее размеров (Протасов и др., 1966; Townsend, Risebrow, 1982; Confer, Blades, 1975a, b; Vinyard, O'Brien, 1976; Kettle, O'Brien, 1978). Выведено уравнение этой зависимости (Ware, 1971). Рассчитан размер того реального участка в трехмерном пространстве, в пределах которого рыба обнаруживает жертву (Confer et al., 1978; O'Brien, 1979; Schmidt, O'Brien, 1982), а также скорость его облова (English, 1983).

Выбор в пищу крупных зоопланктов объясняется Заретом (Zaret, 1980) тем, что вероятность поимки жертвы монотонно возрастает с увеличением длины рыбы. Наряду с этим имеются данные, полученные в природных условиях, о выборе рыбами из популяций кормовых организмов жертв среднего размера. Вероятно, это связано с большей частотой встреч рыбы и жертвы, когда численность последних велика (Пианка, 1981). Одним из первых избирание жертв по размеру изучал В.С. Ивлев (1955) и при построении кривых элективности установил, что ее максимум приходится не на самые крупные жертвы, а смещен в сторону жертв более мелких размеров. Сравнивая результаты работ В.С. Ивлева

(1955), Зарета (Zaret, 1980) и Вернера (Werner, 1974), В.Н. Михеев (1984) приходит к выводу, что диапазон размеров потребленных жертв и положение максимума на кривой элективности зависят как от концентрации и соотношения размерных групп жертв, так и от параметров ротового аппарата.

При питании зоопланктоном крупные рыбы не ограничены в отношении максимальных размеров жертв, и механизм избирательности, связанный с соотношением размеров рыбы и кормовых организмов, ярко проявляется только у молоди рыб, которая ограничена в выборе жертвы параметрами рта (Schmidt, Holbrook, 1984) (рис. 2).

Рассмотрим значение у жертв других элементов экологии таких, как контрастность окраски и особенности движения для селективности питания пеляди.

ВЛИЯНИЕ ПИГМЕНТИРОВАННОСТИ И МОБИЛЬНОСТИ КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ НА ИХ ВЫБОР РЫБАМИ

Пигментированность жертв. Реакция рыбы на жертву определяется не столько абсолютными размерами последней, сколько ее заметностью. Брукс (Brooks, 1965) ввел понятие "видимый размер", значение которого было продемонстрировано в опытах с озерной форелью (O'Brien, 1979). Для целого ряда видов кладоцер получили четкую линию зависимость расстояния реакции именно от "видимого", а не от действительного размера жертв. Так, для *H. gibberum* — это размер тела без оболочки, а для *Daphnia longiremis* — размер пигментированной части тела без "шлема". Выяснено, что как окраска кормового объекта (Confer et al., 1978), так и ее интенсивность (Kettle, O'Brien, 1978) являются важными факторами для выбора его рыбой. Экспериментально показано, что рыбы в первую очередь выедают дафний более пигментированных (Vinyard, O'Brien, 1976), с большим содержанием гемоглобина (Confer et al., 1978) и с эфиппиями (Mellors, 1975). Аналогичные факты установлены Стенсоном (Stenson, 1978, 1981) для личинок двух видов хаборусов.

Значение пигментации жертвы подробно исследовано Заретом (Zaret, 1980). В опытах доказано, что часто существенным для выбора рыбой кормового объекта является не вся его окраска, а наличие какого-либо ярко окрашенного участка, создающего контрастность. Это может быть крупный глаз (Zaret, Kerfoot, 1975), включения, жировые капли, наполненный кишечник (Zaret, 1980), наличие яиц (Грандилевская-Дексбах, Ожегова, 1955; Gliwicz, 1981; Vuorinen et al., 1983; Bohl, 1982), эфиппии (Mellors, 1975). Зарет (Zaret, 1980) предполагает, что размер кладоцер — менее важный сигнал для хищника, чем размер глаза и наполнение кишечника.

Рассмотрим связь селективности в питании пеляди с повышением пигментированности кормовых организмов при наличии у них яиц или эфиппий. Для анализа этой зависимости было просчитано количество яйценосных особей и особей без яиц в желудках 711 экз. рыб, а также установлено подобное соотношение в пробах зоопланктона, собранных в это же время. Выбор босмины в качестве основного объекта обуслов-

Таблица 4

Выбор пигментированных жертв пелядью

Вид потребляемых организмов	Процент пигментированных особей		Дата сбора материала	Озеро	Число исследованных рыб
	в пище пеляди	в зоопланктоне			
Наличие яиц					
<i>B. obtusirostris</i>	90	6	6.VI 84	Буозеро-1	19
	80	14	21.VI 84		60
	75	7	12.IX 85		5
<i>B. longirostris</i>	60	46	24.VI 84	Долгое	58
	100	23	27.VII 84	"	52
<i>B. coregoni</i>	83	40	7.VII 84	Обручевское	2
	75	30	23.VII 84		8
	40	10	5.IX 84		10
	80	36	6.IX 84		14
<i>Ch. sphaericus</i>	77	6	22.VIII 83	Люпинское	16
	64	25	22.VIII 83		16
<i>D. cristata</i>	100	23	27.VII 84	Долгое	52
	80	12	25.VII 83	Обручевское	110
	90	25	16.VIII 83		128
Наличие эфипхий					
<i>S. vetulus</i>	100	2	5.VII 83	Буозеро-1	25
<i>A. rectangula</i>	95	0	2.X 81	Моткозеро	25
<i>B. coregoni</i>	100	44	18.X 84	Обручевское	30
<i>D. cristata</i>	100	2	5.X 84	Долгое	50
<i>C. affinis</i>	100	100	5.X 84		50
<i>D. cristata</i>	100	0	4.X 80	Обручевское	15
	80	2	30.IX 83		35
<i>C. affinis</i>	100	90	30.IX 83		35

лен ее значительную ролью в питании пеляди, а также удобством для подсчета вследствие хорошей сохранности при фиксации проб и в желудках рыб.

Результаты исследований в различные периоды в разных озерах приведены в табл. 4. Видно преобладание в пище пеляди яйценосных особей, доля которых колебалась от 40 до 100% от общего числа потребленных организмов данного вида. В зоопланктонных пробах количество яйценосных особей значительно меньше — от 6 до 47%.

Заметность жертв, связанных с их пигментацией, зависит от освещенности, меняющейся в течение суток. С этой точки зрения интересно проследить динамику соотношения яйценосных жертв в составе пищи и в популяции босмин в озере. Наблюдения проведены в оз. Обручевском в июле—августе 1983 г. и в августе 1984 г. (табл. 5, рис. 3). Установлено, что в светлое время суток подавляющее количество потребленных организмов были яйценосными и их процент достигал максимума в полдень в период наибольшей освещенности. В зоопланктонных пробах наблюдалось обратное соотношение: преобладали особи без яиц. В темное время карти-

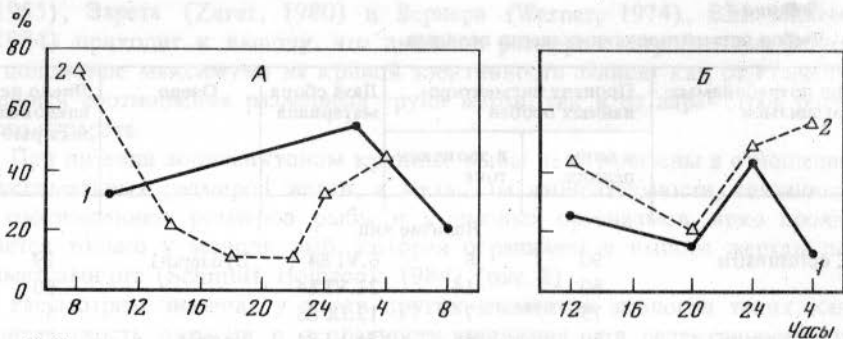


Рис. 3. Суточные изменения в поверхностном слое биомассы *Eudiaptomus graciloides* (в % от общей биомассы зоопланктона) (2) и его доли в пище пеляди (1) А — оз. Макаровское (июль 1984 г.); Б — оз. Долгое (сентябрь 1982 г.)

на менялась: уменьшалась доля яйценосных особей в пище пеляди, их соотношение приближалось к таковому в зоопланктоне, т.е. можно отметить отсутствие селективности при питании босминами в темноте. Описанная зависимость прослежена нами на нескольких видах ветвистоусых родов *Bosmina*, *Daphnia*, *Chydorus*. В литературе имеются аналогичные данные, полученные при изучении питания рыб дафниями (Bohl, 1982).

Повышение заметности босмин было связано и с наполнением их кишечника. Так, в пище пеляди, отловленной в светлое время суток (17.VIII 1984 г.) в оз. Обручевском, до 95% составляли особи с сильно наполненным кишечником, а потребленные в темное время разных размеров босмины были с яйцами и без яиц, с различной степенью наполнения кишечника. Обычным явлением в питании пеляди осенью было потребление босмин с эфиппиями или одних эфиппий, хотя в зоопланктоне озера далеко не все особи в популяции босмин имели эфиппии (табл. 5). Выбор пелядью наиболее пигментированных жертв наблюдался и при потреблении организмов других видов зоопланктона (см. табл. 4). Например, количество яйценосных дафний в пище достигало 80–100% (озера Обручевское, Долгое), а доля яйценосных особей хидоруса — 64% (оз. Люпинское). Отмечено также потребление пелядью в отдельные периоды исключительно эфиппальных особей таких видов, как *D. cristata*, *Ceriodaphnia affinis*, *Alona rectangula*, *Simocephalus vetulus*.

Таким образом, при питании пеляди зоопланктоном селективность была связана со степенью пигментации жертв, а проявление этой зависимости ограничивалось освещенностью.

Мобильность кормовых организмов. Заметность жертв связана с их подвижностью: подвижные объекты воспринимаются рыбами на гораздо большем расстоянии (Протасов, 1968). Малоподвижный образ жизни в некоторых случаях увеличивает вероятность выживания кормовых организмов (Гиляров, 1977, 1982; Zaret, 1980; Bohl, 1982). Кроме того, важную роль в защите от выедания играет ускользящая способность жертв, определяемая их мобильностью, которая в свою очередь зависит от размеров и видовых особенностей кормовых организмов (Eggers, 1977; Vinyard, 1980; Zaret, 1980). С.А. Пионтковский (1985), исследуя поведение копепод, пришел к заключению, что особи, развивающие при реакции

Таблица 5

Суточные изменения соотношения яйценосных особей *Bosmina coregoni* в пище пеляди и в зоопланктоне оз. Обручевского

Дата сбора материала (<i>n</i> — число рыб)	Часы суток	Процент яйценосных особей		Дата сбора материалов (<i>n</i> — число рыб)	Часы сбора	Процент яйценосных особей	
		в пище пеляди	в зоопланктоне			в пище пеляди	в зоопланктоне
24–25.VII 1983 г. (<i>n</i> = 110)	8.00	75	14	16–17.VIII 1983 г. (<i>n</i> = 128)	12.00	90	4
	12.00	100	33		16.00	70	2
	16.00	70	33		20.00	62	4
	20.00	80	20	5–6.VIII 1984 г. (<i>n</i> = 37)	14.00	70	30
	24.00	45	50		18.00	67	30
	4.00	35	33		22.00	30	33
16–17.VIII 1983 г. (<i>n</i> = 128)	8.00	85	20	2.00	40	50	
	20.00	68	8	6.00	60	30	
	24.00	40	7	10.00	80	27	
	4.00	20	40	14.00	80	33	
	8.00	80	25				

избегания высокую скорость скачкообразного движения, выедаются рыбами менее интенсивно, но продолжительность такого движения ограничена из-за большого расхода энергии. Таким образом, энергетическая невыгодность, которая ограничивает использование этого способа избегания хищника, и возрастание заметности при активном движении ограничивают использование этого защитного механизма (Ware, 1973; Eggers, 1976; Zaret, 1980). К тому же характерные движения жертвы способствуют процессу научения хищника, создавая "искомый образ", что увеличивает вероятность атаки (Confer, Blades, 1975; Furnass, 1979; Vinyard, 1980; Bohl, 1982; Godin, Keenleyside, 1984). В экспериментах была установлена способность к ускользанию кормовых организмов различных видов зоопланктона, которую определяли процентом неудачных атак рыбы. Например, эта величина колебалась от 40 до 93% при поимке рыбами диаптомусов (Kettle, O'Brien, 1978; Bohl, 1982). Опытами Дреннера с соавторами (Drenner et al., 1978, 1982) выяснено, что веслоногие рачки могут противостоять всасыванию и этим увеличивать число неудачных атак хищника. Кроме того, большая ускользающая способность веслоногих по сравнению с ветвистоусыми ракообразными обеспечивается их высокой скоростью плавания (в 10–15 раз выше, чем у кладоцер) и способностью резко менять направление во время движения. Исходя из этого, низкую ускользающую способность ветвистоусых можно объяснить особенностями их морфологии и движения.

Проанализируем на нашем материале, как различная ускользающая способность двух групп зоопланктонов отражается на составе пищи пеляди. С этой целью сопоставим данные по соотношению ветвистоусых и веслоногих ракообразных в пище рыб и по биомассе озера в этот же период (табл. 6). Для сравнения возьмем озера Обручевское, Долгое, Макаровское (с низкой биомассой бентоса), где в пище пеляди постоянно пре-

Таблица 6

Биомасса основных групп зоопланктона и их соотношение в пище пеляди в различных озерах

Год и месяц наблюдений	Доля в пище, %		Биомасса в озере, г/м ³	
	ветвистоусые	веслоногие	ветвистоусые	веслоногие
Обручевское				
1979, VI	99	1	0,9	0,2
1980, VII-IX	88	12	0,4	0,3
1981, VIII	98	2	1,4	0,4
1982, VI-X	65	8	1,3	0,5
1983, VII-IX	86	3	0,4	0,2
1984, VI-IX	73	2	1,0	0,2
Долгое				
1980, VII-IX	50	45	0,2	0,6
1982, VII	98	2	0,4	1,4
1982, X	6	88	0,2	0,9
1984, VI-IX	63	36	0,2	0,4
Макаровское				
1981, VII	52	47	0,8	1,0
1982, VIII	100	0	0,6	0,5
1982, IX	31	65	0,2	0,5
1983, VIII	57	43	0,9	0,9
1983, VIII	67	31	0,4	0,7
1983, IX	29	71	0,2	0,7
1984, VII	58	37	0,3	0,6

обладали зоопланктонные организмы при средней биомассе зоопланктона в озере 2 г/м³, а степень доминирования основных групп зоопланктона в озерах различна. В оз. Обручевском доминировали ветвистоусые ракообразные, биомасса которых за период наблюдения в три раза превышала биомассу веслоногих. Обратное соотношение (2:1) характерно для оз. Долгого, а в оз. Макаровском, где веслоногие также являлись ведущей группой, их биомасса незначительно превышает таковую ветвистоусых. Несмотря на эти различия, ветвистоусые ракообразные преобладали в пище пеляди во всех озерах. Доминирование группы веслоногих в зоопланктоне озер Долгое и Макаровское отражалось в увеличении в целом их доли в пище рыб в среднем за год от 34 до 48% и от 32 до 48% соответственно. Веслоногие даже при постоянном обилии в этих озерах преобладали в питании пеляди только в отдельные периоды (обычно осенью), когда биомасса ветвистоусых была очень мала (0,1–0,2 г/м³). Это свидетельствует о том, что ветвистоусые более доступны для пеляди из-за низкой ускользящей способности, что было подтверждено исследователями экспериментальным путем. При рассмотрении мобильности кормовых организмов нельзя не коснуться вопроса об ограниченности этой адаптации. Это проявляется особенно наглядно при уменьшении освещенности, когда зрительная ориентация уступает место сейсмочувствительной и активное движение жертв становится причиной обнаружения их рыбами.

При изучении суточного ритма пеляди нами было отмечено, что в темное время в пищевом комке резко повышается количество мигрирующих кормовых объектов, для которых характерны резкие дергающиеся движения. Например, доля *L. kindtii* увеличивалась от 5% днем, до 100% у отдельных экземпляров ночью (август 1982 г.) в пище пеляди в оз. Долгом. В оз. Обручевском в июле 1982 и 1983 гг. ночью содержимое пищевого комка было представлено *L. kindtii* или личинками и куколками хаоборусов. В темное время пелядью также потреблялись мигрирующие с характерными движениями личинки хирономид родов *Tanytarsus*, *Procladius*.

Кроме того, было прослежено изменение количества веслоногих ракообразных в пище пеляди в течение суток, доля которых повышалась в темное время суток и снижалась в светлое. Эта закономерность наглядно проявлялась в озерах, где веслоногие доминировали. Так, в оз. Долгом в августе 1982 г. днем *E. graciloides* составлял в среднем 40% по массе пищевого комка, а ночью — до 96%; в сентябре — 38 и 60% соответственно. В оз. Макаровском (июль 1984 г.) доля в пище пеляди *E. graciloides* в 12 ч равнялась 31% по массе, в 24–2 ч ночи — 53%, а в 4–8 ч утра — 21% (рис. 3). Селективное потребление копепод в темноте, по-видимому, обусловлено тремя причинами: резкие движения веслоногих, уменьшение ускользящей способности в темноте за счет уменьшения двигательной активности, увеличение вдвое концентрации веслоногих в это время в поверхностных водах.

Таким образом, с одной стороны, большая мобильность веслоногих ракообразных и активно мигрирующих кормовых объектов снижает их потребление пелядью, а с другой — способствует их преобладанию в пище при уменьшении освещенности.

СОВПАДЕНИЕ МЕСТ НАГУЛА РЫБ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЖЕРТВ

Существующая неравномерность распределения кормовых организмов отражается в изменении пищевого спектра рыб, нагуливающих в разных частях озера. В наших малых озерах можно выделить две основные зоны: пелагиаль и побережье. Поэтому было проведено сравнение данных по питанию и распределению пеляди, а также анализ проб зоопланктона, отобранных синхронно в оз. Обручевском в июне 1985 г.

Установлено, что изменения состава пищи пеляди, отловленной в разных зонах озера, определялись различиями в структуре зоопланктона пелагиали и побережья (табл. 7). Так, большая концентрация в побережье таких видов, как *B. coregoni* и *E. graciloides*, определяла их преобладание в пище пеляди. Обратная картина наблюдалась с другими веслоногими, что связано с их большей численностью в пелагиали в это время. Судя по этим данным, в озере существует разделение зон откорма трехлетней пеляди.

Изменение зоны нагула рыб также связано с их ростом. На первом году жизни пелядь в оз. Моткозеро в начале лета потребляла зарослевые формы зоопланктона (*E. lamellatus*, *Acroporus harpae*, *Camptocercus rectirostris*), что было обусловлено приуроченностью стаяк мальков к прибрежной зоне с обилием данных видов. Переход подросшей рыбы в пелагическую зону озера, где в июле в большом количестве отмечалась *L. kindtii*, отразился

Таблица 7

Состав пищи пеляди и соотношение видов зоопланктона в пелагиали и в прибрежной зоне оз. Обручевского (июнь 1985 г.)

Вид кормовых организмов	Доля в пище пеляди, % по массе	Доля в зоопланктоне, % по биомассе		
		Пелагиаль	Прибрежье	
<i>Bosmina coregoni</i>	27	11	54	22
<i>Daphnia cristata</i>	21	27	20	17
<i>Leptodora kindtii</i>	1	27	—	—
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	3	5	17	59
<i>Heterocope appendiculata</i>	27	6	7	1
Cyclopoidae	21	4	13	1

в доминировании организмов этого вида в пище пеляди. Пространственное распределение рыб связано с изменением освещенности в течение суток. В озерах Обручевском и Долгом было отмечено появление в пище пеляди в темное время суток мелких прибрежных личинок хирономид рода *Tanytarsus* и взрослых ракообразных *Sida crystallina*, *Chydorus sphaericus*, *Alona costata*, что объясняется подходом пеляди к берегам ночью. Аналогичное явление наблюдалось в озерах Чертовском и Мотк-озере, где присутствию в пище пеляди моллюсков р. *Euglesa* сопутствовали рачки *A. costata*, *E. lamellatus*, *Mesocyclops albidus* или водяные клещи и хирономиды *Tanytarsus gr. gregarius*.

Преобладание в питании пеляди озер Макаровского, Обручевского, Люпинского, Чертовского организмов пелагического зоопланктона показывает, что места нагула взрослых рыб были в основном связаны с пелагиалью (с эпилимнионом). При этом отмечена "сопряженность" потребления организмов разных видов зоопланктона, т.е. кормовые организмы некоторых видов не встречались один без другого в пищевых комках отдельных рыб, а увеличение их встречаемости и доля по массе шло параллельно. В питании пеляди в разных озерах удалось выделить несколько таких "комплексов" пищевых компонентов. Чаще всего в пище рыб встречался "комплекс" ракообразных родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*. Такая взаимосвязанность присутствия этих видов в пище объясняется их "пространственным перекрыванием" в зоопланктонном сообществе, так как, по данным А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева (1977), совпадающее распределение свойственно таким видам, населяющим эпилимнион, как *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *B. longirostris*. В пище пеляди озер Чертовского и Люпинского всегда совместно присутствовали *L. kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, причем доля этих организмов в питании повышалась синхронно в темное время суток, когда они мигрируют в поверхностные слои. Значение миграций как фактора пространственного распределения жертв, влияющего на их выбор рыбами, наглядно иллюстрирует суточная динамика состава пищи пеляди.

Неравномерность пространственного распределения жертв выражается

в их агрегированности. Зависимость питания рыб от плотности и агрегированности кормовых организмов обсуждалась многими исследователями (Ивлев, 1955; Половкова, Пермитин, 1981; Баканов, 1984; Hassel, May, 1974; Cook, Hubbard, 1977, Charnov, 1976; Comins, Hassel, 1979; Iwasa, 1982; Iwasa et al., 1981; Williams, 1983). Большая эффективность питания в скоплениях кормовых организмов объясняется Таунсендом (Townsend, Risebrow, 1982) возрастанием количества атак рыбы при использовании кроме зрения, тактильных и обонятельных рецепторов.

При анализе питания пеляди в наших озерах выяснилось, что в некоторых случаях наблюдалось резкое расхождение состава пищи одноразмерных рыб одной пробы. Причем это сопровождалось питанием отдельных групп рыб только одним видом корма. Например, у рыб в оз. Чертовском (26.VI 1984 г.) содержимое пищевых комков было представлено моллюсками или *B. obtusirostris*. В Буозере-1 (12.IX 1985 г.) одни сеголетки имели в составе пищи только куколок поденок, другие — веслоногого рачка *H. appendiculata*, третьи — *B. obtusirostris*. В оз. Долгом (5.X 1984 г.) желудочно-кишечный тракт одних рыб был заполнен *B. longirostris*, других — *M. leuckarti* или личинками хируномид и хаоборусов у одних и *M. leuckarti* у других (24. IV 1983 г.). Отдельное нахождение двух видов босмин (*B. coregoni*, *B. obtusirostris*) в пище двухлетков пеляди, одновременно отловленных в оз. Обручевском (23. VI 84 г.), можно объяснить только откормом рыб на разных пятнах, образованных в озере этими организмами.

По литературным данным известно, что перечисленные выше кормовые организмы обладают способностью к образованию плотных скоплений. Неравномерность потребления кормовых объектов особенно возрастала в темное время суток, так как сейсмочувствительное восприятие зависит от плотности и миграций жертв (Costa, Cummins, 1972). Например, в оз. Обручевском пелядь, отловленную ночью (июль 1982, 1983 гг.), четко можно было разделить по составу пищи на две группы: с личинками хаоборусов и с *L. kindtii*.

Таким образом, неравномерность присутствия кормовых объектов в пище пеляди и выбор жертв отражали агрегированность кормовых организмов в озере в соответствующий период.

СУТОЧНАЯ РИТМИКА ПИТАНИЯ ПЕЛЯДИ

При зрительной ориентации заметность жертв находится в большой зависимости от освещенности. Для потребления планктонных рачков существует порог минимальной освещенности (Гирса, 1959; Vlastex, 1968). Значение пороговой освещенности отрицательно скоррелировано с размером рыбы (Павлов, Сбикин, 1967). Немаловажное значение для рыб имеет характер освещения их жертв и контрастность, которая увеличивается с наличием фона (Протасов, 1968; Протасов, Сбикин, 1970; Zaret, 1980; Janssen, 1981, 1982). С уровнем освещенности непосредственно связана дальность видимости у рыб, а также расстояние, с которого проявляется реакция на жертву (Гирса, 1959; Зуссер, 1961; Wright, 1981; Townsend, Risebrow, 1982; и др.).

Увеличение степени доступности корма при низкой освещенности дости-

гается помимо зрения за счет органов боковой линии и хеморецепции (Канаева, 1956; Дислер, 1960; Janssen, 1982; Townsend et al., 1982; и др.). По мнению И.И. Гирсы (1981), переход на восприятие другими органами чувств у "зрительного" потребителя снижает интенсивность питания, так как зрение является наиболее универсальным анализатором. Изменение освещенности, меняя значение отдельных рецепторов в добывании пищи, определяет суточный ритм питания.

Необходимо подчеркнуть, что состав пищи пеляди в течение суток изменяется. Как по нашим данным, так и по материалам других авторов, в светлое время в пище пеляди преобладали ветвистоусые ракообразные, в сумерки увеличивалось количество веслоногих, а в ночное время возрастала доля активно мигрирующих форм и крупных объектов (Сычева, 1955; Подболотова, 1977; Новоселова, 1982; Алексеев, 1984; "Исследование взаимосвязи...", 1986; и др.). На Севере в условиях постоянной освещенности (в Архангельской области в июне), когда пелядь питалась многочисленным в озере зоопланктоном, в ночные часы в пище отмечены хирономиды и воздушные насекомые (Новоселов, 1984).

Суточная динамика пищевого спектра определяется поведенческими реакциями кормовых организмов и изменениями поисковых способностей рыб при различной освещенности. С одной стороны, преимущественное потребление в светлое время суток зоопланктонных организмов связано с большой доступностью зоопланктона для пеляди как визуального охотника, обитающего в толще воды, а с другой — с особенностями кормовой базы озер, имеющих очень низкий уровень развития зообентоса к тому же ей малодоступного из-за газового режима и состояния грунтов. Поэтому в темное время суток, когда поиск связан с работой органов боковой линии, в пище пеляди появлялись только мигрирующие бентические формы. Их дополнили имаго насекомых и семена растений. Ночью состав пищи у рыб со зрительной ориентацией более всего скоррелирован с активностью кормовых организмов в этот период (Ware, 1973). О значении движения и размеров кормовых объектов для их выбора рыбой уже упоминалось при обсуждении вопроса о заметности жертв. Так, доступность *L. kindtii* и хаборусов для пеляди увеличивалась именно в темное время суток, когда в сумерки начинаются активные миграции этих организмов в поверхностные слои воды с образованием скоплений. Резкие, дергающиеся движения видов-жертв в сочетании с крупными размерами способствовали их обнаружению рыбами. Воздушные насекомые, вылет которых бывает в вечерние часы, потреблялись обычно рыбами ночью и их доля, как и семян растений, возрастала в ветреную погоду.

В экспериментах было установлено (Schwartz, Hasler, 1966; Schwartz, 1971), что сиговые улавливают источник поверхностного волнения, сходного с тем, которое создает упавшее в воду насекомое. Колебания воды, вызываемые жертвой, находящейся на большом расстоянии, служат потенциальным стимулом для механорецепторов боковой линии. Возрастание количества куколок хирономид в утренние часы было связано с их массовым вылетом в это время суток (Заболоцкий, 1968). Следует заметить, что доля таких зоопланктеров, как *E. graciloides*, *D. brachyurum*, *L. kindtii*, представителей родов *Daphnia* и *Bosmina*, в пище пеляди значительно изменялась на протяжении суток, что обуславливалось их вертикальными

миграциями в исследуемых озерах (данные суточных зоопланктонных проб, отобранных послойно в соответствующие периоды). Активные вертикальные миграции этих зоопланктонных организмов описаны многими авторами.

Итак, суточные изменения состава пищи пеляди определялись главным образом изменением доступности кормовых организмов в соответствии с их биологией. Влияние освещенности, температуры и погодных условий проявлялось через изменение поведения организмов.

ДОСТУПНОСТЬ КОРМОВЫХ ОРГАНИЗМОВ И ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ В ПИТАНИИ ПЕЛЯДИ

Проведенный нами анализ показал, что состав пищи определялся размерами и заметностью кормовых организмов, их численностью и распределением в озере в зависимости от условий среды. Эти факторы обуславливали суточную и сезонную динамику питания.

Между кормовыми организмами и рыбами существуют сложные взаимоотношения, где пищевые адаптации неотделимы от оборонительных. Оборонительно-пищевые связи обычно рассматриваются на поведенческих реакциях рыб, но нам кажется, что понятие о триотрофе (Мантейфель, 1961) можно с успехом использовать для анализа взаимоотношений организмов на разных трофических уровнях. С этой точки зрения были прослежены пищевые отношения в пределах триотрофа зоопланктон—хаборус—рыба, что позволило проанализировать зависимость суточного изменения интенсивности питания рыб от пространственно-временного распределения кормовых организмов.

В оз. Макаровском как рыбами, так и личинками хаборуса преимущественно потреблялись диаптомусы и дафнии, которые доминировали в зоопланктоне озера и имели выраженные суточные миграции. В свою очередь личинки хаборуса наиболее интенсивно выедались рыбами в сумерки во время их подъема для откорма к поверхности воды вслед за диаптомусами. Установлено, что перемещение хищников первого (личинки хаборуса) и второго (пелядь) порядков четко связано с изменением послойно-го распределения жертв в толще воды (рис. 4).

В.С. Ивлев: (1955) рассматривал доступность кормовых организмов как составной элемент избирательности. Он подчеркивал, что выбор кормовых объектов, их предпочтительность зависят от поисковых возможностей рыб, поэтому большая или меньшая избирательность характерна для каждого вида рыб. Попытки разграничить предпочтительность и доступность корма привели к тому, что под избирательностью многие исследователи стали понимать излюбленность, т.е. потребление данным видом рыб определенных кормовых организмов. Для разделения потребляемых организмов на излюбленные и избегаемые используются разные индексы элективности. Недостатки индекса элективности неоднократно обсуждались в литературе. Хиатт К.Д. (1983) различает три основных момента, влияющих на достоверность этого показателя. Во-первых, неудачное взятие проб при изучении кормовой базы в местах обитания потребителей, особенно при высокой агрегированности кормовых организмов, плохой изученности распределения рыб, является причиной недостаточной репрезентативности данных. Во-вторых, существует неодинаковая вероятность поимки определенных

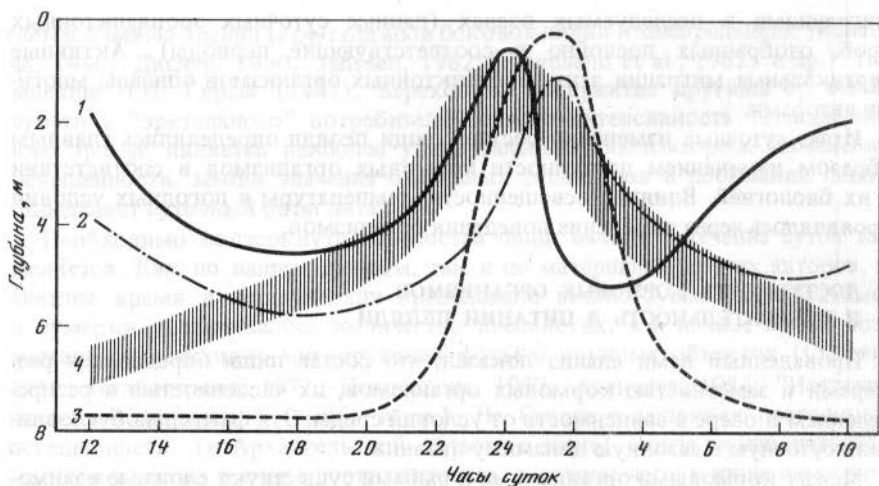


Рис. 4. Схема суточных миграций диаптомусов (1), дафний (2), личинок хаборуса (3) и пеляди (4) в оз. Макаровском (июль 1984 г.)

кормовых организмов орудиями лова и хищниками. В-третьих, скорость переваривания кормовых объектов различна, что может вызвать неправильную оценку их роли в питании. Объяснение отсутствия в пище многочисленных в озере кормовых организмов "избеганием" их рыбами (на основании отрицательных значений индекса) приводит к затушевыванию истинных причин выбора жертвы. На самом деле, отрицательные индексы элективности могут свидетельствовать не об избегании данного корма, а о его недостатке (Гурова, Пастухова, 1974) или о его недоступности. Можно согласиться с мнением Бола (Bohl, 1982), что применение этого индекса особенно ограничено в естественных экосистемах, где концентрации гидробионтов значительно варьируют и способность жертв к ускользанию может реализовываться в полной мере.

Особенно часто в рыбохозяйственных исследованиях оперируют понятием "избирательность", так как выращивание рыб требует прогноза питания вселяемых видов. При этом разноречивая трактовка избирательности в питании рыб приводит авторов к противоположным выводам при обобщении совершенно однозначного материала. Наглядной иллюстрацией этому положению служат обширные литературные сведения по питанию пеляди — одного из основных объектов акклиматизации и товарного выращивания.

Высокая пищевая пластичность пеляди в изменяющихся условиях обитания в естественном ареале и при акклиматизации проявляется как в разнообразии пищевого спектра, так и в потреблении наиболее массового и доступного корма. В работах по питанию пеляди под избирательностью подразумевается способность рыб потреблять излюбленные виды кормовых организмов. С этих позиций смешанное питание и потребление пелядью массовых организмов в водоеме как зоопланктона, так и бентоса рассматривается как доказательство отсутствия избирательности в питании данного вида (Гордеева, 1964; Горбунова, 1979; Ерещенко и др., 1975; Салазкин, Филимонова, 1974; Фролова, 1976; Боярских, Толонтаев, 1977;

и др.). Многие исследователи считают, что планктофаг-пелядь обладает ярко выраженной избирательностью и питается излюбленными видами зоопланктона. Если суммировать сведения разных авторов (Максимова, 1965; Подболотова, 1965; Крохалевская, Крохалевский, 1980; и др.), то список излюбленных организмов включает почти все распространенные виды планктона. Данные о потреблении пелядью смешанной пищи в этом случае объясняются вынужденным питанием. Под вынужденным питанием планктофагов понимают потребление организмов, не относящихся к зоопланктону, которые классифицируются как "несвойственный корм" (Бурмакин, 1953; Абросов, 1967; Подболотова, 1965; 1977; Мельничук, 1980; и др.). Переход на смешанное "вынужденно" питание связывают с пороговой (1,0 или 4,0 г/см³) биомассой зоопланктона и считают это причиной замедления темпа роста пеляди. Хотя накоплены факты о смешанном питании пеляди и при высокой биомассе зоопланктона (Венглинский, 1966; Кириллов, 1972; Брендаков и др., 1981; Новоселова, 1982; и др.), а также при увеличении темпа роста рыб при переходе на потребление бентосных форм (Лоскутова, Соловов, 1969; Конурбаев, Толонбаев, 1977; и др.), Г.Л. Мельничук (1982) в сводке по питанию пеляди в разнотипных водоемах отмечает высокий прирост ихтиомассы у пеляди при питании хирономидами и бокоплавами (озера Забайкалья), хирономидами (некоторые озера Ленинградской и Псковской областей), бокоплавами и имаго насекомых (озера Казахстана).

В наших озерах темп роста пеляди не снижался при питании бентосными организмами, когда их доступность была высокой. Например, потребление пелядью моллюсков, обильных в оз. Чертовском, не сказалось отрицательно на росте четырехлетков в 1978 г. В Моткозере в 1981 г. при переходе сеголетков на питание зообентосом к осени темп роста увеличился почти в 4 раза. В 1982 г. сеголетки пеляди достигли навески выше нормативной (27–33 г) при аналогичном питании. В Буозере-2 в 1980 г. в пище сеголетков преобладали бентосные организмы, а в 1981 г. потреблялся только зоопланктон, но навеска сеголетков к концу периода выращивания в обоих случаях была практически равной. В то же время планктонное питание пеляди в оз. Обручевском в 1979–1980 гг. сопровождалось низким темпом роста. Например, масса в возрасте 3+ равнялась 90 г, в возрасте 4+ – 123 г.

С нашей точки зрения, питание не может быть вынужденным, оно дает больше или меньше энергии. Если же вводить условное понятие, то с рыбоводной точки зрения потребление какого-то корма может окупаться или нет. При этом "выгодность питания" обратно пропорциональна энергии, затраченной на добычу корма, и прямо пропорциональна его калорийности и усвояемости. Определяющим моментом является доступность, увеличение которой может компенсировать низкую калорийность и усвояемость корма.

С этой позиции зоопланктон для пеляди чаще всего является наиболее доступным кормом (обитание организмов в толще воды, малые размеры зоопланктеров и невысокие скорости плавания). Но будет неправильным сводить статус пеляди только к питанию зоопланктоном и считать только его "свойственным кормом". Необходимо учитывать, что потребляя организмы, формально относящиеся к бентосу, но ведущие в определенной

время планктонный образ жизни (в частности, мигрирующие личинки, куколки хирономид и хаборусов), пелядь при обитании в толще воды сохраняет планктонный тип питания.

Из наших материалов следует, что наряду с зоопланктоном бентосные организмы играли значительную роль в питании пеляди. Бентосные формы присутствовали в пище пеляди всех возрастов и во всех озерах, а их доля зависела от обилия зообентоса, его разнообразия, сезонной динамики и миграционных особенностей гидробионтов. Анализ данных по потреблению пелядью бентосных форм особенно четко выявил значение доступности пищи, которая преломляется через такие абиотические факторы, как прозрачность воды, состояние илов, кислородная стратификация. Например, высокая прозрачность воды и наличие песчаных участков в озерах Чертовском и Моткозере облегчали потребление моллюсков, значение которых в пище в отдельные периоды доходило до 64 и 77% соответственно. Жидкие илы и дефицит кислорода в озерах Обручевском и Долгом обусловили наличие в пище пеляди только активно мигрирующих бентосных форм.

Благоприятной предпосылкой для питания бентосом служили его высокая биомасса и богатство видового состава. Так, в Буозере-2 с биомассой зообентоса 27 г/м² и обилием пелофильных личинок в питании пеляди в 1980 г. разнообразно представлены бентические пищевые компоненты (до 42% массы). Но в этом случае на соотношение различных бентосных организмов в пище оказывали влияние не столько их биомасса в озере, сколько их различная доступность вследствие высокой зарастаемости водоема.

По данным Ю.В. Герасимова (1982), доступность кормовых организмов в зарослях макрофитов для рыб значительно ниже из-за ухудшения видимости и стесненности маневра. Отмечается, что подвижность личинок поденок в этих условиях служит для них довольно надежным оборонительным средством. Вероятно поэтому поденки в пище пеляди Буозера-2 занимали гораздо меньшее место (5% по массе), чем хирономиды (37%), несмотря на то, что поденки доминировали в озере, т.е. не всегда массовый вид является наиболее доступным для потребления. Большое влияние на доступность бентосных организмов оказывает как их агрегированность, так и гетерогенность среды (состояние грунтов, заросли и т.д.).

В связи с этим необходимо еще раз подчеркнуть, что не следует отождествлять доступность с массовостью кормовых организмов (Ивлев, 1955; Винберг, 1972; Кудринская, 1978) и использовать в рыбохозяйственных исследованиях в качестве критерия кормности озера только значение их биомассы. Естественно, обилие организмов увеличивает их доступность для рыб, так как с численностью положительно коррелирует частота встреч хищника и жертвы. Повышение агрегированности увеличивает интенсивность питания, сокращая время и затраты энергии на поиски жертвы. Кроме того, следует учитывать мобильность и размер кормовых организмов (точнее, соотношение размеров рыбы и жертвы), от чего зависят траты энергии на поимку и обработку жертвы.

Итак, при исследовании питания пеляди в озерах Вологодской области нами было установлено разнообразие ее пищевого спектра, зависимость

качественного и количественного составов пищи от доступности кормовых организмов. Выбор жертв пелядью зависел от обилия кормовых организмов, их размеров, пигментированности, мобильности, агрегированности и суточных миграций. Важную роль при этом играли следующие абиотические факторы: освещенность, температурный режим, ветровое перемещение, зарастаемость озера, состояние грунтов, прозрачность воды и кислородная стратификация. Различия в доступности кормовых организмов определяли селективность питания пеляди, которая выражалась в другом процентном соотношении разных компонентов пищи по сравнению со средой.

Следует также упомянуть, что выдвинутые В.С. Ивлевым (1955) положения послужили толчком для начала обширных экспериментальных работ за рубежом по изучению механизма селективности. Внимание трофологов привлечено к изучению факторов, влияющих на выбор жертвы. На основе полученных данных созданы модели стратегии питания, учитывающие как поведенческие особенности рыб и кормовых организмов, так и влияние абиотических факторов. Селективный характер питания рыб обсуждается в рамках теории "оптимального добывания пищи" (MacArthur, Pianka, 1966; Holling, 1966; Werner, Hall, 1974; Confer, Blades, 1975a,b; Eggers, 1977; Glasser, 1982; и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Абросов В.Н.* Изучение биологии и экологии пеляди в связи с ее акклиматизацией // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 79–89.
- Алексеев Г.А.* Суточный ритм питания двухлукток пеляди и пелчира в озере Малый Окуненок // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 222. С. 31–37.
- Баканов А.И.* К вопросу о доступности бентоса для рыб Рыбинского водохранилища // ИБВВ АН СССР. 1984. № 62. С. 26–30.
- Богданова Л.С.* Методика перевода личинок сига на активное питание // Рыб. хоз-во. 1965. № 11. С. 10–11.
- Богданова Л.С.* О морфо-экологической специализации процесса перехода личинок рыб на эндогенное питание // Экологическая пластичность половых циклов и размножение рыб. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 146–160.
- Болотова Н.Л.* Питание пеляди в некоторых озерах Вологодской области // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 59–69.
- Болотова Н.Л.* Взаимоотношения рыб с кормовой базой малых озер, заселяемых сига-ми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 19 с.
- Боруцкий Е.В.* О кормовой базе рыб // Тр. Ин-та морфол. животных им. А.Н. Северцова АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 5–61.
- Боруцкий Е.В.* О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей: Совещ. по динамике численности рыб в 1960 г. // Тр. совещ. ихтиол. комис. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 67–77.
- Боярских И.Л., Толонтаев С.Б.* Предварительные данные о питании рыб в озере Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 61–66.
- Брендаков М.Н., Вышегородцев А.А., Долгин В.И.* Роль моллюсков в питании рыб в водоемах Севера Западной Сибири // Исследование бентоса, планктона и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 53–57.
- Бурмакин Е.В.* Биология и рыбохозяйственное значение пеляди // Тр. Барабин. отд-ния ВНИОРХ. 1953. Т. 6, вып. 1. С. 64–75.
- Венглинский Д.Л.* Питание пеляди и некоторых других рыб озер бассейна р. Вилюя // Тр. Ин-та биологии. 1962. Вып. 8. С. 101–135.
- Венглинский Д.Л.* Эколого-морфологические особенности пеляди субарктических водоемов // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. 1966. Т. 49. С. 17–36.
- Винберг Г.Г.* Комментарий о статье Козловой И.В. "Опыт расчета общей продукции

- зоопланктона на примере Уральских озер" // Гидробиол. журн. 1972. № 3. С. 134–136.
- Волкова Л.А.* Роль зрения в поведении байкальского омуля // Тез. докл. конф. "Сенсорная физиология рыб". Апатиты: Кольск. фил. АН СССР, 1984. С. 20–22.
- Волощенко Б.Б.* Питание и рост пеляди, чира и их реципрокных гибридов в прудах Литовской ССР. М.: ГосНИОРХ, 1974. Т. 92. С. 79–89.
- Герасимов Ю.В.* О влиянии поведения беспозвоночных в зоне зарослей по их доступности для рыб. Борок: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1982. 8 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ 24 авг. № 4662–82 Деп.).
- Гилларов А.М.* Роль хищников в регуляции видового разнообразия пресноводного зоопланктона // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 2. С. 33–38.
- Гилларов А.М.* Факторы регуляции численности пресноводных планктонных ракообразных // Там же. 1982. Т. 27, № 5. С. 26–40.
- Гирса И.И.* Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 118–128.
- Гирса И.И.* Освещенность и поведение животных. М.: Наука, 1981. С. 165.
- Горбунова З.А.* Разведение и товарное выращивание пеляди в малых озерах в целях повышения их рыбопродуктивности // Тр. Север. науч.-исслед. и проект.-констр. ин-та рыб. хоз-ва. 1979. Т. 8, ч. 2, С. 1–44.
- Гордгева Л.Н.* Питание пеляди в Вешкелицких озерах // Рыбное хозяйство Карелии. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1964. Т. 3. С. 65–70.
- Горлачев В.П., Горлачева Е.П.* Биология пеляди Краснокаменского водохранилища // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С. 39–41.
- Грандшевская-Дексбах М.Л., Ожегова В.Г.* О сохранении жизнеспособности яиц *Coregonus*, прошедших через кишечник ладожского рипуса // Зоол. журн. 1950. Т. 29, № 5. С. 476–477.
- Гундризер А.Н.* Роль моллюсков в питании рыб водоемов бассейна нижнего Енисея // Исследование планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1981. С. 49–52.
- Гурова Л.А., Пастухова В.Д.* Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука, 1974. 186 с.
- Дислер Н.Н.* Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М.: Наука, 1960. 310 с.
- Ерещенко В.И., Вотинин Н.П., Глушакова В.И.* Выращивание пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) в водоемах Восточного Казахстана // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 104. С. 95–117.
- Желтенкова М.В.* О влиянии условий откорма на популяцию рыб // Тр. ВНИРО. 1958. Т. 24. С. 102–126.
- Заболоцкий А.А.* Личинки хирономид озер Карелии и потребление их рыбами // Сырьевые ресурсы внутренних водоемов Северо-Запада. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1968. С. 224–239.
- Зуссер С.Г.* Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб // Тр. ВНИРО. 1961. Т. 44. С. 177–186.
- Зуссер С.Г.* Суточные вертикальные миграции. М.: Пищ. пром-сть, 1971. С. 224.
- Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья / Под ред. А.Ф. Алимова. Л.: Наука, 1986. 232 с.
- Канаева И.П.* Суточные изменения в питании азовской перкарины // Вопр. ихтиологии. 1956. Вып. 7. С. 52–59.
- Кириллов Ф.Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 350 с.
- Конурбаев А.О., Толонбаев С.Б.* Рыбохозяйственное освоение озера Сон-Куль // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. С. 78–87.
- Крохалевская Н.Г.* Возрастные и сезонные особенности питания пеляди в водоемах Нижней Оби // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведения сиговых рыб. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 55–57.

- Крохалева Н.Г., Крохалевский В.Р.* Особенности питания пеляди в пойменных водоемах Нижней Оби // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С. 79–87.
- Кудринская О.И.* Степень обеспеченности пищей личинок различных видов рыб в зависимости от развития кормовой базы в водоеме // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 2. С. 268–276.
- Лоскутова Г.Ф., Соловов В.П.* О питании пеляди в озере Долгом (Алтайский край) // Гидробиол. журн. 1969. Т. 5, № 6. С. 101–103.
- Максимова Г.Д.* Исследование питания сеголетков чудского сига, пеляди и нельмы в Себекском сеговом питомнике // Тез. докл. I съезда ВГБО "Вопросы гидробиологии". М.: Наука, 1965. С. 274–275.
- Мантейфель Б.П.* Вертикальные миграции морских организмов: Об адекватном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР. 1961. Вып. 39. С. 5–46.
- Мантейфель Б.П.* Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 220 с.
- Мантейфель Б.П., Гурса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С.* Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 3–82.
- Медников Б.М.* Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов // Вопр. ихтиологии. 1962. Т. 2, № 2. С. 299–308.
- Мельничук Г.Л.* Применение ихтиотрофологических данных для расчета норм посадки рыб в озера на товарное выращивание // Изв. ГосНИОРХ. 1980. Т. 158. С. 3–8.
- Мельничук Г.Л.* Питание и пищевые потребности пеляди, выращиваемой в малых озерах Карельского перешейка // Пищевые потребности рыб и их обеспечение в водоемах разного типа. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 177. С. 3–11.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михеев В.Н.* Размерный состав и видовое разнообразие жертв у личинок плотвы // Поведение и распределение молоди рыб. М.: Наука, 1984. С. 84–93.
- Новоселов А.П.* Морфо-экологическая изменчивость печорской пеляди при акклиматизации ее в водоемах Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Новоселова З.И.* Использование прудов-спутников для получения жизнестойкой молоди ценных видов рыб в условиях Алтайского края // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 182. С. 143–149.
- Павлов Д.С., Сбкин Ю.П.* Изучение спектральной и пороговой чувствительности зрения методом оптомоторной реакции // Поведение и рецепция рыб. М.: Наука, 1967. С. 74–79.
- Пианка Э.К.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Пионтовский С.А.* Экология поведения веслоногих ракообразных. Киев: Наук. думка, 1985. 115 с.
- Подболотова Т.И.* Пищевые взаимоотношения молоди рыб в малых лесных озерах-ламбах // Тез. докл. I съезда ВГБО "Вопросы гидробиологии". М.: Наука, 1965. С. 340–341.
- Подболотова Т.И.* Питание и пищевые взаимоотношения сиговых рыб, выращиваемых в озерах Южной Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1977. С. 134–135.
- Подболотова Т.И.* Питание и рост пеляди в Коверламбе // Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озер Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 90–107.
- Половова С.Н., Пермитин И.Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Тр. ИБВВ АН СССР. 1981. Вып. 47 (50). С. 3–35.
- Попов Е.П.* Выращивание сеголетков пеляди в озерах, подготовленных химическим методом // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 64. С. 84–94.
- Попова О.А.* Экология щуки и окуня в дельте Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М.: Наука, 1965. С. 91–172.
- Попова О.А.* Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 13–47.

- Протасов В.Р.* Зрение и ближняя ориентация рыб. М.: Наука, 1968. 205 с.
- Протасов В.Р., Сбекин Ю.Н.* Морфологические и функциональные особенности зрения рыб // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 115–149.
- Пуцаева Т.Я.* Зависимость размерной структуры популяции *Daphnia pulex* (De Geer) от потребления их рыбами // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, № 5. С. 60–62.
- Радаков Д.В., Протасов В.Р.* Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб: Справочник. М.: Наука, 1964. 50 с.
- Решетников Ю.С.* Питание разных внутривидовых форм сига из ряда озер Лапландского заповедника // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 4 (33). С. 679–694.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 260 с.
- Решетников Ю.С., Михайлов В.В.* Исследование пищевых взаимоотношений рыб и обеспеченности их пищей на модели // Наст. сб.
- Салазкин А.А.* О питании нельмы и сиговых рыб в полоях Оби и Иртыша // Изв. ГосНИОРХ. 1969. Т. 65. С. 121–130.
- Салазкин А.А., Филимонова О.А.* Наблюдение за ростом и питанием сеголетков пеляди в карасевом озере Атлер Кондинского района Ханты-Мансийского округа // Материалы Всерос. совещ. по пробл. "Развитие интенсивного озерного хозяйства на базе выращивания сиговых". Л.: ГосНИОРХ, 1974. С. 66–89.
- Скопцов В.Г., Величко Г.М., Колядин С.А.* Некоторые вопросы питания и роста пеляди в условиях товарного выращивания // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1983. С. 141–145.
- Соловкина Л.Н.* Рост и питание рыб Вашутинских озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М.: Наука, 1966. С. 137–163.
- Судаков В.М.* Рост и питание сеголетков пеляди в карасевых озерах Ханты-Мансийского округа // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по биол. и биотехн. разведению сиговых рыб. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1977. С. 108–109.
- Сычева А.В.* О суточном ходе питания пеляди // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 173–178.
- Тихомирова Л.П.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб в озере Кривом // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 99. С. 101–122.
- Тихомирова Л.П.* Питание и пищевые потребности рыб оз. Пелюга // Изв. ГосНИОРХ. 1980. Т. 159. С. 97–108.
- Туарина П.Я., Постников В.М.* Питание и пищевые взаимосвязи рыб водоемов Илринско-Анхойской системы // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 71. С. 261–282.
- Фролова Л.И.* Биология пеляди из опытных озер Целиноградской области // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 94. С. 112–120.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 1952. 286 с.
- Хватт К.Д.* Стратегия питания // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 70–111.
- Blaxter J.H.S.* Visual thresholds and spectral sensitivity of herring larvae // J. Exp. Biol. 1968. Vol. 48. P. 39–53.
- Bohl E.* Food supply and prey selection in planktivorous Cyprinidae // Oecologia. 1982. Vol. 53, N 1. P. 134–138.
- Brooks J.L.* Predation and relative helmet size in cyclomorphic *Daphnia* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1965. Vol. 53, N 1. P. 119–126.
- Brooks J.L.* The effects of prey selection by lake planktivores // Syst. Zool. 1968. Vol. 17, N 3. P. 273–291.
- Charnov E.L.* Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Pop. Biol. 1976. Vol. 9. P. 129–136.
- Comins H.N., Hassel M.P.* The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48. P. 335–351.
- Confer J.L., Blades P.I.* Omnivorous zooplankton and planktivorous fishes // Limnol. Oceanogr. 1975a. Vol. 20. P. 571–579.
- Confer J.L., Blades P.I.* Reaction distance to zooplankton by *Leponus gibbosus* // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. 1975b. Vol. 19, pt 3. P. 2493–2497.
- Confer J.L., Howick G.L., Cornette N.H.* et al. Visual predation by planktivores // Oikos. 1978. Vol. 31. P. 21–37.

- Cook R.M., Hubbard S.F. Adaptive searching strategies in insect parasites // *J. Animal Ecol.* 1977. Vol. 46. P. 115-125.
- Costa R.R., Cummins K.W. The contribution of *Leptodora* and other zooplankton to the diet of various fish // *Amer. Midl. Nat.* 1972. Vol. 87. P. 559-564.
- Crowder L.B., Binkowski F. Foraging behaviors and the interaction of alewife, *Alosa pseudoharengus*, and bloaster, *Coregonus hoyi* // *Environ. Biol. Fish.* 1983. Vol. 8, N 2. P. 105-113.
- Drenner R.W., Strickler J.R., O'Brien W.G. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish // *J. Fish Res. Board Canad.* 1978. Vol. 35, N 10. P. 1370-1373.
- Drenner R.W., Vinyard G.Lg., Cophen M., McComas S.R. Feeding behavior of the cichlid, *Sarotherodon galileum*: selective predation on Lake Kinnert zooplankton // *Hydrobiologia.* 1982. Vol. 87, N 1. P. 17-20.
- Eggers D.M. Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption // *J. Fish Res. Board Canad.* 1976. Vol. 33, N 9. P. 1964-1971.
- Eggers D.M. The nature of prey selection by planktivorous fish // *Ecology.* 1977. Vol. 58. P. 46-59.
- English K.K. Predator-prey relationships for juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, feeding on zooplankton in "in situ" enclosures // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983. Vol. 40, N 3, P. 287-297.
- Furnass T.I. Laboratory experiments on prey selection by perch fry (*Perca fluviatilis*) // *Freshwater Biol.* 1979. Vol. 9. P. 33-44.
- Glasser G.W. A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialists // *Amer. Natur.* 1982. Vol. 119, N 2. P. 250-262.
- Godin G.G., Keenleyside M.H.A. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (*Teleostei, Cichlidae*): a test of the ideal free distribution theory // *Anim. Behav.* 1984. Vol. 32, N 1. P. 120-131.
- Gliwicz Z.M. Food and predation in limiting clutch size of cladocerans // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1981. Vol. 21, pt 3. P. 1962-1966.
- Grossman G.D. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilisation in the Bay Goby (*Pisces: Gobiidae*) // *Oecologia.* 1980. Vol. 47. P. 233-238.
- Hassel M.P., May R.M. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability // *J. Anim. Ecol.* 1974. Vol. 43. P. 567-594.
- Holling C.S. The functional response of invertebrate predators to prey density // *Mem. Entomol. Soc. Canad.* 1966. Vol. 48. P. 1-87.
- Iwasa G. Vertical migration on zooplankton: a game between predator and prey // *Amer. Natur.* 1982. Vol. 120, N 2. P. 171-180.
- Iwasa G., Higashi M., Iamamura N. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy // *Amer. Natur.* 1981. Vol. 117, N 5. P. 710-723.
- Jacobs J. Influence of prey size, light intensity and alternative prey on the selectivity of plankton feeding fish // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1978. Vol. 20, pt 4. P. 2461-2466.
- Janssen G. Comparison of searching behavior for zooplankton in an obligate planktivore blueback herring (*Alosa aestivalis*) and a facultative planktivore bluegill (*Lepomis macrochirus*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. Vol. 39, N 12. P. 1649-1654.
- Janssen G. Searching for zooplankton just outside Snee's window // *Limnol. and Oceanogr.* 1981. Vol. 26, N 6. P. 1168-1171.
- Kettle D., O'Brien W.J. Vulnerability of arctic zooplankton species to predation by small lake trout (*Salvelinus namaycush*) // *J. Fis. Res. Board Canad.* 1978. Vol. 35, N 11. P. 1495-1500.
- Kislalioglu M., Gibson R.N. Prey handling time and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.) // *J. Exp. Biol. and Ecol.* 1976. Vol. 25. P. 151-158.
- Lebrasseur R.J. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes // *J. Fish Res. Board Canad.* 1969. Vol. 26, N 6. P. 1632-1645.
- MacArthur R.R., Pianka E.R. On optimal use of patchy environment // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100, N 916. P. 603-609.
- Mellors W.K. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion // *Ecology.* 1975. Vol. 56, N 4. P. 974-980.

- O'Brien W.J. The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton // Amer. Sci. 1979. Vol. 67, N 5. P. 572-581.
- O'Brien W.J., Slade N.A., Vinyard I.L. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochilus*) // Ecology. 1976. Vol. 57, N 6. P. 1304-1310.
- Schmidt D., O'Brien W.J. Planktivorous feeding ecology of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39, N 3. P. 475-482.
- Schmidt R.H., Halbrook S.J. Tape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish // Ecologia. 1984. Vol. 63, N 1. P. 6-12.
- Schwartz E. Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische // Ztschr. vergl. Physiol. 1971. Bd. 74. S. 64-80.
- Schwartz E., Hasler A.D. Perception of surface waves by the blackstripe topminnow, *Fundulus notatus* // J. Fish. Res. Board Canad. 1966. Vol. 23, N 9. P. 1331-1352.
- Stenson J.A.E. Differential predation by fish on two species of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) // Oikos. 1978. Vol. 31, N 1. P. 98-101.
- Stenson J.A.E. The role of predation in the evolution of morphology, behaviour and life history of two species of *Chaoborus* // Ibid. 1981. Vol. 37, N 3. P. 323-327.
- Townsend C.R., Risebrow A.J. The influence of light level on the functional response of a zooplanktonivorous fish // Oecologia. 1982. Vol. 53, N 3. P. 293-295.
- Vinyard G.L. Differential prey vulnerability and predator selectivity effects of evasive prey on bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) predation // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 12. P. 2294-2299.
- Vinyard G.L., O'Brien W.J. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*) // J. Fish. Res. Board Canad. 1976. Vol. 33, N 12. P. 2845-2849.
- Vuorinen I., Rajasilta M., Salo J. Selective predation and habitat shift in a copepod species-support for the predation hypothesis // Oecologia. 1983. Vol. 59. P. 62-64.
- Zaret T.M. Predation and freshwater communities. New Haven; L.: Yale Univ. press, 1980. 187 p.
- Zaret T.M., Kerfoot W.C. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body-size selection versus visibility selection // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 232-237.
- Ware D.M. Predation by rainbow-trout (*Salmo gairdneri*): the effect of experience // J. Fish Res. Board Canad. 1971. Vol. 28, N 12. P. 1847-1852.
- Ware D.M. Fish of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Fish Res. Board Canad. 1973. Vol. 30, N 6. P. 787-797.
- Werner E.E. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications // J. Fish Res. Board Canad. 1974. Vol. 31, N 9. P. 1531-1536.
- Werner E.E., Hall D.J. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis microchirus*) // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 1042-1052.
- Williams J.B. A study of summer mortality factors for natural populations of Chydoridae (Cladocera) // Hydrobiologia. 1983. Vol. 107, N 2. P. 131-139.
- Wright D. The planktivorous feeding behavior of white crappie (*Pomoxis annularis*): field testing a mechanistic model // Ph.D. thesis, Univer. 1981. Kansas: Lawrence, KS. 116 p.