

В. С. ИВЛЕВ и А. И. ЗОНОВ

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЫЖИВАЕМОСТИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК РЫБ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ИХ ПИЩЕЙ

Одним из фундаментальных разделов проблемы динамики численности рыб является вопрос о выживаемости последних на ранних этапах развития и определяющих данную выживаемость факторах. После известной работы Йорта (Hjort, 1914) выполнено много исследований в этом направлении, и важная роль смертности икры и личинок для судьбы данного поколения рыб не вызывает сомнений.

Менее отчетливы представления о факторах, определяющих высокую смертность ранних стадий развития рыб, в частности, о значении фактора обеспеченности пищей личинок в период их перехода на экзогенное питание. В оценке этого фактора имеются диаметрально противоположные точки зрения. Например, в капитальном обобщении Бевертона и Холта (Beverton a. Holt, 1957) фактору обеспеченности личинок пищей отводится решающее значение. С другой стороны, в обстоятельных исследованиях Дехник (1960, 1961) доказывается, что пища, по крайней мере для пелагических личинок черноморских рыб, всегда находится в избытке и не играет существенной роли для их выживания.

Не останавливаясь на анализе литературных материалов по данному вопросу, что сделано в упомянутой статье Дехник (1960), заметим, что весь вопрос в целом нуждается в дополнительном изучении. Требуется не только накопление новых исходных фактических материалов, но и разработка методов их последующего анализа. Поскольку задача об оценке значения фактора обеспеченности пищей, при всей его дискуссионности, имеет строго количественный характер, ее решение может быть выполнено лишь при использовании определенных математических представлений.

Описанный в настоящем сообщении метод анализа очевидно не является ни единственным, ни лучшим. По-видимому, его польза может заключаться в том, что дает представление об общих принципах моделирования данного вопроса, а также он прост при практическом использовании, поскольку требует знаний величин, которые могут быть получены при современном уровне эколого-физиологических исследований.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Математическое моделирование данного вопроса основывается на следующих биологических предпосылках:

1. Пелагические личинки рыб данной популяции равномерно распределены в некотором объеме воды, имеют исходную концентрацию K_1

и движутся беспорядочно во всех направлениях со средней скоростью V_1 .

2. В том же объеме равномерно распределены пищевые объекты (жертвы) личинок, при концентрации K_2 и беспорядочно движущиеся во всех направлениях со средней скоростью V_2 .

3. В результате беспорядочных движений личинок и их жертв они встречаются, причем под **встречей** личинки и жертвы понимается не непосредственное их соприкосновение, но сближение на расстояние, когда дальнейшее движение переходит от беспорядочного к направленному: личинка пытается настигнуть и схватить жертву, а последняя — уйти от преследования. Это расстояние определяется «радиусом действия» рецепторных систем, главным образом, по-видимому, зрением.

4. Не каждая встреча завершается поеданием жертвы личинкой. Только некоторая доля (ε) от всех встреченных личинкой жертв будет фактически съедена, то есть

$$r = \varepsilon \cdot m,$$

где m — число встреч жертв с одной личинкой в единицу времени, r — рацион, выраженный в количестве съеденных жертв за то же время, ε — безразмерный коэффициент пропорциональности («коэффициент выедания» по Ивлеву (1961), постоянный для некоторой стабильной ситуации.

5. Число встреч личинки с жертвами — величина случайная, которая может изменяться в некоторых пределах. Следовательно, рацион r — величина также случайная.

6. Личинка способна выжить и продолжать дальнейшее существование при условии, если она получит за рассматриваемый период времени рацион не ниже некоторого предела ($r_{\min}$). При рационах ниже этого предела личинки, естественно, погибнут.

7. Если в некотором объеме воды с определенной концентрацией жертв имеется какое-то количество одинаковых личинок, то в силу случайного характера числа встреч жертв с личинками последние получат за рассматриваемый период времени различные рационы. Часть личинок получит рационы больше $r_{\min}$ и не погибнет от голода оставшаяся часть получит меньше $r_{\min}$ и не выживет. Зная закон распределения случайной величины m , а, следовательно, и r , можно определить соотношение этих долей.

Положим, что в среднем каждая личинка в единицу времени встречает $m_{\text{ср}}$ жертв, а за время dt встретит $m_{\text{ср}} \cdot dt$ жертв. Тогда n личинок за время dt встретит $n \cdot m_{\text{ср}} \cdot dt$ жертв. Следовательно, из данной группы в n личинок при каждой единичной встрече с жертвой одна личинка выйдет из числа личинок, еще не испытывших встреч. Очевидно, что убыль ($-dn$) из числа личинок, не испытывших встреч, равна $n \cdot m_{\text{ср}} \cdot dt$, то есть

$$-dn = n \cdot m_{\text{ср}} \cdot dt,$$

или

$$-\frac{dn}{n} = m_{\text{ср}} \cdot dt.$$

Проинтегрировав это выражение, получим:

$$\ln n = -m_{\text{ср}} t + \ln C$$

или

$$n = C \cdot e^{-m_{\text{ср}} t},$$

Поскольку при $t = 0$ число личинок $n = n_0$ и $e^{-m_{cp} t} = 1$, то $C = n_0$, откуда

$$n = n_0 e^{-m_{cp} t}. \quad (1)$$

Таким образом, отношение n/n_0 показывает долю личинок из данной группы, не встретивших жертв за время t .

Как показано, число личинок, не встретивших жертв за время t , но которые встретятся с последними за период от t до $t + dt$, равно

$$-dn = n \cdot m_{cp} \cdot dt$$

или, подставляя значение n (1),

$$-dn = m_{cp} \cdot n_0 \cdot e^{-m_{cp} t} dt \quad (2)$$

Отношение $-\frac{dn}{n_0}$ можно рассматривать, как вероятность того, что личинка встретит свою первую жертву за время от t до $t + dt$. Поскольку t является непрерывной случайной величиной, плотность вероятности величины t будет равна

$$\varphi_1(t) = m_{cp} e^{-m_{cp} t}. \quad (3)$$

Величина обратная t , т. е. $m = 1/t$, будет также случайной величиной, показывающей число встреч личинки с жертвами за единицу времени, причем рацион личинки при этом будет равен

$$r = \varepsilon \cdot m = \frac{\varepsilon}{t}$$

Как известно из теории вероятности, распределение случайной величины r , являющейся монотонной функцией другой случайной величины t , т. е. $r = f(t)$, находится по формуле:

$$\varphi_2(r) = \psi'(r) \cdot \varphi_1[\psi(r)],$$

где $t = \psi(r)$ — функция, обратная $r = f(t)$.

В нашем случае имеем:

$$r = f(t) = \varepsilon t;$$

$$t = \psi(r) = \varepsilon/r;$$

$$\psi'(r) = -\varepsilon/r^2;$$

откуда

$$\varphi_2(r) = \frac{m_{cp} \varepsilon}{r^2} \cdot e^{-\frac{m_{cp}}{r}} \quad (4)$$

представляет уравнение кривой распределения случайной величины r .

Поскольку $m_{cp} \varepsilon = r_{cp}$, где r_{cp} — средний рацион, то

$$\varphi_2(r) = \frac{r_{cp}}{r^2} \cdot e^{-\frac{r_{cp}}{r}}. \quad (5)$$

* Предположение, что между величинами t и m имеется функциональная связь, не является строгим. Эта связь не будет и коррелятивной. По-видимому, она имеет более сложную природу, не поддающуюся в настоящее время расшифровке. Принимая, что $m = 1/t$ будет также случайной величиной, мы надеемся, что при относительно больших значениях t и m ошибка в конечном выводе окажется несущественной.

Если плотность вероятности $\varphi_2(r)$ является пределом отношения вероятности того, что рацион r , имеющий значения в интервале $(r, r + \Delta r)$, к величине Δr интервала, когда Δr стремится к нулю, то есть

$$\varphi_2(r) = \lim_{\Delta r \rightarrow 0} \frac{P(r < r_1 < r + \Delta r)}{\Delta r},$$

то

$$F(r) = \int_0^r \varphi_2(r) dr. \quad (6)$$

Есть вероятность того, что случайная величина r_1 имеет значения меньше заданной величины r :

$$F(r) = P(r_1 < r).$$

В частном случае, принимая $r = r_{\min}$, получаем

$$F(r_{\min}) = \int_0^{r_{\min}} \varphi_2(r) dr,$$

где $F(r_{\min})$ является вероятностью того, что рацион имеет величину, меньшую, чем $r_{\min}$.

Поскольку вероятность того, что величина рациона лежит в пределах от 0 до $r_{\min}$, является отношением числа личинок, получивших этот рацион (n_m), к общему числу личинок (n), находим:

$$F(r_{\min}) = \frac{n_m}{n} = \int_0^{r_{\min}} \frac{r_{cp}}{r^2} \cdot e^{-\frac{r_{cp}}{r}} \cdot dr. \quad (7)$$

Проинтегрировав последнее выражение, получаем:

$$\frac{n_m}{n} = \left| -\frac{r_{cp}}{r} e^{-\frac{r_{cp}}{r}} \right|_0^{r_{\min}} = e^{-\frac{r_{cp}}{r_{\min}}},$$

то есть в окончательной форме

$$\boxed{\frac{n_m}{n} = e^{-\frac{r_{cp}}{r_{\min}}}} \quad (8)$$

Таким образом, получено простое выражение, количественно характеризующее долю от общего числа личинок тех из них, которые не получают минимально необходимого рациона и обречены на гибель от голода. Величинами для вычисления этой доли, как видно, являются средние значения рациона для всех личинок данной группы и минимальные величины последнего, обеспечивающие дальнейшее существование. Оказалось, что поскольку такие исходные параметры, как скорости движений, концентрации личинок и их жертв и т. д., определяют величину среднего рациона, использование их для расчетов необязательно.

Заметим, что аналогичные рассуждения могут быть продолжены с целью проследить дальнейшую судьбу выживших личинок. По-видимому, при этом увеличится коэффициент выедания ε , поскольку возрастут охотничьи возможности личинок. Несомненно, с возрастом раз-

меров последних увеличится $\tau_{\min}$, а также изменятся и другие параметры.

Неравномерное питание особей одной популяции хорошо известно и для более старших, чем личинки, возрастных групп. Об этом свидетельствует в первую очередь неравномерный рост, причем даже в предельно однородных условиях рыбоводных прудов или бассейнов. Вырастиваемая молодь рыб через короткое время оказывается весьма пестрой по своим размерам. Очевидно, что недостаточность питания в этом случае приводит не к гибели, но к отставанию в росте, тем более, что многие рыбы длительное время могут существовать, не получая пищи. Следовательно, описанная модель применима только для личинок, тогда как для более старших возрастных групп правильнее, по-видимому, пользоваться расчетами, использованными нами ранее (Ивлев, 1961). Поскольку подобный анализ выходит за пределы конкретной задачи, решаемой в настоящем сообщении, мы не будем здесь на нем останавливаться.

ПРИМЕР ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОДЕЛИ

Попытаемся показать возможность использования изложенных выше соображений на конкретном материале. В качестве примера воспользуемся материалами, полученными на Севастопольской биологической станции В. И. Синюковой (1961), по питанию личинок черноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus*).

Трехлетние наблюдения, проведенные в разных районах Черного моря, дали следующие результаты:

Районы	Евпаторийский	Прибосфорский	Камышовая бухта
	1957	1958	1959
Средняя температура за период наблюдений	21,1°	23,2°	24,0°
Концентрация пищевого планктона (экз.), м ³	9368	24708	6572
Средний вес личинки (мг)	1,00	0,69	0,48
Средний рацион (мг) в сутки	0,284	0,205	0,162

Пищевыми объектами на первой стадии экзогенного питания личинок ставриды являлись *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus* и *Nauplii Copepoda*, составлявшие в сумме больше 90% рационов. Последние определялись путем непосредственного и непрерывного наблюдения за наполнением кишечника личинок, вылавливаемых через каждые 4 часа, и регистрации скорости продвижения по пищеварительному тракту пищевого материала. Учитывая соотношения и размеры пищевых объектов, найдено, что средний вес одной жертвы составлял примерно 2,5 μ г.

Попытка оценить обеспеченность пищей личинок на основании потенциального охотничьего пространства приводит к абсурду. Экспериментальное определение скорости движений личинок ставриды данной стадии развития (по методу, описанному Ивлевым (1944), показало, что при температуре 22—24° средняя скорость движения равна 6,6 см/мин.

Принимая, что «радиус действия» рецепторных систем личинки, о чем свидетельствуют непосредственно визуальные наблюдения, не превышает 1 мм, а также, что длительность питания в продолжении суток составляет 15 часов, получаем общую протяженность облавливаемого пути в сутки $L = V_1 \cdot t = 59,4$ м и его объем 186 см³. Даже при максимальной зарегистрированной концентрации пищевого планктона (Прибосфорский район) в этом объеме содержится примерно 4—6 жертв, тогда как средний рацион исчисляется величинами в 70—80 пищевых организмов.

Отсюда следует, что если бы пищевые животные находились в неподвижном состоянии, то при наблюдающихся их концентрациях и охотничьих возможностях личинок последние не могли бы удовлетворить свои пищевые потребности. Лишь при активном движении жертв*, равно, как и личинок, возникают контакты, обеспечивающие получение необходимых рационов. Напомним, что имеются животные, в частности, рыбы, которые вообще не охотятся активно за своими жертвами, но дожидаются соответствующих сближений, возникающих только в результате движений жертв. Такие животные иногда называются «засадчиками».

Таким образом, методы анализа обеспеченности рыб пищей, разработанные для активно охотящихся пелагических рыб старших возрастов (Ивлев, 1961), не представляется возможным использовать для аналогичных расчетов применительно к относительно малоподвижным личинкам в период их перехода к экзогенному питанию.

Как следует из уравнения (8), для определения процента личинок, обреченных на гибель от голода, необходимо, кроме знания средних рационов (r_{cp}), получить минимальные величины последних (r_{min}), обеспечивающих их дальнейшее существование. Очевидно, что такие рационы будут равны энергетическим затратам за данный отрезок времени. В первом приближении их можно получить из соображений об общем энергетическом балансе (Ивлев, 1960).

Показано, что удовлетворительные результаты дают определения энергетических затрат, исходя из прочно установленной связи интенсивности обмена и веса рыб. Эта связь имеет параболический характер и для морских рыб, подставляя найденные Винбергом (1956) коэффициенты, в численной форме выражается уравнением:

$$Q = 0,321 w^{0,79}, \quad (9)$$

где Q — интенсивность обмена при 20° в мл O₂/час, w — вес рыбы в г.

Получаемые по уравнению (9) величины энергетических затрат в единицах кислорода следует превратить в суточные рационы, выраженные в мг пищи. Для этого количества поглощаемого кислорода в час умножаются на 24 и коэффициент пропорциональности, показывающий, какой вес пищевого материала эквивалентен единице O₂. Как известно, оксикалорийный коэффициент в данном случае будет равен 4,77, т. е. 1 мл O₂ соответствует 4,77 кал (Ивлев, 1934). В свою очередь, калорийность 1 мг сырого веса копеподного планктона может быть принята равной 0,733 кал (Ивлев, 1961). Отсюда, 1 мл O₂ эквивалентен 6,51 мг пищи.

*) Прямые определения скорости движения жертв дали следующие результаты: для *Oithona minuta* $V_2 \approx 26$ см/мин.; для *Nauplius Acartia clausi* (по Петипа, 1959) $V_2 = 12—18$ мм/мин. (обычно) и 24—48 см/мин. — во время резких скачков.

Найденные при помощи этих простых расчетов рационы должны быть приведены к температуре, имевшей место в естественных условиях. Для этой цели введены поправки, находящиеся в соответствии с «нормальной кривой» Крога (Винберг, 1956). Наконец, должно быть учтено, что примерно 20% рациона не ассимилируется и выводится из организма в виде неусвоенных продуктов (Винберг, 1956). В конечном счете, выполнив все расчеты, получаем следующие суточные рационы в мг, которые соответствуют минимальным энергетическим затратам, обеспечивающим существование одной личинки:

Евпаторийский район		0,295
Прибосфорский район		0,267
Камышовая бухта		0,209

Очевидно, что полученные величины представляют минимальные рационы ($r_{\min}$), необходимые для расчетов по уравнению (8). Заметим, что фактически эти рационы должны быть несколько выше, поскольку, как было показано ранее (Ивлев, 1957), на ранних стадиях развития молодь рыб не может оставаться в равновесном состоянии и получение растущим организмом пищи, только компенсирующей энергетические затраты, через некоторое время приводит его к гибели.

При аналогичных расчетах для рыб, находящихся на более поздних стадиях развития и обладающих высокой подвижностью и, отсюда, повышенным обменом, мы предлагаем вводить поправку на активный обмен путем умножения получаемых по уравнению (9) величин на 2. В случае личиночных стадий такая операция нам кажется излишней, поскольку дыхание малоактивных особей, по-видимому, и в природных, и в экспериментальных условиях практически одинаково, являясь, «стандартной» формой обмена, величины которого послужили исходным материалом для вычисления коэффициентов в уравнении (9). Заметим, однако, что эти коэффициенты получены на основании большого фактического материала, в котором личиночные стадии отсутствуют. Следовательно, использование уравнения (9) в данном случае является экстраполяцией, что, как известно, не исключает возможной ошибки. Очевидно, что было бы более надежно непосредственное определение интенсивности дыхания (а также и коэффициента усвояемости пищи) личинками ставриды, что пока в силу большой смертности этого материала в экспериментальных условиях не удалось выполнить.

Необходима оговорка, относящаяся к определению величин среднего рациона ($r_{\text{ср}}$). Применявшаяся методика позволяла рассчитывать рационы для личинок, **начавших** активно питаться. Можно предполагать, что часть личинок в силу тех или иных причин, например, ненормального развития пищеварительной системы погибает, не переходя к экзогенному питанию, как это наблюдал Моррис (Morris, 1956) и многие другие исследователи. Поскольку таких личинок, пока они живы, очень трудно отличить от личинок предыдущей стадии, то они выпадают из учета, что в какой-то мере приводит к искусственному завышению «средних рационов». Для оценки, даже ориентировочной, этого завышения нет никаких данных. Следовательно, найденные величины $r_{\text{ср}}$ относятся лишь к той группе личинок, которые начали активно питаться.

Учитывая сделанные оговорки, ликвидация которых является предметом дальнейших исследований, можно без труда определить долю

личинки, погибающих на стадии перехода к экзогенному питанию от недостатка пищи. Все необходимые данные можно представить в следующем виде:

	r_{cp}	r_{min}	$e^{-\frac{r_{cp}}{r_{min}}}$
1. Евпаторийский район	0,284	0,295	0,382
2. Прибосфорский район	0,205	0,267	0,464
3. Камышовая бухта	0,162	0,209	0,461

Следовательно, от голода в первом случае погибает 38,2% личинок, во втором — 46,4% и в третьем — 46,1%.

Как видно, в некоторых случаях величины r_{min} могут быть больше r_{cp} . Это не имеет существенного значения и свидетельствует лишь о том, что доля личинок, получивших рацион $>r_{cp}$, при $r < r_{cp}$, относительно невелика. Очевидно, что при $r_{cp} = r_{min}$ процент личинок, обреченных на гибель от голода, будет равен e^{-1} , т. е. 36,8*%.

Дехник (1961) показала, что смертность личинок ставриды в Камышовой бухте в 1959 г., в начальный период экзогенного питания равнялась примерно 84%. По нашим расчетам гибель этих личинок от голода составляла 46%. Следовательно, в данном случае немного более половины личинок, перешедших на экзогенное питание, погибло от недостатка пищи и остальные — от других причин, в основном, по-видимому, в результате истребления их хищниками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанный метод определения величины смертности личинок рыб от недостатка питания предусматривает предварительное получение двух параметров: среднего и минимального рационов. Поскольку обе этих величины являются эмпирическими, то использованная математическая модель имеет феноменологический характер и не основывается на данных, имеющих строго физический смысл. Такие исходные данные (скорости движений личинок и их жертв, концентрация пищевого материала, радиус действия рецепторных систем и другие) находят отражение в величинах средних рационов и определяют последние, причем характер функциональных связей здесь остается неизвестным.

Степень достоверности фактических материалов по ставриде, возможно, невысока, но, по-видимому, использованные цифры не в боль-

*) В соответствии с уравнением (8) получаем, что если средний рацион составляет лишь 0,1 минимально необходимого, от голода гибнет примерно 0,9 части общего числа личинок, т. е. 90%. Даже в том невероятном случае, когда $n_{cp}/n_{min} = 0,01$, 1% личинок получит необходимый для дальнейшей жизни рацион. Поскольку пищевые возможности личинок и, отсюда, величины рационов, как правило, не достигают очень больших отклонений от средних значений, гибель их от голода также характеризуется относительно устойчивыми величинами. Возможно, в этом обстоятельстве заключается одна из причин постоянства показателей смертности при больших абсолютных их значениях.

шой мере отклоняются от действительности. Следовательно, фактор пищевой обеспеченности личинок на ранних стадиях экзогенного питания (во всяком случае, для разобранных примеров) имеет существенное, но не решающее значение.

ЛИТЕРАТУРА:

- Винберг Г. Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Дехник Т. В., 1960. Показатели элиминации в эмбриональный и личиночный периоды развития черноморской хамсы. Тр. Севаст. биол. ст., т. 13.
- Дехник Т. В., 1961. Об изменении численности икры и личинок черноморской ставриды в процессе развития. Тр. Севаст. биол. ст., т. 14.
- Ивлев В. С., (Ivlev V. S., 1934. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen. Biochem. Ztschr., Bd. 275, H. 1—2).
- Ивлев В. С., 1944. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертв. Зоолог. журн., т. 23, вып. 4.
- Ивлев В. С., 1957. Экспериментальная экология питания рыб. М.
- Ивлев В. С., (Ivlev V. S. 1960. Bestimmungsmethode der von dem wachsenden Fisch ausgenutzten Futtermengen. Ztschr. Fischerei, Bd. 9 N. F., H. 3/4).
- Ивлев В. С., 1961. Об утилизации пищи рыбами-планктофагами. Тр. Севаст. биол. ст., т. 14.
- Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Тр. Севаст. биол. ст., т. 11.
- Синюкова В. И., 1961. Биология питания личинок черноморской ставриды. Тр. Севаст. биол. ст., т. 15.
- Beverton R. J. H. and Holt S. J. 1957. On the dynamics exploited fish populations. London.
- Hjort I. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. proc. verb. Cons. l'explor. mer., v. 20.
- Morris W. 1956. Some aspects of the problem of rearing marine fishes. Bull. Inst. oceanogr. Monaco, N 1082.