

В. С. ИВЛЕВ

ОБ УТИЛИЗАЦИИ ПИЩИ РЫБАМИ-ПЛАНКТОФАГАМИ

1. Проблема биологической продуктивности водоемов продолжает занимать в современной гидробиологии центральное положение. Стремительно возрастает число работ, посвященных различным элементам данной проблемы, причем эти исследования отчетливо разделились на два главных потока: анализ процессов образования в водоемах органического вещества (первичной продукции) и изучение дальнейшей судьбы запасов свободной энергии, заключенной в этом веществе, в последовательном ряде гетеротрофных организмов. Следовательно, реальный анализ энергетических превращений сводится к определению количественных закономерностей при переходе энергии от одного уровня к последующему, или, другими словами, от популяции организмов, являющихся в данном звене пищей, к популяции животных, их поедающих.

Ранее нами было показано (Ивлев, 1945), что переход энергии с одного уровня на другой следует рассматривать в двух аспектах: экологическом и физиологическом. Первый из них включает вопросы потребления пищи из окружающей среды, второй — анализирует энергетические превращения пищевого материала внутри организма. Соответственно обширные исследования и обобщения также следовали по тому или иному пути. Экологическая сторона проблемы утилизации пищи рассмотрена, в частности, в книгах А. А. Шорыгина (1952) и В. С. Ивлева (1955), физиологическая — в книгах Г. С. Карзинкина (1952) и Г. Г. Винберга (1956). Анализ основных работ, посвященных конкретному изучению продукционного процесса в отдельных водоемах, дан в последней сводке Г. Г. Винберга (1960).

В настоящей статье сделана попытка количественной оценки утилизации пищи в одном звене: рыба — планктон. Задача заключалась в определении необходимых параметров как экологической, так и физиологической природы. Мы располагали весьма ограниченным фактическим материалом, что потребовало привлечения данных, относящихся к неидентичным примерам, а также некоторых допущений, оговоренных ниже. Таким образом, цель дальнейшего изложения сводится к нахождению общих зависимостей и определению ожидаемых порядков величин. Можно предполагать, что использование данной модели утилизации пищи будет возможно, с некоторыми коррективами, перенести и на иные звенья продукционного процесса, включая утилизацию первичной продукции.

2. Основным объектом нашего анализа явились мальки уклей *Alburnus alburnus* (L.), естественная популяция которых случайно оказалась в одном из прудов рыбоводного завода «Томе» (Латв. ССР). Популяция неизвестной численности состояла из рыб одного возраста и весьма однород-

ного размера. Другие рыбы в пруду отсутствовали. За период наблюдений с 1 по 18 июля при температуре 18,8—21,6° средний вес мальков увеличился с 0,19 до 0,31 г. Отсюда средний вес малька за этот период равнялся 0,25, общий прирост — 0,12 г и среднесуточный прирост — 0,0067 г. Поскольку сухой вес мальков составлял 15% и принимая калорийность 1 г сухого вещества в 5000 кал (Винберг, 1956), среднесуточный прирост, выраженный в калориях (Q'), равнялся 5,025.

Мальки в пруду питались почти исключительно взрослыми особями и копеоподитными стадиями *Cyclops* sp. За период наблюдений концентрация этих рачков оставалась примерно на одном уровне (в среднем — 73 455 экз./м³), варьируя в пределах от 70 040 до 77 130 экз./м³. Средний живой вес одного циклопа был равен 0,015 мг, следовательно, средняя концентрация планктона составляла 1,102 г/м³ сырого веса. Принимая, что отношение сухого веса к сырому у циклопов равно 0,14 (Карзинкин, 1952) и калорийность 1 г сухого вещества пресноводного копеоподного планктона составляет 5140 кал (Ivlev, 1934), средняя концентрация пищи (p) равна 808 кал/м³, откуда калорийность 1 экз. циклопов равнялась 0,011 кал.

Поскольку взаимодействие мальков данной популяции, как и любой иной одновидовой и однородной группы животных, могло осуществляться только посредством изменения концентрации пищи, специфические же внутривидовые отношения («сложненная» конкуренция, по Ивлеву, 1955) не могли иметь при данной ситуации существенного значения, определение численности питающихся мальков было необязательным.

3. Связь между интенсивностью питания рыб и концентрацией пищи, согласно ранее проведенным исследованиям (Ивлев, 1945а, 1955), выражается следующей функцией

$$\frac{dr}{dp} = \alpha(R - r),$$

где r — размер разового рациона; R — максимальный размер рациона за тот же срок при предельно высокой концентрации пищи; α — коэффициент пропорциональности. Интегрируя данную функцию, получаем

$$r = R(1 - e^{-\alpha p}),$$

или, переходя к десятичным логарифмам,

$$r = R(1 - 10^{-\beta p}). \quad (1)$$

Следовательно, для нашего случая требовалось эмпирически определить величины R и β . Путем постановки соответствующих опытов, техника которых описана в цитированных выше наших работах, было найдено, что $R = 15,5$ кал и $\beta = 0,00016$. Последний коэффициент определен посредством измерения величины рациона r , оказавшимся равным 9,44 кал, при $p = 2550$ кал/м³. Оба рациона (R и r) получены при длительности питания, равной одному часу, т.е. они соответственно представляют собой максимальный и реальный часовые рационы при данном значении p .

Известно, что величины рационов зависят не только от средней концентрации пищи, но и от характера ее распределения, количественно выражаемого показателями агрегатности (Ивлев, 1945а, 1955). Поскольку данные о распределении копеопод в воде пруда отсутствуют, принято, что это распределение было равномерным. Подобное допущение для копеопод возможно, поскольку последние, как правило, не склонны образовывать скопления, подобно многим видам *Cladocera*.

4. В процессе питания большинство рыб, в частности планктофаги, двигаются с той или иной скоростью. Для дальнейших расчетов надлежало определить скорость их движения, при которой они питаются, и проходящий путь за тот или иной отрезок времени.

Ранее нами было показано (Ивлев, 1944), что скорость движения мальков данного вида и размера при различных величинах концентрации пищи, варьируемой в широких пределах, остается постоянной и замедляется лишь при очень высоких значениях p . Пользуясь методикой, описанной в указанной работе, была определена скорость движения мальков при $p \approx 1000 \text{ кал/м}^3$. Эта скорость (V) для мальков уклей весом $0,26 \text{ г}$ при температуре 20° оказалась равной $2,98 \text{ см/сек}$, или $107,28 \text{ м/час}$. Заметим, что эти и последующие опыты проведены с мальками уклей, взятыми из прудов Центральной экспериментальной станции ВНИОРХ «Ропша».

5. Приведенные выше параметры относятся к положительной части энергетического баланса. Трата энергии, заключенной в получаемой пище, выражается величинами энергетического обмена, вычисляемыми по данным интенсивности дыхания.

Как известно, интенсивность общего обмена складывается из двух его форм: обмена в состоянии относительного покоя, сопровождающегося лишь спонтанными движениями (стандартный обмен — Q_s), и обмена, обусловленного активными движениями той или иной интенсивности (активный обмен). Следовательно, нам надлежало определить интенсивность дыхания мальков уклей при малоактивных движениях, характеризующих спокойное состояние, и дыхание при их движении со скоростью $2,98 \text{ см/сек}$.

Методика этих измерений и соответствующая аппаратура подробно описаны в специальной статье (Ивлев, 1961), а полученные результаты даны в таблице. Наш респирометр для определения интенсивности дыхания в процессе движения мальков позволял работать с тремя скоростями движения: $0,65$, $2,01$ и $6,42 \text{ см/сек}$. При $V = 0,65 \text{ см/сек}$ мальки уклей не реагировали на движение воды, вследствие чего интенсивность дыхания была определена лишь для двух последних величин V . Из данных таблицы получены следующие средние величины: стандартный обмен $Q_s = 0,12 \text{ мл O}_2/\text{час}$; общий обмен при $V = 2,01 \text{ см/сек}$ — $0,25 \text{ мл O}_2/\text{час}$ и при $V = 6,42 \text{ см/сек}$ — $1,16 \text{ мл O}_2/\text{час}$.

Для вычисления величины интенсивности дыхания при найденной нами скорости движения мальков уклей в процессе питания ($V = 2,98 \text{ см/сек}$) использовано найденное ранее уравнение (Ивлев, 1961)

$$Q = Q_s + mV^n, \quad (2)$$

где Q — общий обмен; Q_s — стандартный обмен; m и n — коэффициенты. Аналогичная зависимость получена Фраем (Fry, 1957). Имея эмпирические данные для двух значений V , легко определить величины коэффициентов. Последние оказываются соответственно равны $0,036$ и $1,81$, откуда уравнение (2) в численной форме приобретает вид

$$Q = 0,12 + 0,036V^{1,81}.$$

Подставляя величину $V = 2,98$, получаем интенсивность общего обмена при данной скорости движения. Она равна $0,38 \text{ мл O}_2/\text{час}$, откуда отношение общего к стандартному обмену (Q/Q_s) будет $3,15$.

Для дальнейших сопоставлений необходимо интенсивность обмена выразить в энергетических единицах — калориях. Поскольку при использовании копепод как пищи для мальков оксикалорийный коэффициент ра-

Таблица

Интенсивность стандартного и общего обмена в мл O_2 /час у мальков уклеи при разных скоростях движения (V , см/сек) и $t^\circ \approx 20^\circ$

Вес, г (P)	Стандарт- ный обмен (Q_s)	Обмен при движении (A)		Обмен после движения (Q'_s)		Кислородная задолженность ($B=Q'_s-Q_s$)		Общий обмен ($Q=A+B$)	
		$V=2,01$	$V=6,42$	$V=2,01$	$V=6,42$	$V=2,01$	$V=6,42$	$V=2,01$	$V=6,42$
0,25	0,11	0,22	0,98	0,12	0,25	0,01	0,14	0,23	1,12
0,25	0,09	0,21	0,93	0,12	0,24	0,03	0,15	0,24	1,08
0,26	0,13	0,27	0,89	0,14	0,38	0,01	0,25	0,28	1,14
0,27	0,16	0,25	1,07	0,14	0,34	-0,02	0,17	0,23	1,30
0,27	0,13	0,28	1,04	0,11	0,27	-0,02	0,14	0,26	1,18
0,26	0,12	—	—	—	—	—	—	0,25	1,16

вен 4,77 (Ивлев, 1939), т. е. 1 мл O_2 соответствует 4,77 кал, то, умножая на этот показатель величины стандартного и общего обмена, получаем $Q_s = 4,77 \cdot 0,12 = 0,57$ кал/час и $Q = 4,77 \cdot 0,38 = 1,81$ кал/час.

6. Приведенные исходные величины позволяют вычислить ряд важных показателей.

Очевидно, что в продолжение суток рыба часть времени находится в состоянии активного движения, охотясь за кормовыми животными, и часть времени пребывает в относительном покое. Можно принять, что интенсивность обмена в период покоя характеризуется величинами стандартного обмена, а при охоте, протекающей с постоянной скоростью движения, равной 2,98 см/сек, соответствующим уровнем общего обмена. Отсюда, если предположить, что в продолжение суток рыба питается a часов, то общий суточный расход энергии (Q_-) составит

$$Q_- = a(Q - Q_s) + 24Q_s, \quad (3)$$

или, подставляя значения Q и Q_s ,

$$Q_- = 1,24a + 13,68 \text{ кал/сутки.}$$

Согласно общему балансовому уравнению (Винберг, 1956),

$$0,8Q_+ = Q' + Q_-, \quad (4)$$

где Q_+ — общее количество энергии, поступающей в виде пищи (суточный рацион); 0,8 — коэффициент, характеризующий усвояемость последней, и Q' — среднесуточный прирост в калориях. Это уравнение, следовательно, можно переписать в следующем виде:

$$0,8Q_+ = Q' + a(Q - Q_s) + 24Q_s. \quad (5)$$

С другой стороны, величина суточного рациона Q_+ , очевидно, равна сумме часовых рационов r , т. е. $Q_+ = ar$, откуда

$$Q_+ = aR(1 - 10^{-\beta p}). \quad (6)$$

Решая совместно два последние уравнения (5) и (6), получаем (приравнявая по Q_+):

$$\frac{Q' + a(Q - Q_s) + 24Q_s}{0,8} = aR(1 - 10^{-\beta p}),$$

откуда

$$a = \frac{Q' - 24Q_s}{0,8R(1 - 10^{-\beta p}) - (Q - Q_s)}. \quad (7)$$

Подставляя в последнее уравнение численные значения всех элементов, получаем

$$a = \frac{18,705}{1,952} = 9,6.$$

Таким образом, определено, что при данной концентрации пищи малек уклей в продолжение суток питается в общей сложности 9,6 час. Следовательно, в сутки он получает с пищей $3,99 \times 9,6 = 38,3$ кал, расходуя за то же время 25,58 кал и прирастая на 5,025 кал, причем 7,7 кал — неассимилированная часть пищи.

Из этих данных также следует, что суточный рацион в этих условиях составляет примерно 0,2 калорийности тела малька, поскольку последняя равна в среднем 187,5 кал. Соответственно энергетический коэффициент роста первого порядка (Ивлев и Ивлева, 1948) будет равен 13,1 и второго (k_2) — 16,4%. Заметим, что на основании имеющихся данных не представляется возможным разделить суточный рацион на поддерживающую и продуцирующую части (Ивлев, 1947) и вычислить отсюда коэффициент роста третьего порядка.

Вместе с тем имеющиеся материалы позволяют подойти к оценке величины коэффициента выедания пищи (Ивлев, 1945). В данном случае его можно рассматривать как отношение встреченных и съеденных пищевых организмов. Очевидно, что при $p = 808$ кал/м³ и калорийности одного организма, равной 0,011 кал (q), концентрация планктона составит 73 450 экз./м³.

Отсюда на 1 м пути приходится $\sqrt[3]{p/q} = \sqrt[3]{73\,450} = 42$ экз. Следовательно, в процессе питания, проплывая в час 107,28 м, малек на данном пути встретит 4506 экз. рачков. С другой стороны, известно, что часовой рацион равен 3,99 кал, или 363 экз. рачков. Если считать, что отношение этих величин и является коэффициентом выедания, то он будет равен 0,806, или 8,06%. Другими словами, при данной ситуации малек съедает приблизительно каждый двенадцатый пищевой организм.

Из этих расчетов, казалось бы, можно сделать вывод, что наличие других 82% «несъедаемых» организмов не может влиять на интенсивность питания. В действительности, при соответственно уменьшенной концентрации пищи, величины рационов пропорционально уменьшаются. Например, если принять, что питание наших мальков осуществляется при концентрации только «съедаемой» части пищи, т. е. при $p = 0,806 \cdot 808 = 65,125$ кал/м³, то часовой рацион будет $15,5(1 - 10^{-0,00016 \cdot 65,125}) = 0,4$ кал и суточный — 3,64 кал. Расход же энергии за это время составляет около 32 кал. Очевидно, что подобное положение привело бы к быстрому истощению и гибели мальков от голода.

Можно предполагать, что вопрос о том, как фактически складываются взаимоотношения в системе хищник → жертва, представляет большую сложность и не поддается решению при использовании формальной схемы, описанной выше. Например, нелегко оценить величину «встреченных» пищевых

объектов. Принимая ее пропорциональной кубическому корню из концентрации, мы допускали, что пищевые животные, местоположение которых хоть сколько-нибудь отклоняется от линии движения рыбы, не могут считаться «встреченными». Фактически рыба-планктофаг замечает пищевые объекты, находящиеся не только непосредственно перед ней, но также и располагающиеся на некотором расстоянии от линии ее движения. По-видимому, следует различать при этом две величины: сферу, где пищевой объект будет замечен и для его поимки рыбе потребуются изменить направление движения, и отклонения этих объектов от «средней» линии движения, когда их поимка осуществляется лишь некоторым изменением положения тела рыбы, без удлинения проходимого пути. В первом случае процесс поимки некоторого пищевого организма будет учитываться величиной проходимого рыбой пути (L), во втором — длина пути останется без изменений. Очевидно, что первая величина всегда будет больше второй, причем от чувствительности рецепторов, регистрирующих наличие пищевого объекта — с одной стороны, и величины рыбы — с другой, будет зависеть данная разница. Другими словами, при движении рыбы фактически она улавливает организмы, расположенные не на геометрической линии, но в некотором объеме, представляющем нечто вроде цилиндра, длина которого будет равна пройденному в единицу времени пути и радиус поперечного сечения определяться вторым условием (возможность поимки без удлинения пути).

7. Попытаемся теперь, пользуясь некоторыми допущениями, перейти от анализа частного случая к созданию модели общего вида. Нам кажется, что эта модель должна представлять собой систему функциональных зависимостей величин, найденных выше в частном значении, от концентрации пищи во внешней среде.

Прежде всего надлежит перейти от часовых показателей энергетического баланса к суточным. Согласно уравнению (1), изменения часовых рационов в зависимости от концентрации пищи пропорциональны разнице между максимальным значением часового рациона и реальными их величинами при данной концентрации. В эту зависимость время в качестве переменной не входит, откуда возможно допустить, что и для суточных рационов можно использовать ту же форму функциональной связи. В этом случае мы будем иметь

$$Q_+ = R_c (1 - 10^{-\beta_1 p}), \quad (8)$$

где R_c — максимальный суточный рацион и β_1 — коэффициент, отличный от β .

Поскольку реальный суточный рацион в калориях $Q_+ = ar$, то $a = Q_+/r$, или:

$$a = \frac{R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})}{R (1 - 10^{-\beta p})}, \quad (9)$$

т. е. число часов питания рыбы представляет отношение суточного рациона к часовому.

Можно принять, что при предельно высокой концентрации пищи, когда суточный и часовой рационы будут соответственно равняться R_c и R , длительность питания будет минимальной ($a = a_{\min}$). Следовательно, в этом случае

$$a_{\min} = \frac{R_c}{R}. \quad (10)$$

С другой стороны, при $p = 0$ длительность охоты (поиска пищи) будет, очевидно, максимальна ($a = a_{\max}$). В общем виде это положение будет выражаться следующим образом

$$a_{\max} = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})}{R (1 - 10^{-\beta p})}.$$

Поскольку при $p = 0$ в данном отношении числитель и знаменатель будут равны нулю, мы получаем неопределенность, которая раскрывается, если найти первые производные числителя и знаменателя по dp . Тогда

$$\begin{aligned} a_{\max} &= \lim_{p \rightarrow 0} \frac{R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})}{R (1 - 10^{-\beta p})} = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{d[R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})] / dp}{d[R (1 - 10^{-\beta p})] / dp} = \\ &= \lim_{p \rightarrow 0} \frac{R_c \beta_1 10^{-\beta_1 p} \ln 10}{R \beta 10^{-\beta p} \ln 10} = \frac{R_c \beta_1}{R \beta}, \end{aligned}$$

поскольку по условию $p = 0$.

Выше показано (10), что $a_{\min} = R_c / R$, откуда

$$a_{\max} = \frac{R_c \beta_1}{R \beta} = \frac{\beta_1}{\beta} a_{\min}. \quad (11)$$

В соответствии с уравнением (3) и подставив значение a в формулу (9) получаем:

$$Q_- = \frac{R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})}{R (1 - 10^{-\beta p})} (Q - Q_s) + 24 Q_s, \quad (12)$$

откуда при $p = \infty$ минимальная величина Q_s будет равна

$$\min Q_- = \frac{R_c}{R} (Q - Q_s) + 24 Q_s = a_{\min} (Q - Q_s) + 24 Q_s, \quad (13)$$

и при $p = 0$ максимальное значение Q_-

$$\max Q_- = \frac{R_c \beta_1}{R \beta} (Q - Q_s) + 24 Q_s = a_{\max} (Q - Q_s) + 24 Q_s. \quad (14)$$

Эмпирически найденные и соответственно вычисленные величины мы имеем для одной точки: при $p = 808 \text{ кал/м}^3$. Напомним их: $Q_+ = 38,3 \text{ кал}$, $Q_- = 25,58 \text{ кал}$, $Q' = 5,025 \text{ кал}$, $a = 9,6 \text{ час}$ и $\beta = 0,00016$. Поскольку нет величин ни максимального суточного рациона (R_c), ни коэффициента β_1 , мы можем воспользоваться уравнением (8) для конкретных расчетов, если произвольно, но в пределах допустимости определим один из параметров.

Можно полагать, что мы не допустим большой ошибки, принимая максимальное значение энергетического коэффициента роста первого порядка равным 0,4. Многочисленные эмпирические определения его для мальков рыб в нормальных условиях обитания дают сходные величины, варьирующие около 0,35. Мы немного увеличиваем этот показатель, поскольку допускаем предельно благоприятные условия питания и роста: максимально возможную концентрацию пищи. Другими словами, для $p = \infty$ принимаем, что $k_1 = Q' / R_c = 0,4$. Следовательно, $0,4 R_c = Q'$, и поскольку

$$Q' = 0,8 Q_+ - Q_- = 0,8 R_c (1 - 10^{-\beta_1 p}) - 24 Q_s - (Q - Q_s) \frac{R_c (1 - 10^{-\beta_1 p})}{R (1 - 10^{-\beta p})},$$

то

$$Q' = 0,4 R_c = 0,8 R_c - 24 Q_s - (Q - Q_s) \frac{R_c}{R}.$$

Подставляя численные значения величин Q , Q_s и R , получаем $R_c = 42,8$ кал (приблизительно 16,5% от размеров рыбы).

Теперь оказывается возможным вычислить величину коэффициента β_1 . Поскольку, согласно уравнению (8),

$$38,3 = 42,8(1 - 10^{-808\beta_1}),$$

то $\beta_1 = 0,00121$.

Далее получаем:

по уравнению	(10)	$a_{\min} = 2,75$ час.
» »	(11)	$a_{\max} = 20,6$ час.
» »	(13)	$Q_{\min} = 17,09$ кал.
» »	(14)	$Q_{\max} = 39,21$ кал.

Как видно, полученные предельные значения искомых показателей достаточно реальны, что свидетельствует о правильности сделанных допущений.

Получив величины всех параметров в численной форме, возможно вычислить изменения каждой искомой величины, выразив их, как функции от концентрации пищи. Эти функции даны в графической форме, причем каждая кривая построена точно в соответствии с определяющими ее величинами коэффициентов.

На рис. 1 даны наиболее важные показатели. Очевидно, что главными элементами рассматриваемой модели будут приход и расход энергии за некоторый естественный отрезок времени. Таким отрезком для данного процесса, несомненно, являются сутки. Отсюда баланс энергии в первую очередь характеризуется двумя показателями, Q_+ и Q_- , а также их соотношением в зависимости от величины p . Как видно, с увеличением последней суточные рационы, согласно уравнению (8), нарастают очень быстро, практически достигая максимума при $p = 2000$ кал/м³. Несколько более полого кривая $Q_- = f(p)$, построенная по уравнению (12). Точка, в которой они пересекаются, характеризует ту концентрацию пищи, когда приход и расход энергии уравниваются. Однако более правильно эту точку равновесия определять по пересечению кривых Q_- и $0,8Q_+$ (прерывистая линия), поскольку около 20% поступающей энергии не ассимилируется организмом рыбы и выводится в виде неусвоенных продуктов. Данная точка может быть определена аналитически и вычислена для момента, когда $0,8Q_+ = Q_-$. Достаточно четко она находится и графически, причем оказывается, что концентрация пищи в данном случае (p) будет равна примерно 600 кал/м³. Следовательно, ниже этой критической концентрации мальки рыбы будут голодать и погибать. Заметим, что у особи любого животного, находящейся в процессе роста, последний не может быть остановлен на более или менее длительный срок (Ивлев, 1955). Другим словами, гибель молоди от истощения наступит при концентрации пищи не в момент p' , но при несколько большей величине, характеризуемой минимально возможной скоростью роста.

Отрезки ординат, заключенные между кривыми $0,8Q_+$ и Q_- , представляют величины суточных приростов Q' . Согласно уравнению (14), величины приростов в зависимости от p даны в виде пунктирной линии. Как видно, и эта кривая быстро достигает практического максимума и не возрастает при дальнейшем увеличении концентрации пищи.

Важным показателем является a , т. е. среднее число часов в сутки, когда рыба питается. По-видимому, прямыми наблюдениями данный показатель не может быть найден, во всяком случае для рыб-планктофагов.

Выше даны предельные значения a . Оказалось, что при бесконечном увеличении p длительность питания не будет короче 2,75 час. в сутки. Следует полагать, что фактически она будет больше, поскольку мы для данного

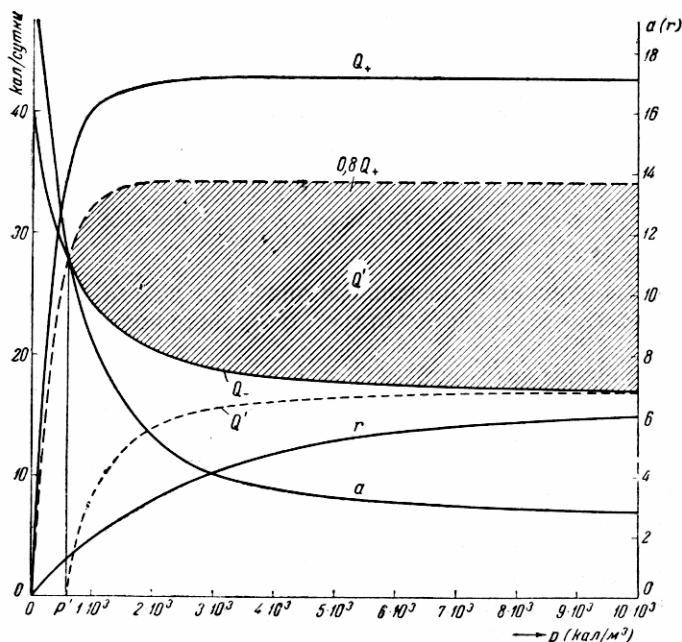


Рис. 1. Зависимость различных трофо-энергетических показателей от концентрации пищи p

Q_+ —суточный рацион (8); $0,8Q_+$ —ассимилируемая часть рациона; Q_- —энергетические траты в сутки (3); Q' —суточные приросты (15); r —часовые рационы (1); a —продолжительность питания в часах (9). В скобках—номера уравнений, на основании которых построены кривые

анализа исходили из постоянной скорости движения рыбы в процессе питания, тогда как в действительности, при высоких значениях p , эта скорость несколько снижается (Ивлев, 1944). В силу последнего обстоятельства кривая a , построенная в соответствии с уравнением (9), с отлогой правой частью, фактически будет снижаться медленнее, чем показано на рис. 1.

На рис. 2 даны изменения некоторых других показателей, характеризующих рассматриваемую модель. Нетрудно вычислить общую длину пути, проходимого рыбой в сутки в процессе питания (L). Очевидно, что этот путь будет равен aV . Поскольку скорость движения принимается как постоянная величина, равная 107,28 м/час, то $L = 107,28 a$ м/сутки. Следовательно, наименьшая длина пути, при $p \rightarrow \infty$, будет равна $107,28 a_{\min} = 295$ м и наибольшая, при $p \rightarrow 0$, $107,28 a_{\max} = 2210$ м. Фактически первая величина должна быть меньше, учитывая отмеченное выше возможное снижение скорости движения при высоких концентрациях пищи.

На том же рисунке дана кривая изменений энергетических коэффициентов роста первого порядка (k_1), которые представляют собой отношения Q'/Q_+ . Кривая свидетельствует, что величины этого коэффициента, много-

кратно определявшиеся эмпирически как 0,33—0,35, соответствуют концентрации пищи, равной приблизительно 2000 кал/м^3 , или $2,7 \text{ г сырого веса на м}^3$. Как видно, полученная величина действительно представляет концентрацию пищи, часто наблюдаемую в природных условиях¹.

Все рассмотренные кривые в большей или меньшей степени имеют одну общую особенность: быстрое изменение величин при относительно низких

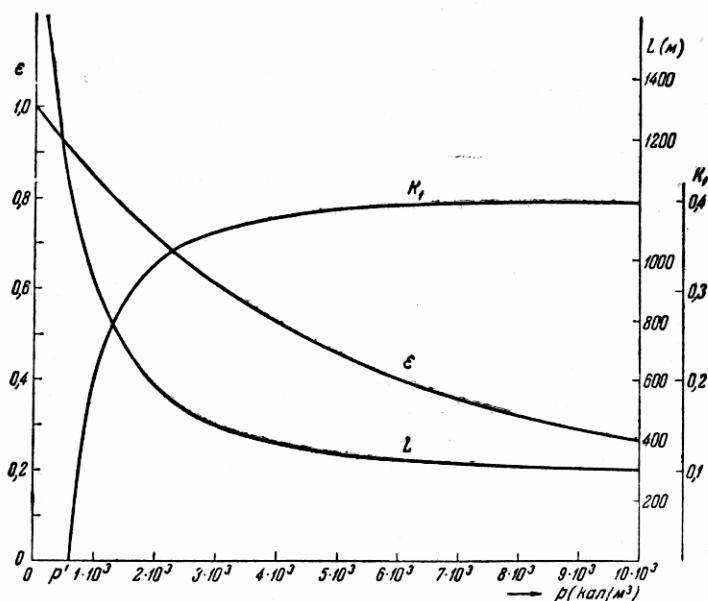


Рис. 2. Зависимость различных трофо-энергетических показателей от концентрации пищи

L — длительность пути в м, проходимого в сутки (aV); k_1 — энергетический коэффициент роста первого порядка (Q'/Q_+); ϵ — коэффициент выедания (16)

значениях p и плавный характер при дальнейшем увеличении концентрации пищи. По-видимому, данная особенность следует из общебиологической закономерности, заключающейся в том, что характер трофических взаимосвязей исторически сложился таким образом, что реально встречаемые в природе концентрации пищи, как правило, полностью обеспечивают процессы питания и роста на высшем уровне. Лишь ненормально низкие величины p приводят к явному снижению интенсивности питания и в крайних случаях к истощению и гибели животных. Действительно, в природе не часты случаи, когда наблюдается отчетливо заторможенная скорость роста животных, обусловленная недостатком пищи. В подавляющем же большинстве известных примеров пищи бывает достаточно, чтобы обеспечить питание и рост, приближающиеся к потенциально возможным.

¹ Следует указать, что приводимые расчеты действительны только для данного состава пищевых животных — копепод. Если эти животные будут более крупного размера, то для получения той же totalной величины рациона рыбе потребуется пройти меньший путь и соответственно затратить меньше энергии, поскольку линейное распределение пищевых

организмов будет равно $\frac{3}{1/\sqrt{p}}$. Следовательно, увеличение размеров пищевых животных в два раза сократит при одинаковой величине p расстояние между ними в восемь раз. Возможно, что именно этим объясняется стремление животных избирать для питания в пределах их возможности наиболее крупные пищевые объекты.

Заметим также, что рассмотренные теоретические кривые характеризуются наличием асимптот, т. е. достигают предельных значений при $p = \infty$. Практически эти предельные значения достигаются при конечных величинах концентрации пищи, причем, по-видимому, данные концентрации лежат в пределах, реально встречаемых в природе.

В заключение остановимся еще на одном показателе. Выше говорилось, что практически рыба-планктофаг поедает пищевых животных, расположенных не линейно, но занимающих некоторый объем.

Примем следующие условия. При движении рыба может заметить пищевых животных, находящихся от нее на том или ином расстоянии. Если это расстояние достаточно велико, то рыба, стремясь схватить замеченный объект, изменит направление движения, что учитывается регистрируемой величиной пройденного пути. В том случае, когда данное расстояние мало, но вполне реально, рыба может съесть встреченный объект, не увеличивая длину пути. Положим, что это последнее расстояние равно q и примем, что в соответствующем объеме при предельно низкой концентрации пищевых организмов съедаться будут все встреченные особи. Поскольку этот объем будет равен $\pi q^2 V$ (для часового пути), то число особей, которые потенциально могут быть съеденными (N_1), равняется $\pi q^2 V p / q$. Фактически же часовой рацион $r = N_2 q$, откуда $N_2 = r / q = R (1 - 10^{-\beta p}) / q$. Следовательно, отношение этих величин, т. е. N_1 / N_2 , и является коэффициентом выедания ε , причем, согласно принятому условию, он будет ≤ 1 . Очевидно, что при p , приближающейся к 0, $\varepsilon = 1$. Тогда, подставляя численные значения отдельных элементов уравнения, получаем

$$\varepsilon_{(p=0)} = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{15,5 (1 - 10^{-0,00016p})}{\pi p^2 \cdot 107,28p} = \lim_{p \rightarrow 0} \frac{15,5 \cdot 0,00016 \cdot 10^{-0,00016p} \ln 10}{3,14 \cdot p^2 \cdot 107,28} = 1,$$

откуда, при $p = 0$, $q = 0,00413 = 4,13$ мм. Следовательно, в цилиндре с диаметром 8,26 мм, по которому движется малек, при концентрации пищи, приближающейся к 0, он съедает всех встреченных животных. При более высокой концентрации пищи часть объектов пропускается и соответственно уменьшается коэффициент выедания. Заметим, что более строго следует говорить не о цилиндре, но о некотором пространстве с поперечным сечением, равным 53,3 мм².

На рис. 2 дана кривая $\varepsilon = f(p)$. Ее ординаты вычислены по уравнению

$$\varepsilon = \frac{R (1 - 10^{-\beta p})}{\pi \cdot p^2 \cdot V \cdot p}. \quad (16)$$

Как видно, она представляет собой равномерно снижающуюся линию, с верхним пределом, равным 1, и асимптотически приближающуюся в правой части к 0.

Выше говорилось о целесообразности разграничения понятий «замеченные» и «встреченные» хищником жертвы. К первым относятся все организмы, находящиеся в зоне действия соответствующих рецепторов хищника. Величина этой зоны и расстояние, на котором хищник «замечает» жертву, не могут быть определены без постановки специальных экспериментов. Замеченные хищником животные могут быть пойманы, для чего рыбе потребуется проделать путь, учитываемый величиной L , но могут и избежать поимки, поскольку в свою очередь обладают большей или меньшей подвижностью.

Вторыми следует считать тех животных, которые в момент встречи с хищником находятся в соответствующем канале. Потенциально каждая

из этих особей может быть схвачена, что и происходит при p , близкой к 0, но фактически при более высоких концентрациях пищи часть из них пропущается и съедается лишь некоторая доля, характеризующая коэффициентом выедания.

8. Проиллюстрируем выполненные выше определения различных трофико-энергетических показателей еще на одном примере — питания молодки салаки (*Clupea harengus membras* L.) в Финском заливе¹. Так как некоторые необходимые величины отсутствуют, они могут быть приняты исходя из более или менее вероятных допущений.

Фактический материал собран во второй половине августа. Средний вес малька равнялся 66,5 и среднесуточный прирост—5,1 мг. Принимая, что 1 г сырой массы соответствует 1000 кал, получаем, что $Q' = 5,1$ кал/сутки.

Пищей малькам служили в основном рачки *Eurytemora*. Средняя концентрация пищи в период наблюдений была 6550 экз./м³, или 455 мг/м³ (в сыром весе), или, наконец, 327 кал/м³.

Принимая, что соотношение веса малька и величин часовых рационов будет таким же, как у мальков уклей, получаем: $R = 4,123$ кал/час и r (для $p = 327$ кал/м³) = 1,06 кал/час. Отсюда по уравнению

$$1,06 = 4,123 (1 - 10^{-327\beta})$$

находим величину коэффициента β , оказавшуюся равной 0,0004.

Для вычисления расходов энергии воспользуемся коэффициентами, общими для всех рыб (Винберг, 1956). По формуле

$$Q_s = 0,3 \cdot 0,0665^{0,8} = 0,0343 \text{ мл } O_2 / \text{час}$$

находим значение этого показателя в энергетической форме. Очевидно, что он равен $4,77 \times 0,0343 = 0,164$ кал/час, или 3,94 кал/сутки, где 4,77 — оксикалорийный коэффициент.

В соответствии со многими другими примерами (Винберг, 1956; Ивлев, 1959) принимаем, что общий обмен вдвое больше стандартного, т. е. $Q = 2Q_s$, получаем $Q_- = 7,88$ кал/сутки. Отсюда в соответствии с уравнением (4) пишем

$$0,8Q_+ = 5,1 + 7,88 = 12,98 \text{ кал/сутки,}$$

откуда $Q_+ = 16,2$ кал/сутки.

Поскольку $Q_+ = ar = 1,06a$, находим, что $a = 15$ час.

В период наблюдений (вторая половина августа) на широте Финского залива продолжительность дня составляет почти 15 час. Следовательно, можно считать, что если справедливы сделанные допущения, мальки салаки питаются в течение всех светлых часов суток.

9. Очевидно, что обсуждаемая схема трофо-энергетических процессов не может рассматриваться как единственно возможная. Свидетельством этого является интересная статья Рашевского (Rashevsky, 1959), где разбирается математическая сторона процесса питания рыб. Для нас данная статья представляет особую важность, поскольку Рашевский анализирует некоторые представления, высказанные нами ранее (Ивлев, 1955) и которыми мы частично пользуемся в настоящей работе.

Не имея возможности подробно изложить здесь теоретические положения Рашевского, укажем на некоторые из них.

¹ Материал по салаке предоставлен нам Э. П. Битюковым, по планктону — В. Н. Грезе. Обоим им приношу искреннюю благодарность.

Главный принцип анализа Рашевского заключается в использовании основных «биофизических» представлений, т. е. конкретного понимания природы получаемых параметров. Мы эти параметры определяли формально, исходя из эмпирических данных по зависимости интенсивности питания рыб от концентрации пищи. В частности, Н. Рашевский интенсивность питания рассматривает как функцию времени и вводит в расчеты две величины (скорость движения рыбы и расстояние, на котором рыба замечает пищевой объект), считая их основными.

Следует полностью согласиться с данными положениями Рашевского. Как видно из изложенного выше анализа, нам также оказалось необходимым оперировать обоими названными показателями. Скорость движения возможно было определить экспериментально, но расстояние, при котором имеет место контакт рыбы и ее жертвы, лишь вычислить при некоторых допущениях. Н. Рашевский справедливо замечает, что «биофизический» анализ данного процесса требует специального экспериментального решения. Это в первую очередь относится к определению расстояний, на которых пищевые объекты входят в сферу охоты рыбы.

Далее Н. Рашевский считает, что питание рыб можно анализировать как процесс, протекающий в нестационарных и стационарных условиях. Наш анализ относится к первому типу. Для него Н. Рашевский считает справедливой экспоненциальную форму зависимостей, которыми в основном мы пользуемся. Он раскрывает природу основного параметра — коэффициента пропорциональности β и получает

$$\beta = \frac{\pi V \sigma^2 q t}{R}, \quad (17)$$

где σ — расстояние, на котором рыба замечает жертву, и t — время питания¹.

Рашевский исходит из положения, что фактически из данной концентрации пищи p рыба съедает часть, равную N_1 , откуда эта часть $\alpha = N_1/p = \pi V \sigma^2$. Как видно, дается картина, почти полностью совпадающая с нашими рассуждениями, изложенными выше. Разница заключается в нечеткости понятия «замеченные» пищевые объекты. Поскольку Рашевский принимает, что в предельных условиях («когда желудок пуст») съедается каждый замеченный объект, можно считать, что эти объекты, по нашему определению, относятся к категории «встреченных». Напомним, нами определено расстояние до таких объектов от центральной линии движения рыбы, причем оно оказалось равным приблизительно 4,13 мм. Подставляя наши данные в формулу Рашевского (17), получаем, что это расстояние (σ) равно примерно 2,6 см. Сейчас трудно решить, какая из этих величин правильнее, но очевидно, что данный показатель является одним из основных при анализе процесса питания рыб в естественных условиях.

Из теории Рашевского также следует, что коэффициент β не является по сути постоянной величиной и изменяется от длительности питания. Наши расчеты подтверждают этот вывод. Как показано, при часовом питании $\beta = 0,00016$ и при суточном питании $\beta_1 = 0,00121$. Как видно, разница вполне отчетливая.

Для стационарных условий Рашевский не считает возможным пользоваться экспоненциальными зависимостями и выводит другой тип функции

$$r = \frac{\beta R p}{1 + \beta p}. \quad (18)$$

¹ Мы здесь пользуемся теми же символами, что и в предыдущем тексте.

В этом случае зависимость $r = f(p)$ описывается кривой, также асимптотически приближающейся к R , но идущей более полого, под экспоненциальной кривой, практически достигая максимума при более высоких значениях p . Действительно, попытка использовать уравнение (18) для наших данных дает значительно меньшие величины рационов по сравнению с вычисленными по уравнениям (1) и (8).

Нам кажется сомнительной возможность пользоваться понятием «стационарных условий» для процесса питания рыб. Эти условия почти никогда не являются «стационарными», поскольку в продолжение суток будут периоды активного питания и периоды, когда рыба не питается вообще. Для подавляющего большинства случаев питание рыб имеет строго выраженный суточный ритм. Поэтому, за редкими исключениями, питание рыб для достаточно продолжительного отрезка времени следует рассматривать как процесс циклический, но отнюдь не стационарный.

Выше мы писали, что достаточно достоверные расчеты могут быть выполнены при значительно большем объеме фактического материала, чем тот, которым мы располагали. Поэтому смысл настоящего исследования мы видим в следующем.

Во-первых, получены в пределах реальных значений различные показатели процесса утилизации пищи рыбами-планктофагами и дана взаимная связь этих показателей.

Во-вторых, анализ выявил те исходные задачи, решение которых требует постановки специальных экспериментов.

Мы надеемся, что теоретические модели Рашевского и обсуждаемая в настоящей статье будут полезны при разработке программы дальнейших исследований в данной, достаточно важной области биологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
 Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.
 Ивлев В. С. 1939. Метод определения калорийности гидробиологических проб. — Научно-метод. зап. Главн. упр. заповедн., № 5.
 Ивлев В. С. 1944. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы. — Зоол. журн., т. 23, № 4.
 Ивлев В. С. 1945. Биологическая продуктивность водоемов. — Успехи совр. биол., т. 19, № 1.
 Ивлев В. С. 1945а. Плотность и распределение пищи как факторы, определяющие размеры рациона рыб. Зоол. журн., т. 24, № 2.
 Ивлев В. С. 1947. Влияние плотности посадки на рост карпов. — Бюлл. МОИП, т. 52, № 2.
 Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.
 Ивлев 1961. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося. — Вопросы ихтиол. (в печати).
 Ивлев В. С. и Ивлева И. В. 1948. Превращение энергии при росте птиц. — Бюлл. МОИП, биол., т. 53, № 4.
 Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.
 Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря.
 Fry F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish. — The Physiol. of Fishes, v. 1.
 Ivlev V. S. (Ивлев В. С.). 1934. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen. — Biochem. Ztschr. 275, N 1—2.
 Ivlev V. S. (Ивлев В. С.). 1960. Bestimmungsmethode der von dem wachsenden Fische ausgenutzten Futtermengen. — Ztschr. Fischerei, Bd. 9, H. F., N 3/4.
 R a s h e v s k y N. 1959. Some remarks on the mathematical theory of nutrition of fishes. — Bull. mathem. biophys., v. 21, N 2.