

Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 6. № 4 (25). Декабрь, 2017

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



УДК 574.55

ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОГО СИГА (*COREGONUS LAVARETUS*) И РЕЧНОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS*) В МАЛОМ ЛЕСНОМ ОЗЕРЕ

ЛЕСОНЕН

Мария Александровна

ПетрГУ, manika007@rkmail.ru

ГОРБАЧ

Вячеслав Васильевич

ПетрГУ, gorbach@psu.karelia.ru

ШУСТОВ

Юрий Александрович

ПетрГУ, shustov@petsu.ru

Ключевые слова:

обыкновенный сиг
речной окунь
Карелия
малое лесное озеро
питание
трофическая ниша
межвидовая конкуренция

Аннотация: Особенности питания обыкновенного сига и речного окуня изучали в оз. Падашукляярви на севере Карелии. Установлено, что эти рыбы используют одну и ту же кормовую базу: основу рациона молодежи составляет зоопланктон, в желудках подросших особей преобладает зообентос. Предпочтение сигами моллюсков, а окунями ручейников специфично для данного водоема. Еще одной важной особенностью является то, что в отличие от других водоемов летающие имаго насекомых как объект питания более характерны для окуней, чем для сегов. Разделение трофических ниш, по-видимому, обеспечивается динамически – распределением потребляемых ресурсов в пространстве и во времени. На слабое перекрывание ниш сегов и окуней указывает индекс Мориситы – Хорна. Отсутствие острой конкурентной напряженности делает возможным существование популяций сегов и окуней в небольшом водоеме

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Ф. Коновалов

Получена: 17 сентября 2017 года

Подписана к печати: 21 декабря 2017 года

Введение

В Карелии большая часть работ по биологии сига, в том числе и по питанию рыб, выполнена на крупных промысловых водоемах, в частности Ладожском и Онежском озерах, Сямозере, Водлозере, озерно-речной системе р. Каменная (Первозванский, 1986; Дятлов, 2002; Петрова, Кудерский, 2006; Стерлигова и др., 2016). Установлено, что в больших и глубоких озерах, как правило, сосуществуют несколько экологических форм сига, приспособленных к использованию различных

кормовых объектов – от планктона до бентоса, от икры и мелких рыб до летающих взрослых насекомых. В более однородных условиях встречается лишь одна форма сига, а в малых водоемах, имеющих низкую продуктивность и бедную кормовую базу, конкуренция может обостряться, и не только на внутривидовом уровне, но и с другими видами рыб. Так известно, что в условиях недостатка пищевых ресурсов такой широко распространенный хищник, как речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758), мельчает и переходит к питанию беспозвоночными,

составляя конкуренцию видам-бентофагам (Биология речного окуня, 1993) – в карельских условиях, прежде всего малотычинковому сигу. Возникающая конкурентная напряженность может негативным образом сказываться на численности популяций последнего и приводить к снижению его доли в уловах, снижая тем самым привлекательность небольших водоемов для любительского рыболовства.

В данной работе предпринята попытка оценить степень перекрывания пищевых ниш у сига и окуня, на примере одного из малых лесных озер Северной Карелии определить возможность возникновения конкурентных условий в условиях конкретного водоема.

Материалы

Питание рыб изучали в малом лесном оз. Падашукляярви, на северо-западе Республики Карелия. Данный водоем относится к бассейну Белого моря и входит в озерно-речную систему реки Писта, его протяженность составляет около 1.5 км, ширина не превышает 0.6 км, а глубина – 6 м. По своим характеристикам это типичное олиготрофное озеро с прозрачной водой, каменистым дном и развитыми илистыми отложениями. Берега обрывистые, песчано-галечные, сплошь покрытые лесом. Рыбу вылавливали в мае 2016 года, использовали сети с размером ячеи от 20 до 40 мм. Для уменьшения влияния на данные смены сезонных аспектов у пищевых объектов, прежде всего у насекомых, для анализа была взята только одна, наиболее крупная, улов, полученный в течение суток (16 мая). Исследуемая выборка включала 52 окуня и 20 сегов.

Методы

У выловленных рыб измеряли длину и массу тела. Извлеченные желудки фиксировали 4 % раствором формалина. В лабораторных условиях определяли массу пищевого комка, подсчитывали число особей, встречаемость и долю кормовых объектов. В качестве индекса наполнения желудка использовали отношение массы пищевого комка к массе рыбы, умноженной на 10 (Методическое пособие..., 1974).

Для полученных выборок вычисляли основные статистические показатели и проверяли эмпирические частоты на соответствие нормальному распределению (критерий Шапиро – Уилкса). Межвидовые отличия средних устанавливали по крите-

рию Стьюдента (t) с поправкой Уэлча для неравных дисперсий, дисперсии сравнивали с помощью критерия Фишера (F). Поскольку распределение частот соответствовало нормальному закону не во всех случаях, для оценки уровня значимости отличий (p) использовали один из методов численного ресамплинга – перестановочный тест Монте-Карло. При таком подходе p определяется не теоретическим (нормальным) распределением, а эмпирическим распределением статистик t (или F), полученных при попарном сравнении множества выборок (10 тыс.), сгенерированных путем случайных перестановок имеющихся вариантов.

Для каждого объекта питания рассчитывали индекс относительной значимости (Попова, Решетников, 2011):

$$IR = \left(\frac{F_i P_i}{\sum F_i P_i} \right) \times 100\%,$$

где F_i – встречаемость i -го объекта (% пищевых комков, содержащих данный объект), P_i – доля i -го объекта по массе (% от общей массы пищевых комков). Межвидовую дифференциацию индекса оценивали методом углов φ (Плохинский, 1970). В основу данного подхода положено угловое преобразование долей и использование критерия Стьюдента (t) в качестве меры статистической значимости отличий. Общность пищевых ниш у окуней и сегов измеряли с помощью индекса Мориситы – Хорна (Horn, 1966):

$$C_\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n x_i y_i}{\sum_{i=1}^n x_i^2 + \sum_{i=1}^n y_i^2},$$

где x_i – доля i -го корма у одного вида, y_i – доля того же корма у другого вида. Данный индекс принимает значения в интервале от 0 до 1. Равенство нулю означает отсутствие совпадений, единица – это полное перекрывание ниш. В качестве биологически значимого показателя принято расценивать величину $C_\lambda > 0.6$.

Изменчивость питания рыб исследовали методом главных компонент (Коросов, Горбач, 2010). Исходная матрица состояла из n объектов (здесь – рыб), каждый из которых охарактеризован m признаком – предварительно прологарифмированным долям объектов питания по массе (P_i). Характер отличия объектов раскрывает их взаимное расположение на плоскости главных компонент (Ивантер, Коросов, 2014). Полученные значения главных компонент использовали

в качестве интегральных характеристик питания рыб. Межвидовые отличия устанавливали по критерию Уилкоксона – Манна – Уитни, зависимость состава пищи от размера рыб – с помощью коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Данный коэффициент принимает значения от -1 до $+1$. Знак перед коэффициентом вскрывает направленность связи, о силе связи судят по величине коэффициента: значение $r_s > |0.6|$ указывает на тесную связь, $r_s > |0.3|$ – на среднюю и $r_s < |0.3|$ – на слабую корреляцию. Значения критериев представлены в асимптотическом формате (z), уровень их значимости оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло.

Статистическую обработку данных проводили в средах Past 3.15 (Hammer et al., 2001) и R 3.3.1 (Hothorn et al., 2010).

Результаты

Выловленные сиги превосходили окуней по длине и массе тела (табл. 1). Число

рыб с пустыми желудками составило 7 и 1 у окуней и сегов соответственно. В желудках других рыб обнаружены представители двух групп зоопланктона – ветвистоусые и веслоногие ракообразные, шести групп зообентоса – моллюски, личинки и куколки комаров-звонцов, личинки стрекоз, ручейников и мокрецов, нимфы поденок, а также остатки взрослых, летающих насекомых. Установлено, что и окуни, и сиги употребляют в пищу все перечисленные организмы (табл. 2, рис. 1). Вместе с тем сравнение индексов относительной значимости IR выявило значимую межвидовую дифференциацию в трофических предпочтениях. Так, основную часть рациона окуней составляют личинки крупных насекомых, прежде всего ручейников, а сиги специализируются на моллюсках. Полученные результаты подтверждаются и значением индекса Мориситы – Хорна $C_\lambda = 0.5$, указывающего на слабое перекрытие пищевых ниш окуней и сегов в оз. Падашукляярви.

Таблица 1. Основные статистические показатели исследованных выборок

Table 1. The main statistical parameters of the samples

Показатель	<i>n</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M</i>	<i>S</i>	<i>Me</i>	<i>W</i>	<i>p</i>
Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i>								
Длина тела, см	52	10	27	18.1	4.8	18.6	0.94	0.017
Масса тела, г	52	45	179	89.8	23.6	89.0	0.94	0.006
Масса пищевого комка, мг	45	32	940	352.7	236.6	320.0	0.94	0.018
Индекс наполнения желудка, ‰	45	3	85	40.1	23.5	37.0	0.96	0.092
Возраст, лет	52	2+	8+					
Обыкновенный сиг – <i>Coregonus lavaretus</i>								
Длина тела, см	20	24	35	30.2	3.1	31.0	0.94	0.251
Масса тела, г	20	100	300	217.0	56.9	217.5	0.95	0.330
Масса пищевого комка, мг	19	70	2980	629.4	632.7	430.0	0.61	<0.001
Индекс наполнения желудка, ‰	19	7	117	27.1	23.7	21.0	0.67	<0.001
Возраст, лет	20	2+	4+					

Примечание. *n* – объем выборки, *min* и *max* – минимальное и максимальное значения вариантов, *M* – среднее арифметическое, *S* – стандартное отклонение, *Me* – медиана, *W* – значение критерия Шапиро – Уилкса, *p* – значимость отличий от нормального распределения частот, значимые отличия указаны жирным шрифтом.

Таблица 2. Спектры питания рыб
Table 2. Spectra of fish nutrition

Вид рыб	Окунь			Сиг			Отличия <i>IR</i>	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>IR</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>IR</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Состав пищи								
Ветвистоусые ракообразные – Cladocera	17	12	8	30	18	15	1.60	0.116
Веслоногие ракообразные – Copepoda	8	5	2	30	11	9	2.30	0.034
Личинки комаров-звонцов – Chironomidae	25	5	5	25	8	6	0.31	0.374
Куколки комаров-звонцов – Chironomidae	38	11	17	25	8	6	2.51	0.023
Нимфы поденок – Ephemeroptera	17	8	5	15	3	1	1.77	0.085
Личинки мокрецов – Heleidae	80	4	13	20	2	1	3.80	0.001
Моллюски – Mollusca	6	4	1	55	36	56	10.54	<0.001
Личинки стрекоз – Odonata	25	17	17	15	10	4	3.16	0.006
Личинки ручейников – Trichoptera	27	20	21	10	2	1	5.32	<0.001
Летающие имаго насекомых – Insecta	21	14	12	10	2	1	3.59	0.002

Примечание. *F* – встречаемость остатков кормового объекта в пищевом комке (%), *P* – их доля от массы пищевого комка (%), *IR* – индекс относительной значимости объекта в питании рыб (%), *t* – значение критерия Стьюдента, *p* – значимость отличий долей, значимые отличия указаны жирным шрифтом.

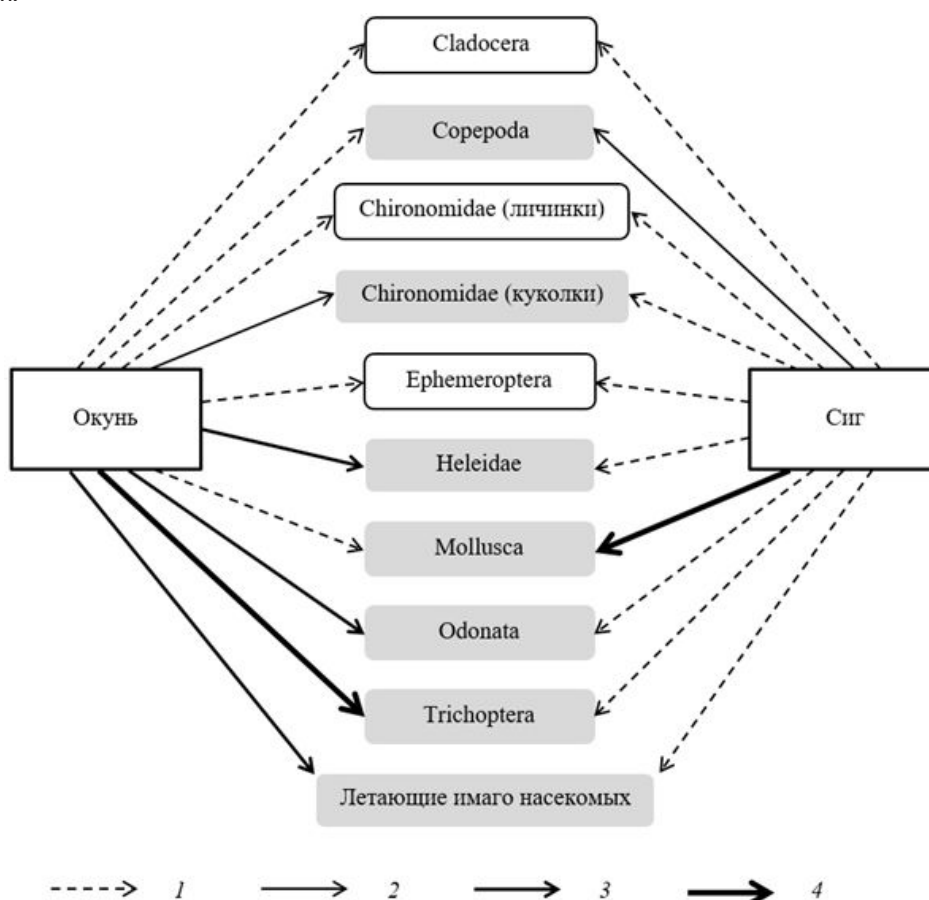


Рис. 1. Пищевые связи окуня и сига в оз. Падашулкаярви. Стрелками указан спектр пищевых связей: 1 – возможные объекты питания, 2–4 – основные виды корма, классифицированные по мере увеличения предпочтительности

Fig. 1. Food connections between perch and whitefish in Padashulkayarvi lake. The arrows indicate the range of food links: 1 – possible objects of nutrition, 2–4 – the main types of food classified with increasing preference

Компонентный анализ выявил три значимые главные компоненты, описывающие основные направления изменчивости трофических связей окуней и сегов. Эти компоненты, учитывающие 54 % общей дисперсии выборки (табл. 3), отражают самые существенные отличия в питании рыб. Первая компонента отвечает за общее смещение рациона рыб по мере их роста. Максимальные отрицательные значения факторных нагрузок имеют мелкие ракообразные и личинки мокрецов – корм молодых рыб, тогда как объекты питания крупных рыб – преиминальные стадии комаров звонцов и личинки ручейников – получили максимальные положительные значения коэффициентов. Дифференциация значений главных компонент между окунями и сеговами здесь достаточно высока, но статистически не значима. Вместе с тем результаты корреляционного анализа, характеризующие связь этих значений с размерами рыб, позволяют заключить, что определяющий вклад в дисперсию первой компоненты внесли окуни: изменчивость именно их рациона выявляется здесь

более отчетливо. Вторая компонента обозначила группу рыб, в содержимом желудков которых преобладали личинки стрекоз и нимфы поденок. Межвидовые отличия здесь не выражены совсем, но для окуней остается важной размерная составляющая – с этим видом корма в состоянии справиться только достаточно крупные рыбы. Порядок расположения рыб в осях первых двух компонент (рис. 2) иллюстрирует два обозначенных выше тренда смены зоопланктона на зообентос в рационе питания окуней и сегов. Межвидовая дифференциация рыб наиболее отчетливо проявилась в третьей компоненте (табл. 3, рис. 2). Здесь моллюски – основной корм сегов, получивший максимальное в абсолютном выражении значение факторной нагрузки, противопоставлен летающим насекомым – одному из предпочитаемых объектов питания окуней. Таким образом, эти кормовые объекты выступили в качестве важнейших индикаторов расхождения трофических ниш окуней и сегов в оз. Падашулкаярви.

Таблица 3. Факторные нагрузки и дисперсии значимых главных компонент (ГК), межвидовая дифференциация и корреляция с длиной рыб значений главных компонент

Table 3. The factor loadings and dispersion of significant principal components, the differentiation between species and correlations of fish length with the values of the principal components

№	Факторные нагрузки	ГК-1	ГК-2	ГК-3
1	Ветвистоусые ракообразные – Cladocera	-0.401	-0.348	0.131
2	Веслоногие ракообразные – Copepoda	-0.433	-0.238	0.052
3	Личинки комаров-звонцов – Chironomidae	0.458	-0.315	-0.117
4	Куколки комаров-звонцов – Chironomidae	0.468	-0.205	0.138
5	Нимфы поденок – Ephemeroptera	0.151	0.403	0.133
6	Личинки мокрецов – Heleidae	-0.282	-0.090	0.053
7	Моллюски – Mollusca	-0.043	0.193	-0.787
8	Личинки стрекоз – Odonata	0.019	0.498	-0.088
9	Личинки ручейников – Trichoptera	0.344	-0.277	0.050
10	Летающие имаго насекомых	0.016	0.385	0.545
Дисперсия		2.33	1.91	1.22
Дисперсия, %		23	19	12
Комулята, %		23	42	54
Межвидовая дифференциация значений компонент Критерий Уилкоксона – Манна – Уитни (z)		1.65	0.07	2.82
Значимость отличий (p)		0.101	0.948	0.004
Связь значений компонент с длиной окуней				
Коэффициент корреляции Спирмена (r_s)		0.45	0.37	-0.01
Асимптотический критерий z		2.99	2.44	0.06
Значимость связи (p)		0.002	0.016	0.950
Связь значений компонент с длиной сегов				
Коэффициент корреляции Спирмена (r_s)		0.45	0.02	-0.21
Асимптотический критерий z		1.91	0.08	0.87
Значимость связи (p)		0.532	0.940	0.399

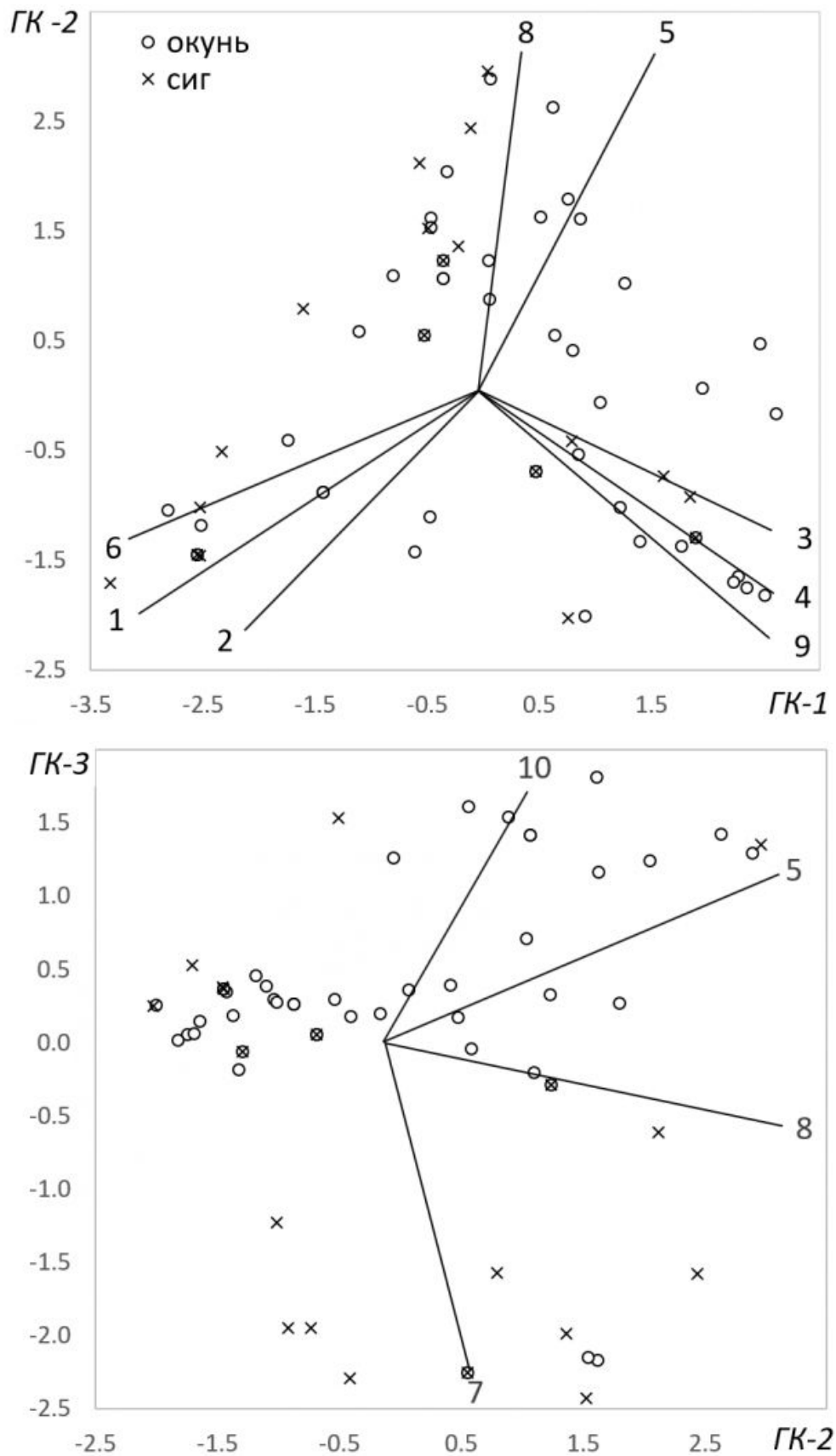


Рис. 2. Биплот ординации рыб по спектру питания в осях значимых главных компонент. Оси факторных нагрузок обозначены в соответствии с нумерацией объектов питания, принятой в табл. 3

Fig. 2. Biplot of fish ordination according to the feeding spectrum in the axes of significant principal components. The axes of the factor loadings are indicated in accordance with the numbers of feed objects as in Table. 3

Обсуждение

В водоемах Карелии сига растут быстрее, чем окуни, например, в возрасте 4+ средне-статистический малотычинковый сиг из оз. Каменное при длине в 23.4 см весит 143 г, а такой же по возрасту окунь имеет размер 14.5 см и массу тела 52 г (Первозванский, 1986). Этим обстоятельством объясняется размерная и весовая дифференциация рыб в наших пробах. Соответствие размерно-весовых характеристик сигов нормальному распределению указывает на относительную однородность выборки и позволяет заключить, что отловленные рыбы принадлежат к одной совокупности, в данном случае – единственной, подошедшей к месту вылова стае. Значимое отклонение частот от гауссовой кривой у окуней можно интерпретировать как суперпозицию распределений, возникающую в результате объединения нескольких, существенно отличающихся по возрасту кластеров – по-видимому, в сети попадали рыбы из разных стай. Другим показателем отличий может служить коэффициент вариации длины тела, значение которого у сигов не достигает и 10 %, тогда как у окуней находится на уровне 26 %. Размерный показатель в данном случае является ключевым индикатором изменчивости, поскольку масса тела зависит от наполнения желудка и, следовательно, менее постоянна.

Состав пищи сигов и окуней в исследованном озере типичен – они, как и везде в Карелии, питаются всеми представителями зообентоса, подходящими по размеру, в рационе мелких рыб преобладает зоопланктон, а в желудках крупных особей встречаются рыбы (Первозванский, 1986). Устойчивой видовой специфики пищевых связей на региональном уровне не прослеживается, предпочтения сигов и окуней варьируют в широких пределах в зависимости от водоема и времени года. Рыбы, по-видимому, в каждом конкретном случае используют в пищу наиболее доступные объекты, и выявленные нами в оз. Падашукляярви предпочтения в питании сига и окуня (моллюски и ручейники соответственно) можно считать спецификой данного водоема в весенний период. Еще одной важной особенностью является также то, что в отличие от других водоемов летающие имаго насекомых как объект питания более характерны для окуней, чем для сигов.

Результаты компонентного анализа подтверждают хорошо известный возрастной

тренд изменчивости трофических связей: молодые рыбы питаются в основном зоопланктоном, а затем, по мере роста, переходят на более крупные объекты, в содержимом желудков существенно возрастает доля бентосных форм. Эта закономерность выявляется в двух первых компонентах, отражая дифференциацию бентоса на две группы – хириноид и ручейников, личинок стрекоз и поденок. Подобное разделение обычно связывают с преобладанием тех или иных кормовых объектов в различных биотопах. Важная роль при этом отводится сезонным аспектам в жизни насекомых, когда, например, определенный вид корма становится недоступным вследствие массового вылета имаго. Показанная дифференциация трофических ниш характеризует, прежде всего, окуней, рацион сигов менее разнообразен. Принадлежность последних к одной стае предполагает, что все рыбы, в отличие от окуней, кормились в одинаковых условиях, а отсутствие значимой связи структуры рациона с длиной их тела обусловлено небольшой изменчивостью вариант в исследуемой выборке. Основное отличие сигов от окуней – использование ими в качестве основного кормового объекта моллюсков – также может быть обусловлено особенностями питания конкретной стаи непосредственно перед отловом.

Заключение

Таким образом, использование одной и той же кормовой базы сигами и окунями в условиях небольшого озера потенциально может приводить к межвидовой конкуренции. Однако эксплуатация различных ресурсов, распределенная в пространстве и во времени, способствует динамическому разделению трофических ниш не только между видами, но и между стаями. Кормовая база оз. Падашукляярви, по-видимому, позволяет это делать, – на слабое перекрытие ниш сигов и окуней указывает индекс Мориситы – Хорна. Отсутствие острой конкуренции обеспечивает возможность сосуществования в одном небольшом водоеме популяций этих видов рыб.

Библиография

- Биология речного окуня . М.: Наука, 1993. 188 с.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 298 с. URL: <http://elibrary.karelia.ru/book.shtml?levelID=003&id=21497&cType=1> (дата обращения: 01.07.2017).
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 86 с. URL: <http://elibrary.karelia.ru/book.shtml?levelID=031&id=15287&cType=1> (дата обращения: 01.07.2017).
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях . М.: Наука, 1974. 254 с.
- Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование) . Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
- Петрова Л. П., Кудерский Л. А. Водлозеро: природа, рыбы, рыбный промысел . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. 198 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
- Попова О. А., Решетников Ю. С. О комплексных индексах при изучении питания // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 224 с.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. № 1. P. 1–9. URL: <https://folk.uio.no/ohammer/past/> (дата обращения: 15.06.2017).
- Horn H. S. Measurement of "Overlap" in comparative ecological studies // The American Naturalist. 1966. Vol. 100. № 914. P. 419–424.
- Hothorn T., Hornik K., van de Wiel M. A., Zeileis A. Package 'coin'. Conditional inference procedures in a permutation test framework. Ver. 1.0-11. 2010. URL: <http://cran.opensourceresources.org/index.html> (дата обращения: 20.06.2017).

FOOD RELATIONSHIPS OF THE COMMON WHITEFISH (*COREGONUS LAVARETUS*) AND RIVER PERCH (*PERCA FLUVIATILIS*) IN A SMALL FOREST LAKE

LESONEN
Maria Alexandrovna *PetrSU, manika007@rkmail.ru*

Gorbach
Vyacheslav Vasil'evich *PetrSU, gorbach@psu.karelia.ru*

SHUSTOV
Yuriy Aleksandrovich *PetrSU, shustov@petrsu.ru*

Key words:
Common whitefish
river perch
Karelia
small forest lake
food
trophic niche
interspecific competition

Summary: In Karelia the common whitefish biology, including its feeding, is well studied in large water bodies, but not in small lakes. We studied the peculiarities of feeding common whitefish and river perch in a small forest Lake Padashulkayarvi in the north of Karelia. It was established that these fishes use the same forage reserve, the basis of the juvenile diet is zooplankton, but grown-up individuals prefer zoobenthos. The fact that the whitefish feed mostly on shellfish and perch - on caddis flies is specific for this water body. At that, unlike other water bodies, feeding on flying insects is more typical of perch than of whitefish. Separation of trophic niches is obviously provided dynamically – by the distribution of consumed resources in space and time. Slight overlapping of the niches of the whitefish and perch is determined by the Morrisita-Horn index. Absence of acute competitive tension makes possible the coexistence of populations of whitefish and perch in a small water body.

Reviewer: A. F. Konovalov

Received on: 17 September 2017

Published on: 21 December 2017

References

- Biology of the river perch. M.: Nauka, 1993. 188 p.
- Dyatlov M. A. Fish of Lake Ladoga. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2002. 281 p.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis, *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. No. 1. P. 1–9. URL: <https://folk.uio.no/ohammer/past/> (data obrascheniya: 15.06.2017).
- Horn H. S. Measurement of «Overlap» in comparative ecological studies, *The American Naturalist*. 1966. Vol. 100. No. 914. P. 419–424.
- Hothorn T., Hornik K., van de Wiel M. A., Zeileis A. Package 'coin'. Conditional inference procedures in a permutation test framework. Ver. 1.0-11. 2010. URL: <http://cran.opensourceresources.org/index.html> (data obrascheniya: 20.06.2017).
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. 298 p. URL: <http://elibrary.karelia.ru/book.shtml?levelID=003&id=21497&cType=1> (data obrascheniya: 01.07.2017).
- Korosov A. V. Gorbach V. V. Computer processing of biological data. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 86 p. URL: <http://elibrary.karelia.ru/book.shtml?levelID=031&id=15287&cType=1> (data obrascheniya: 01.07.2017).
- Methodical manual on the study of nutrition and food relations of fish in vivo. M.: Nauka, 1974. 254 p.
- Pervozvanskiy V. Ya. Fish of Kostomuksha iron ore deposit ponds (ecology, reproduction, use). Petrozavodsk: Kareliya, 1986. 216 p.
- Petrova L. P. Kuderskiy L. A. Vodlozero: nature, fish, fishery. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2006. 198 p.
- Plohinskiy N. A. Biometrics. M.: Izd-vo MGU, 1970. 367 p.
- Popova O. A. Reshetnikov Yu. S. On complex indices in the study of fish nutrition, *Voprosy ihtiologii*. 2011. T. 51. No. 5. P. 712–717.
- Sterligova O. P. Il'mast N. V. Savosin D. S. Cyscloslomatous and freshwater fish of Karelia. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2016. 224 p.