



СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПИЩЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ РЫБ

А. А. ШОРЫГИН

Лаборатория гидробиологии ВНИРО

В двух предыдущих статьях [5, 6] нами был предложен количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб. В первой из этих статей, посвященной изучению питания и пищевых отношений каспийских бычков, отсутствие данных о количестве пищи, потребляемой бычками за единицу времени, заставило нас идти кружным путем и только во второй мы смогли представить предложенный нами способ в его чистом виде. Вкратце он заключается в следующем. Сила пищевой конкуренции, существующая между двумя видами, в первую очередь зависит от двух моментов — во-первых, от характера питания обоих конкурентов, а именно от степени сходства состава их пищи, и, во-вторых, от отношения, существующего между потреблением пищи обоими конкурентами и ее наличием. Совершенно очевидно, что при прочих равных условиях пищевая конкуренция будет тем сильнее, чем более сходен будет состав пищи видов конкурентов, с одной стороны, и чем более будет отношение между потреблением ими той пищи, из-за которой они конкурируют, и наличием этой пищи, с другой стороны. Очевидно, что мы должны различать два свойства конкуренции, а именно: объем конкуренции и ее напряжение. Под объемом конкуренции мы будем понимать отношение той части пищевого рациона организмов-потребителей, из-за которой они конкурируют, к общему их пищевому рациону. Под напряжением же конкуренции мы будем понимать отношение потребления конкурентами той пищи, из-за которой они конкурируют, к ее наличию. Что касается результирующей силы конкуренции, то она должна быть прямо пропорциональна как объему, так и напряжению конкуренции. Ее мы можем, следовательно, выразить в виде произведения объема на напряжение. Чтобы обойти затруднение, заключающееся в том, что мы не знаем размеров продукции пищевых организмов, а только их биомассу, затруднение, которое мешает нам определить напряжение конкуренции за длительный срок, нами было предложено вычислять силу пищевой конкуренции за весьма короткий промежуток времени, то есть мгновенную силу пищевой конкуренции.

Все эти рассуждения были нами выражены в виде двух формул:

$$E = e_1 + e_2 + e_3 + \dots + e_n,$$

где E — общая сила пищевой конкуренции, существующая между двумя видами, а $e_1 - e_n$ — сила пищевой конкуренции из-за отдельных видов или групп видов пищевых организмов. Эти частные величины в свою очередь легко вычисляются по формуле

$$e = \frac{(a_1 + a_2) \cdot 100}{b} \cdot d \cdot g,$$

где e — сила конкуренции из-за отдельного вида или группы видов пищевых организмов, a_1 и a_2 соответственно размер суточного потребления

обоеими конкурентами этих организмов (вычисленный в определенных весовых единицах на определенную единицу поверхности дна или объема воды), b — биомасса данных пищевых организмов в тех же единицах, d — степень сходства спектра питания конкурентов по данным пищевым организмам (в процентах от общего состава их пищи) и g — поправка на географическое положение пастбищ конкурентов, т. е. на степень их совпадения (выраженная в долях единицы). Первая часть формулы $\frac{c_1 + a_2}{b}$ дает нам величину напряжения конкуренции; мы произвольно множим ее на 100 для того, чтобы избежать больших дробных чисел. Вторая часть формулы — d — дает объем конкуренции.

Для того чтобы упростить вычислительную работу, нам удобнее вторую формулу представить в следующем виде:

$$e = \left(\frac{100a_1}{b} + \frac{100a_2}{b} \right) \cdot d \cdot g$$

Вычисленная по указанным формулам сила пищевой конкуренции выражается в единицах, которые мы назвали конкалиями. Из приведенных формул нетрудно понять, что сила пищевой конкуренции, равная одной конкалии, будет возникать тогда, когда виды-конкуренты будут конкурировать из-за одной сотой общего состава их пищи и когда суточное потребление ими этой пищи будет составлять также одну сотую ее наличия.

С помощью указанного нами способа нам удалось получить общую картину пищевой конкуренции восьми промысловых рыб Северного Каспия. Картина эта была, однако, статична и не давала нам еще никакого представления о динамике пищевых отношений. Между тем знание хотя бы основных тенденций этой динамики для нас не менее важно, чем знание статической картины, так как без него мы не можем себе представить тех изменений, которые неизбежно должны наступить в пищевых взаимоотношениях рыб, безразлично при изменении ли численности отдельных видов-потребителей или состава и размера их кормовой базы. Между тем эта сторона пищевых взаимоотношений рыб до сих пор, по крайней мере с количественной точки зрения, была совершенно не изучена. Виной этому было отсутствие количественного метода изучения всего вопроса пищевой конкуренции в целом. Кроме общих наблюдений и рассуждений, мы в части динамики пищевых взаимоотношений рыб в литературе ничего не находим.

Желтенкова первая [3], изучая локальные и сезонные изменения в характере питания воблы и леща и сопоставляя питание обоих видов, обратила внимание на одно интереснейшее явление. Оказалось, что в тех районах и в те сезоны, в течение которых можно было, исходя из количества рыбы, размера кормовой базы и интенсивности питания, предполагать наличие усиленной конкуренции между этими двумя видами, сходство в составе их пищи было наименьшим. Желая проверить это наблюдение, Желтенкова установила характер питания леща и воблы по месяцам (табл. 1), что до этого не было сделано. Оказалось, что сходство в составе пищи обоих видов изменяется совершенно закономерно, снижаясь от весны к лету и снова возрастая к осени. Оно оказалось, следовательно, наименьшим как раз в тот период, в течение которого потребление пищи было наибольшим и в течение которого напряжение конкуренции должно было быть наибольшим. Желтенковой удалось цифровым путем установить, таким образом, очень важную закономерность, которая заключалась в том, что в момент наибольшего напряжения конкуренции объем ее становится наименьшим. Исходя из этого, можно было думать, что сила конкуренции является более стабильной, чем ее объем и напряжение.

Таблица 1

Сезонные изменения характера питания леща и воблы в процентах (Сев. Каспий, 1935 г.)

	Abr. brama													
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Cumacea	0,05	1,6	0,6	0,7	1,0	6,8	3,5	1,5	52,0	70,0	21,4	44,3	18,6	24,6
Gammaridae	6,0	1,2	0,4	0,7	0,4	5,9	3,3	0,5	0,4	0,4	1,7	3,8	1,18	1,2
Corophiidae	12,1	3,0	0,5	3,8	10,2	0,6	0,9	7,0	23,3	12,2	18,0	26,4	25,4	21,0
Mysidae	0,01	0,1	0,02	1,6	0,05	0,6	3,3	0	0,67	2,3	17,0	1,1	5,8	4,6
Adicina	71,8	26,3	16,6	1,6	1,8	15,4	20,7	0	12,0	2,3	22,0	3,1	14,0	30,0
Didaena	0,01	16,2	6,0	6,4	0,5	2,6	0,9	0	0	0,1	0	0	0,03	0,15
Monodacna	0,3	7,4	23,0	21,1	50,6	19,4	19,0	0,7	0,4	0,4	0	0	9,6	1,2
Cardium	0	0	0	0,3	0,02	0,02	4,2	0	0	0,1	0	0	0	0
Dreissena	8,3	39,6	49,5	53,0	29,8	45,0	38,0	1,5	3,1	2,6	0,92	2,3	3,9	1,2
Mytilaster	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gastropoda	0	2,8	2,4	4,2	5,1	1,3	1,4	0,003	0,4	0,01	1,7	3,1	2,1	0,3
Vermes	0,43	0,87	0,01	0,1	0,06	0,4	1,4	2,1	4,6	7,3	3,7	8,6	7,9	13,2
Chironomidae	1,0	0,3	0,03	0,24	0,005	0,8	1,5	0	3,1	1,9	13,5	2,3	12,4	2,4
Pisces	0,03	0,05	0,9	0,34	0,4	0,2	1,9	1,5	0	0	0,37	0	0,07	0,15

В настоящее время мы можем добавить еще то, что возрастание напряжения пищевой конкуренции сопровождается не только уменьшением сходства характера питания конкурирующих рыб, но и расхождением мест их питания. Действительно, весной пастбища леща и воблы в значительно большей степени налегают друг на друга, чем летом и осенью.

При всем этом остается, однако, неизвестным, как же в конечном итоге изменяется результирующая сила пищевой конкуренции, остается ли она неизменной в результате того, что падение сходства в характере питания конкурентов и расхождение мест питания полностью компенсируют возрастание напряжения конкуренции, или это компенсирующее действие оказывается недостаточным и сила конкуренции с возрастанием напряжения также увеличивается и если да, то в какой степени.

На основании нашего материала мы имеем возможность проанализировать это явление более полно, чем это сделала Желтенкова, и ответить на поставленные вопросы.

Благодаря работам Боквой [1, 2] и Кривобока [4] у нас есть данные по сезонным изменениям суточного рациона как леща, так и воблы (табл. 2). Мы можем пойти поэтому в смысле точности вычисления гораздо дальше, чем мы смогли это сделать, устанавливая общую картину пищевой конкуренции.

Труднее всего было установление количества (весового) конкурирующих видов, тем более, что эти количества мы должны были установить по месяцам. По совету Г. Н. Монастырского, мы приняли следующие количества этих видов в течение интересующих нас месяцев (апрель — октябрь) (табл. 3).

Сезонные изменения интенсивности питания воблы и леща (суточное потребление пищи в процентах к весу рыбы)

Виды рыб	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Rut. rut. caspius</i> .	1,0	1,0	1,0	7,1	10,6	17,3	14,9	13,6	6,8	5,9	1,0	1,0
<i>Abr. brama</i> . . .				1,5	2,0	6,2	7,4	5,6	4,0	3,0		

При установлении этих цифр были приняты во внимание как состояние стада обеих рыб в начале и в конце указанного срока, так и сроки и интенсивность ухода их из моря в реку на икрометание, а также и изменение интенсивности промысла в течение разных месяцев. Несмотря

Таблица 3

Количество леща и воблы в Северном Каспии в 1935 г. по месяцам (г/м²)

Виды рыб	Месяцы							
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
<i>Rut. rut. caspius</i> .	3,5	3	4	4,5	5	4,5	4	
<i>Abr. brama</i> . . .	2,5	1,5	2	2,5	3	2,7	2,5	

на все это, эти цифры, конечно, сугубо приблизительны; колебания их, однако, настолько незначительны, что не могут сколько-нибудь заметно исказить конечный результат даже в том случае, если мы при определении этих колебаний, а именно о них и идет сейчас речь, и допустили какие-либо погрешности.

Что касается данных о количестве кормовых животных, то у нас были только осредненные цифры по каждому из трех охваченных исследованиями сезонов. Количества их для отдельных месяцев были установлены нами путем геометрической интерполяции сезонных данных. Также мы поступили и с данными по расхождению пастбищ обоих конкурентов.

Дальнейшие вычисления шли совершенно тем же путем, как и при установлении статистики пищевой конкуренции.

Установление объема конкуренции, так же как и раньше, не представляло затруднений. Мы при этом попережнему не учитывали содержания в пищеварительном тракте грунта. Кроме того, нам пришлось откинуть *Cardylophora caspia* и рыб, так как у нас не было сколько-нибудь надежных данных о биомассе гидройда и мы не знали о каких именно рыбах в каждом отдельном случае идет речь. В результате этого наши цифры несколько отличаются от таковых Желтенковой. Устанавливая общую картину конкуренции рыб, мы уже убедились в том, что количества *Mysidae* в дночерпательных сборах сильно преуменьшены, и были принуждены дополнительно ввести поправку на это преуменьшение. В данном случае эта поправка была нами введена уже с самого начала. В конце вычислений была, наконец, введена поправка на взаимное положение пастбищ. В табл. 4 и на рис. 1 приведены полученные таким образом данные.

Для того, чтобы можно было сравнивать не только ход изменений, но и интенсивность колебаний отдельных элементов, все кривые на рис. 1 даны в едином масштабе — в процентах от среднего по каждому

Таблица 4

Сезонные изменения пищевой конкуренции между лещом и воблой (Сев. Каспий, 1935 г.)

	Месяцы						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Объем конкуренции (в процентах)	14,9	22,1	7,0	11,7	18,9	38,3	35,5
Напряжение конкуренции	2,9	1,9	7,4	16,9	24,0	8,6	4,2
Поправка на положение пастбищ	1	1	0,9	0,50	0,34	0,3	0,3
Сила конкуренции (в конкалиях)	43	42	47	99	154	99	45

из них. Мы видим, что картина, как этого и следовало ожидать, получилась далеко не такая простая, как это было намечено нами в начале. Для того, чтобы понять биологическую сущность полученных результатов, нам придется проанализировать ее детально. С апреля на май напряжение конкуренции между лещом и воблой снизилось, сходство же характера питания возросло. Произошло это потому, что в апреле вобла в большей степени, чем во все остальные месяцы, потребляла *Corophiidae* (один из основных кормовых объектов леща), что, как показала Желтенкова, связано с процессом созревания у большей части стада половых продуктов. Именно из-за этих организмов в апреле в основном и разворачивалась наиболее острая пищевая конкуренция между лещом и воблой. В мае же вобла в большей степени отошла от питания *Corophiidae*, значение которых в ее питании по сравнению с апрелем упало в четыре раза (с 12,1 до 3%). В результате напряжение конкуренции в мае упало, примерно, в полтора раза и в совершенно той же пропорции увеличилось зато сходство в характере питания обоих видов. Произошло это сближение в основном за счет увеличения потребления лещом *Adaspa*, конкуренция из-за которой была, однако, значительно менее острой, чем из-за *Corophiidae*. В результате всего этого, несмотря на возрастающую интенсивность питания, результирующая сила пищевой конкуренции между лещом и воблой с апреля на май осталась неизменной (43 и 42 конкалии). В июне сильно возрастает интенсивность питания (за это время суточный рацион воблы с 7,1

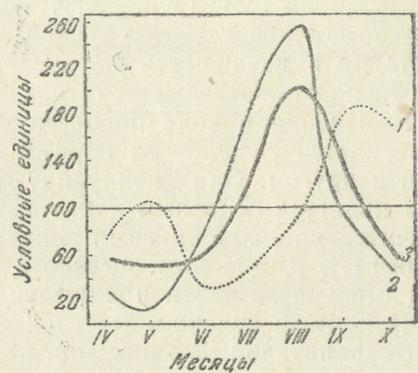


Рис. 1. Сезонная динамика пищевой конкуренции леща и воблы
1 — объем конкуренции, 2 — напряжение конкуренции, 3 — сила конкуренции

увеличился до 17,3, а леща — с 1,5 до 6,2, в процентах от веса рыбы), а также, следовательно, и потребление пищи, что повело к быстрому возрастанию напряжения конкуренции. Соответственно этому почти так же быстро начало снижаться и сходство в характере питания обоих видов. В результате и в июне сила конкуренции осталась почти на том же уровне, на котором она была в течение двух предыдущих месяцев, увеличившись лишь очень слабо (с 42 до 47 конкалий). Пока процесс идет именно таким образом, как это и предполагала Желтенкова. На основании наших, мало точных вычислений, вряд ли можно было ожидать более полного количественного подтверждения ее представлений.

Начиная с июля ход процесса, однако, резко меняется. С июня по август напряжение конкуренции продолжает быстро возрастать. Объясняется это как продолжающимся в течение июля возрастанием интенсивности питания леща (наибольшие суточные рационы воблы наблюдались в июне, леща — в июле), так, главным образом, быстрым падением количества большинства пищевых организмов, особенно же наиболее предпочитаемых рыбами.

Возрастание напряжения пищевой конкуренции, таким образом, понятно. Но объем конкуренции, т. е. сходство в характере питания леща и воблы, не только не уменьшается соответственно этому, как можно было бы ожидать, но, наоборот, также начинает возрастать, хотя и менее быстро, чем напряжение. В результате сила пищевой конкуренции между лещом и воблой, которая до этого, как мы видели, стояла примерно на одном уровне, также начинает быстро возрастать и в августе достигает своего максимума. Не в состоянии сгладить это возрастание и начавшееся расхождение в местах питания обоих видов, оно лишь снижает быстроту возрастания силы конкуренции.

Изменение в ходе процесса в этот период интенсивного питания объясняется следующим образом. Вобла и лещ конкурируют не только друг с другом. Они конкурируют также и с другими видами, и если лещ является основным конкурентом воблы, то у него самого есть еще значительно более сильный конкурент, а именно ракоед *Gobius fluviatilis pallasi* [7]. Кроме того, именно летом должна была в весьма значительной степени возрасти и пищевая конкуренция между лещом и осетровыми и даже судаком. Действительно, анализ сезонных изменений характера питания рыб показал, что летом и севрюга, и осетр, и судак в значительной мере переходят на питание ракообразными. Осетр, в частности, переходит при этом в значительной степени на питание *Coryphidae*, которые в этот период составляют более трети (37%) всей его пищи. Эта группа является в то же время, как мы опять-таки уже видели (табл. 1), одной из двух основных пищевых групп леща.

Под давлением возрастающей по линии ракообразных конкуренции с *G. fl. pallasi* и осетровыми лещ начинает переходить на питание моллюсками, причем преимущественно на питание теми из них, которые одновременно являются и наиболее излюбленными среди моллюсков пищевыми формами воблы, а именно на питание *Adasna*. Действительно, если в первые два месяца (апрель—май), в течение которых, вследствие низкой интенсивности питания и больших размеров кормовой базы, пищевая конкуренция стояла на невысоком уровне, моллюски составляли не свыше 15% (в среднем 8%), а *Adasna* не свыше 12% (в среднем 6%) его пищи, то в течение следующих трех месяцев, соответствующих периоду обостренной конкуренции, значение моллюсков возрастало до 25% (в среднем 11%), а *Adasna* до 22% (в среднем 8%), т. е. было в полтора раза выше, чем за первый период. Кроме того, в течение июня—августа резко возросла и сила конкуренции из-за ракообразных, в частности из-за *Cymatocera*. Объяснялось это как тем, что именно в этом месяце *Cymatocera* имели очень большое значение

в питании леща (до 70%), так и уменьшением их количества в бентосе в результате выедания рыбами, в частности теми же бычками. В августе к этому добавилось еще очень высокое значение конкуренции из-за *Sogorhiidae*, которые в этом месяце составили весьма значительную часть пищи как леща (26,4%), так и воблы (10,2%).

В результате этого сходство характера питания леща с таковым воблы начало возрастать, несмотря на продолжающееся усиление интенсивности конкуренции с ней. Сходство, а следовательно и объем конкуренции, возросли при этом, однако, слабее, чем это могло бы быть при тех изменениях характера питания леща, которые имели место. Дело в том, что под давлением возрастающей конкуренции со стороны леща по линии *Adaspa*, характер питания воблы также изменился; вобла начала отходить от питания *Adaspa* и усиленно питаться такими моллюсками, которые лещом потреблялись лишь в слабой степени, а именно *Monodaspa* и *Dreissena*.

В период обостренной конкуренции лещ, а под его давлением и вобла принуждены были перейти, таким образом, в более значительной степени, чем ранее, на питание заменяющей пищей.

Указанные изменения характера питания воблы не смогли, однако, полностью компенсировать соответствующие изменения характера питания леща, и с июня по август сходство в характере их питания возросло, несмотря на то, что одновременно продолжало расти и напряжение конкуренции. В результате сила конкуренции между лещом и воблой также возросла и в августе, как уже говорилось, достигла своего максимума. Начиная с этого момента положение меняется еще раз. В конце кормового периода быстрое падение интенсивности питания и начавшееся в результате этого восстановление запасов кормовых объектов ведут к весьма быстрому падению напряжения пищевой конкуренции между лещом и воблой. Объем конкуренции же, т. е. сходство характера их питания, продолжает быстро увеличиваться, но в этот раз в основном за счет изменения характера питания воблы, которая усиливает свое питание *Cumacea* и *Gammaridae*. В результате этого, а также и того, что лещ все еще в значительной степени продолжает питаться моллюсками, сила конкуренции между обоими видами в сентябре хотя и сильно снижается, но все же остается на довольно высоком уровне. В этот период падения силы конкуренции, динамика ее напряжения и объема снова носят, таким образом, обратный характер. В сентябре, наконец, продолжающееся быстрое снижение интенсивности питания ведет к дальнейшему снижению напряжения конкуренции и падению ее силы, которая возвращается к тому уровню, на котором она стояла в начале кормового сезона. Произошедшее за это время некоторое, очень слабое, падение объема конкуренции между лещом и воблой объясняется уменьшением сходства характера их питания по линии моллюсков (с 28 до 23%), в то время как сходство по линии ракообразных даже несколько возросло (с 8,2 до 8,9%). Оно также, следовательно, вполне согласуется с общим ходом процесса.

Общая картина динамики пищевых взаимоотношений воблы и леща получалась, таким образом, достаточно стройной, биологически легко объяснимой и правдоподобной. Принимая во внимание общую малую точность наших вычислений, следует признать, что полученные результаты превзошли наши самые смелые ожидания. Они позволили, в частности, не только подтвердить правильность сделанных предположений о взаимодействии между различными элементами пищевой конкуренции, но и наметить те условия, при которых это взаимодействие искажается, а также и самую степень этого искажения.

В настоящее время динамика пищевых взаимоотношений между

двумя рыбами в ее чистом виде, т. е. без нарушающего влияния со стороны других конкурентов, рисуется нам в виде следующей схемы (рис. 2). По мере того как в результате ли повышения интенсивности

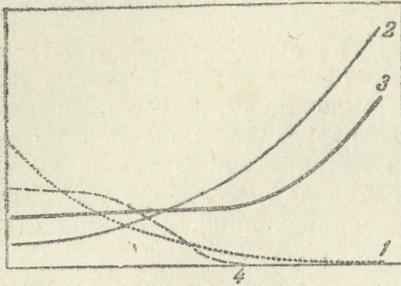


Рис. 2. Схема динамики пищевой конкуренции двух рыб
1 — объем конкуренции, 2 — напряжение конкуренции, 3 — сила конкуренции, 4 — степень совпадения пастиц

питания или уменьшения размеров кормовой базы, или, наконец, увеличения количества самих конкурентов интенсивность потребления кормов, а вместе с ним и напряжение конкуренции начинают возрастать, сходство в характере питания конкурентов (объем их конкуренции) начинает снижаться. Рыбы переходят по возможности на питание разными организмами. Сначала (очевидно при переходе с излюбленной на заменяющую пищу) это расхождение в характере питания происходит приблизительно с той же интенсивностью, с какой происходит нарастание напряжения конкуренции, и в результате этого сила конкуренции остается примерно на одном уровне, а если и возрастает, то весьма незначительно. По мере дальнейшего увеличения напряжения конкуренции расхождение в характере питания конкурентов хотя и продолжается, но уже замедленными темпами. Очевидно, что это совпадает с переходом биологически менее активного конкурента на питание уже вынужденной пищей. Но в этот же период начинается интенсивное расхождение в местах питания обоих видов (очевидно, там, где это возможно). В результате всего этого сила конкуренции начинает возрастать уже сильнее, чем в предыдущий период, но все же темп этого возрастания еще не очень велик, так как еще продолжает сказываться расхождение в характере питания, которое дополняется расхождением в местах питания.

В случае дальнейшего роста конкуренции, даже после перехода на вынужденное питание, расхождение в характере питания конкурентов, однако, замедляется еще больше, замедляется и расхождение в местах питания, которое к этому времени уже близко к возможному пределу. В результате сила конкуренции начинает быстро расти, лишь слабо отставая от роста напряжения конкуренции. Наконец, может наступить критический момент, когда, в результате продолжающегося роста напряжения конкуренции, сходство в характере питания обоих конкурентов исчезает совсем. Каждый из них перейдет на питание совершенно различными организмами. Объем конкуренции стал равным нулю. Произведение напряжения на объем, т. е. сила конкуренции, также стала в результате равной нулю. То же может произойти в случае полного расхождения мест питания. Из этого, однако, не следует, что конкуренция между обоими видами прекратилась. Из формы видимой она лишь перешла в форму невидимую. Из формы, если так можно выразиться, по аналогии, кинетической она перешла в форму потенциальную.

В случае снижения напряжения конкуренции весь процесс будет идти, конечно, в обратном порядке. Совершенно очевидно, что все, что мы сказали, является лишь самой общей схемой. Совершенно очевидно далее, что в зависимости от биологической пластичности и биологической активности конкурентов, от соотношения их численности, от размера и состава их кормовой базы, в зависимости, наконец, от прочих условий и характера самого водоема, отдельные стороны процесса будут меняться. Так вполне возможно, что в больших по площади водое-

мах преобладающее значение в выравнивании силы конкуренции будет иметь расхождение в местах откорма и что в небольших густо заселенных водоемах влияние этого расхождения будет минимальным. Общая же направленность процесса, по нашему убеждению, везде останется одной и той же, при том, конечно, неперменном условии, что у взятой нами пары видов не будет еще каких-либо других сильных конкурентов. Чем меньше будет этих конкурентов, тем меньше будет их влияние, тем ближе к намеченной схеме будет протекать весь процесс. В случае же наличия других сильных конкурентов весь ход его может принципиально измениться, может оказаться, например, что напряжение и объем конкуренции начнут изменяться параллельно. В возможности подобного случая мы убедились на примере сезонных изменений в пищевых взаимоотношениях леща и воблы в Северном Каспии.

Все, что мы сказали здесь, не является принципиально новым и давно известно рыбоведам. Известны, в частности, случаи, когда, например, лещ под влиянием конкуренции со стороны ерша переходил на несвойственное ему питание планктонными ракообразными и когда, в результате этого, конкуренция между ними полностью или почти полностью переходила в свою потенциальную форму. Но нам, несмотря на все недостатки имеющегося в нашем распоряжении материала, все же удалось дать всему явлению пищевой конкуренции и ее динамике какую-то, хотя и сугубо условную, количественную оценку.

Литература

1. Бокова Е. Н., Питание воблы в северной части Каспийского моря, Тр. ВНИРО, т. X, 1939.— 2. Бокова Е. Н., Потребление и усвоение кормов воблой, Тр. ВНИРО, т. XI, 1940.— 3. Желтенкова М. В., К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 5, 1939.— 4. Кривобок М. Н., Рост годовалого леща в озере Глубоком в связи с питанием, Изв. АН СССР, № 5, 1942.— 5. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых *Cobitidae* Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939.— 6. Шорыгин А. А., Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 1, 1946.— 7. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия, рукопись, 1939.

SEASONAL DYNAMICS OF FOOD COMPETITION OF FISHES

A. A. SHORYGIN

Hydrobiological Laboratory of the Institute of Marine Fisheries and Oceanography

S u m m a r y

In the present report an attempt is made at following the dynamics of food competition of some fish species, utilizing as a sample of these the seasonal variations of the nutritional mutual relations between *Rut. rutilus caspius* and *Abr. brama* in the Northern part of the Caspian sea. We employ in this case as well the method of calculating the force of food competition, proposed by us earlier [6].

The data necessary for these calculations will be found in Tables 1 and 2. The character of nutrition by months for both species (Table 1) has been established by Zheltenkova. Their daily rations (Table 2), also by month, have been recorded by Bokova and Krivobok [1, 2, 4], and the quantity (the total weight) of the competitors (Table 3) has been determined by us in consultation with Monastyrsky. We have determined the degree of coincidence of the areas used for nutrition by means of designing special maps of nutrition. The results of our calculations are presented in Table 4 and Fig. 1.

In the course of the first three months the volume and intensity of the competition experience great changes, the force of competition, however,

remains practically constant. The explanation of this is that the changes in the volume and in the intensity of competition are opposed to one another. During the periods when the intensity of competition increases the degree of similarity of the character of nutrition of the competitors is diminished, and consequently the volume of competition experiences a decrease.

From July onwards the process, however, changes its course. Both the intensity and the volume of competition begin to increase simultaneously. As a result of this the force of competition begins also to increase speedily and reaches its maximum value in August. The growth of the intensity of competition is due to two phenomena: the speedy increase of the intensity of nutrition (cf. Table 2) and the decrease of the quantity of most animals on which our two species feed due to their having been eaten by the fishes. The increase of the volume of competition, i. e. of the degree of similarity in the character of nutrition of the competitors, is explained by the pressure exercised on them by other competitors (particularly by the Gobiidae), which has induced both species studied by us to turn to a considerable degree towards feeding upon the same species of molluscs and crustaceans. The increase in the force of competition by August would have been, however, about three times greater, had it not been diminished by the circumstance that by this time the areas of nutrition of the competitors considerably diverged spatially. In the Autumn the intensity of competition begins to decrease as the result of a speedy sinking of the intensity of feeding. Simultaneously the volume of competition begins to increase. The decrease of intensity proceeds, however, at a speedier rate than the increase of the volume of competition, and the result of this is that the force of competition sinks beginning from August and reaches in October the level from which it started in the Spring.

In the light of the data obtained by us the dynamics of food competition of the two species studied can be represented as follows (Fig. 2): with the rise of the intensity of competition, caused by an increased intensity of feeding, a decrease in the quantity of food, or an increase in the number of competitors, — the similarity in the character of their nutrition (the volume of competition) begins to sink. The competitors begin, so far it is possible, to feed upon different species of organisms. The force of competition remains as the result of this, more or less stable. In the case of a further increase of the intensity of competition the divergence in the character of nutrition progresses at a slower rate, this corresponds probably to the moment when one or both competitors pass in their nutrition to forced food. The force of competition begins to increase, this rise is, however, slowed down by the beginning divergence of the areas of nutrition (where this is possible). If the intensity of competition still continues to rise, the force of competition begins to rise simultaneously and almost parallel with it. All this goes on until the continuing though slow divergence in the character of the nutrition of the competitors brings about a complete disappearance of similarity in the character of their nutrition. They begin to feed on perfectly different organisms. The volume of competition equalizes zero. The force of competition, which is the product of the multiplication of the volume by the intensity, becomes also equal to zero. The same result may be reached in the case of a complete separation of the areas of nutrition of the competitors. From a kinetic form competition passes into a potential one. In the case of a decrease of the intensity of competition the process will take a reversed course.

In their pure form the dynamics of the nutritional mutual relations of two species of fishes will be manifested only in the absence of other, more powerful competitors. In the latter case the entire course of the process may experience sharp changes. It will bear a different character also in different water-reservoirs, depending on their specific characteristics.