

536  
142  
В. С. ИВЛЕВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ  
ЭКОЛОГИЯ  
ПИТАНИЯ РЫБ

НАУКА, МОСКВА, 1978

В. С. ИВЛЕВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ  
ПИТАНИЯ РЫБ



ПИЩЕПРОМИЗДАТ

Москва · 1955

Книга профессора В. С. Ивлева посвящена вопросам теории экологии питания рыб: зависимости интенсивности питания рыб от количества и распределения пищи, способности рыб выбирать пищу в различных условиях, пищевой конкуренции и последствиям полного или частичного голодания. Эти вопросы имеют существенное практическое значение при промысловой разведке, рыборазведении и изучении динамики численности рыб.

Читатель должен иметь в виду, что книга профессора В. С. Ивлева — монография, построенная на оригинальных экспериментальных данных, а не руководство. Хотя большая часть экспериментов поставлена в дельте Волги на молоди массовых рыб, следует учитывать, что автор устанавливал общие закономерности экологии питания рыб, создавая в аквариумах сходные условия для молоди разных пород. Во многих случаях автору необходимо было экспериментировать с молодь, выращенной в аквариумах. Поэтому при решении практических вопросов, касающихся молоди, выросшей в рыбоводных хозяйствах или в естественных условиях, не следует пользоваться отдельными цифрами из таблиц книги, а необходимо, используя методику автора, ставить опыты в совершенно конкретной для каждого данного случая обстановке.

Виктор Сергеевич Ивлев  
Экспериментальная экология питания рыб

Спецредактор Л. Г. Виноградов

Редактор Е. С. Хлатина

Корректор М. Г. Андерс

Техн. редактор Е. А. Чебышева

---

Л-106986 Сдано в набор 20/IX-1955 г. Подписано к печати 30/XI-1955 г.  
Формат бумаги 60×92<sup>1</sup>/<sub>16</sub> д. л. Печ. лист. 15<sup>3</sup>/<sub>4</sub>. Уч.-изд. л. 17,08.  
Тираж 1500 экз. Цена 10 руб. Изд. № 3162. Заказ 1529  
Пищепромиздат

---

Типография Московской Картонажной фабрики. Павелецкая наб. д. 8

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга является итогом исследований, предпринятых с целью экспериментального обоснования основных закономерностей трофологии рыб.

Экспериментальные работы начаты нами в Астраханском государственном заповеднике (главы III и IV) и продолжались в Волго-Каспийском отделении Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (глава VI) и в Институте гидробиологии Академии наук УССР (глава V). Окончательная обработка материалов закончена в Латвийском отделении ВНИРО. В общей сложности период работы охватил 10 лет — с 1939 по 1949 год.

Все излагаемые ниже данные оформлялись в виде отдельных статей, частично опубликованных в различных центральных журналах. Перечень этих статей вошел в список цитируемой литературы [31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38].

Сводка всех материалов потребовала значительной стилистической переработки данных, опубликованных и подготовленных к печати, тем более, что статьи, предназначавшиеся к опубликованию в различных по своим требованиям изданиях, естественно, представляли несколько неоднородную картину по характеру изложения отдельных вопросов.

Различные разделы книги разработаны с неодинаковой полнотой. Эта неоднородность вызывалась различными обстоятельствами. В основном наиболее тщательному изучению были подвергнуты вопросы, которые, по нашему мнению, являются важнейшими среди других проблем трофологии.

Мировая литература, относящаяся к области экологии питания животных и, в частности, питания рыб, огромна.

Однако, объединив в книге наши экспериментальные работы, мы приводим оригинальные исследования и исследования других авторов, проведенные в природных условиях, лишь в сравнительно редких случаях, как иллюстративный материал. Эти «природные», сопоставимые с нашими исследованиями данные, можно было бы во много раз приумножить. Но, видя нашу ближайшую

цель не в сводке литературных данных, а в изложении фактов, полученных в лаборатории непосредственно нами, мы откладываем на будущее составление более широкой сводки по питанию рыб.

Исследования, излагаемые в настоящей работе, возникли из практической рыбохозяйственной потребности определения кормовой ценности водоемов и ясно осознанной неудовлетворенности применением статических понятий типа «биомасса» и т. д. Однако, в процессе работы нам пришлось столкнуться с вопросами более общего биологического значения, в частности, с вопросами, связанными с некоторыми положениями эволюционного учения.

Мы уверены, что вопросы трофологии животных, ввиду их теоретического интереса и практической, народнохозяйственной важности, должны в ближайшем будущем занять центральное место среди других экологических проблем. Предпринятая нами попытка экспериментального анализа ряда основных понятий трофологии, не претендующая на исчерпывающее разрешение затронутых вопросов, мы надеемся, поможет созданию этой новой области биологических знаний.

---

## СОДЕРЖАНИЕ И ЗАДАЧИ ТРОФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Трофология — наука о питании животных — находится в периоде кристаллизации основных понятий и принципов. Возникшая в среде советских гидробиологов и впервые введенная в литературу С. А. Зерновым, эта дисциплина за короткое время своего существования дала ряд значительных обобщений. Несмотря на давно осознанное первостепенное значение условий питания в жизни каждого организма, лишь в последние годы, характеризующиеся стремительным ростом экологических знаний, вопросы трофологии были выдвинуты на первое место среди других экологических проблем. Можно утверждать, что расцвет экологии, как науки, в значительной степени определился углубленными исследованиями именно в области учения о питании, а перенесение в эту область принципов и методов количественного анализа создало предпосылки для превращения экологии в одну из важнейших отраслей современной биологии.

В настоящее время большинство экологов [41], кроме некоторых главным образом американских авторов (Шелфорд и др.), понимают экологию в широком толковании. Известное расхождение наблюдается лишь при сравнительной оценке роли абиотических и биотических факторов. В этом отношении четко наметились две тенденции. Во-первых, чем позднее по времени написана данная сводка, тем большее значение придается в ней факторам биотического порядка. Во-вторых, предпочтительное внимание абиотическому окружению уделяется экологами, оперирующими в основном ботаническим материалом.

Весь огромный эмпирический материал, накопленный современной экологией животных, позволяет сделать следующие обобщения:

1. Для выживания подавляющего большинства животных решающее значение имеют биотические факторы. Абиотические условия, влияя на распределение животных или на скорость отдельных процессов, протекающих в их организме, являются второстепенными для выживания данного индивидуума в борьбе за

существование. Лишь критические, летальные напряжения абиотических факторов приобретают мощь биотических причин, но подобные случаи сравнительно редки и не характерны для обычного течения природных явлений.

2. Среди биотических факторов исключительное место принадлежит условиям питания и пищевым отношениям животных. Можно с уверенностью утверждать, что остальные синэкологические проблемы занимают в экологии второстепенное положение по сравнению с проблемами трофического порядка.

Однако разделение факторов внешней среды на биотические и абиотические, до недавнего времени казавшееся вполне четким и естественным, при более глубоком подходе к анализу условий жизни животного оказывается не столь простым. Сложные сочетания этих условий в природе очень часто делают невозможным отнесение данного фактора к одной из названных категорий. В частности, типичный биотический фактор — питание, протекая в конкретных условиях внешней среды, находится под контролем и взаимодействует с рядом иных факторов, которые следовало бы отнести к группе причин абиотического порядка. Эта взаимообусловленность стирает грань между понятиями «биотический» и «абиотический», заставляя каждый экологический факт рассматривать как целостное явление.

Таким образом, право на самостоятельное существование трофологии, как отдельной отрасли экологии, определяется, с одной стороны, удельным весом условий питания и пищевых отношений в жизни животных, с другой — значением, которое приобрели трофологические проблемы на данном уровне развития науки.

Спорным является вопрос о реальном содержании трофологии. Питание животного является настолько сложным явлением, что можно без большой натяжки включать в трофологию значительную часть биологических проблем. Однако, такое расширенное толкование трофологии создает непреодолимые трудности в построении внутренней системы данной дисциплины.

Поэтому, признавая важную роль в проблеме питания морфологии органов добывания пищи и приспособлений для защиты от хищника, признавая важность физиологии питания, нам представляется более целесообразным толковать трофологию как науку, обнимающую проблемы экологии и питания животных<sup>1</sup>.

Попытаемся наметить круг вопросов, подлежащих изучению в рамках современной трофологии.

Бесспорно, первое место среди других проблем трофологии принадлежит вопросу об интенсивности питания. Понятие интенсивности имеет двоякое содержание. С одной стороны, под ин-

<sup>1</sup> По нашему мнению, трофология является частью экологии, относясь к последней, как например, эндокринология относится к физиологии.

тенсивностью питания можно понимать скорость потребления пищи, т. е. поглощение определенного количества пищи в единицу времени, причем такой единицей может служить сколь угодно малый отрезок времени.

С другой стороны, интенсивность питания может быть изменена количеством пищи, получаемой животным в течение относительно больших отрезков времени, перекрывающих разовое насыщение данного индивидуума. Существенным в этом случае является то обстоятельство, что подобные отрезки времени представляют целостные периоды жизни животных, охватывая как периоды собственно питания, так и промежутки между ними. Последнее толкование интенсивности питания вылилось в современной трофологии в понятие о рационах. Следует заметить, что термин рацион в экологической литературе имеет несколько иное содержание, чем в физиологии. Экологи рационом называют количество пищи, поедаемое животным за определенный отрезок времени. Отсюда возникли единицы интенсивности питания, именуемые суточным, месячным и годовым рационами.

Проблема интенсивности питания, естественно, включает вопрос о факторах, влияющих и определяющих скорость данного процесса. Очевидно, что интенсивность питания в природе определяется причинами, в основном, охотничьего и поискового характера. В подавляющем большинстве случаев именно степень трудности нахождения и добывания пищи является причиной, лимитирующей интенсивность питания.

Среди бесконечного разнообразия факторов, влияющих на интенсивность питания, изучению трофологии должны подлежать, в первую очередь, факторы экологического порядка, а именно, с одной стороны, свойства, присущие питающимся животным или их популяциям, с другой, особенности пищевого материала. Мы считаем, что важнейшим вопросом в этом отношении будет изучение влияния, оказываемого на интенсивность питания:

- 1) степень концентрации пищи;
- 2) характером распределения пищи;
- 3) структурой популяции питающихся животных.

Первое положение настолько очевидно, что не требует сколько-нибудь подробного разъяснения. Ясно, что чем больше пищи, тем доступнее она становится для данного животного. Несравненно сложнее установить характер функциональной зависимости между степенью концентрации пищи и скоростью питания. Тем не менее, оказалось возможным, во всяком случае, для простых экологических систем, наметить тип подобной зависимости, обоснованной математически и подтверждаемой экспериментально [32, 105].

Под характером распределения пищевого материала в данном случае понимается степень неравномерности или большей или меньшей кучности (агрегатности) распределения пищи в пространстве при данной средней ее плотности. Каждое животное пи-



тается в определенных конкретных условиях, характеризующихся данной плотностью пищи (в пределах ареала питания), и «средняя» плотность ее в значительной степени является абстракцией, не оказывающей влияния на интенсивность питания. Лишь в частном случае, когда пища распределена абсолютно равномерно, величины «средней» плотности становятся совершенно конкретными параметрами, определяющими интенсивность питания. Такое условие, легко достигаемое в условиях эксперимента, в природе никогда не находит полного осуществления. Поэтому определение степени агрегатности пищи имеет такое же актуальное значение, как и определение ее концентрации. Анализ вопроса о влиянии агрегатности пищи на условия питания животных [32] позволил не только найти количественную меру степени агрегатности, но и установить функциональную зависимость между агрегатностью и скоростью питания.

Непосредственное влияние на интенсивность питания оказывает также численность и структура популяций питающихся животных. Биологическая роль фактора агрегатности применительно к различным жизненным процессам плодотворно разрабатывается многими авторами. Многочисленными исследователями показано, что питание изолированного животного и животных того же вида, но образующих некоторые скопления, протекает с различной интенсивностью, причем иногда подобное совместное питание является отрицательным обстоятельством, иногда же (реже) — положительным [34, 58, 150].

Непосредственно к вопросу о скорости питания примыкает проблема степени использования питающимися животными данных запасов пищи. Немногочисленные попытки изучения этого процесса не пошли дальше установления количественной меры степени выедания имеющихся в наличии запасов пищи (экотрофический коэффициент) и ориентировочных наблюдений в природе [33, 83].

Вопрос осложняется тем обстоятельством, что пища животных в свою очередь является биологическим комплексом, количественное развитие которого зависит, с одной стороны, от плодovitости, скорости роста и других свойств потребляемых организмов, с другой — является функцией интенсивности питания животного-потребителя. Развивающееся же в последнее время трофодинамическое направление в экологии (Линдеман, Гаевская, Ивлев), оперирующее представлениями о трансформации органической материи в природе и об энергетической стороне этих процессов, выдвинуло вопрос о степени использования пищи на одно из первых мест.

Естественным переходом от проблемы строгого количественного анализа питания будут вопросы изучения закономерностей, определяющих качественный состав пищи. Поскольку в природе нет животных, с абсолютным безразличием относящихся к различным пищевым ингредиентам, и большая или меньшая изби-

раемость в отношении некоторых из них присуща каждому организму, проблема избирательного питания приобретает масштабы одной из ведущих в современной трофологии.

Выбор данным животным той или иной пищи определяется двумя причинами: во-первых, свойствами, присущими этой пище, и, во-вторых, особенностями питающегося животного. Такие основные понятия элективного питания, как доступность пищевого объекта или большая или меньшая предпочтительность его, являются следствием как того, так и другого ряда причин.

Анализ явления избираемости применительно к данному комплексу пищевых объектов и питающемуся ими животному позволяет установить причины дифференциального потребления различных компонентов данного комплекса. Сопоставление удельного веса, который имеет некоторый ингредиент во всем пищевом комплексе внешней среды, с удельным весом того же ингредиента в рационе животного дает возможность количественно определить его положительную или отрицательную избираемость<sup>1</sup>.

Многочисленные исследования по избираемому питанию рыб, проводимые или путем анализа данных, получаемых в природе [73—77], или методом строго контролируемого лабораторного эксперимента, позволили наметить три основные направления работ, развитие которых будет определять на ближайшие годы состояние данной проблемы. Эти работы заключаются в выяснении влияния:

1) оказываемого на избираемость степенью концентрации пищи в целом или ее отдельных ингредиентов. Особенную сложность данный вопрос приобретает вследствие того, что по мере избирательного уничтожения одних ингредиентов в большей степени, чем других, меняется не только общая концентрация пищи, но и соотношение всех элементов, составляющих данный комплекс. Таким образом, получается сложный узел взаимозависимостей, строго количественный анализ которого чрезвычайно труден для объективного познания;

2) соотношения размеров пищевого объекта и поедающего его животного. Очевидно, что наибольшее значение этот момент приобретает при питании живыми объектами, когда имеется система типа хищник → жертва. Можно определенно утверждать, что наряду со степенью концентрации пищи размерная характеристика пищевых организмов является основным определяющим фактором избирательного питания;

3) характера и степени скрытности пищевых объектов, а также предпочтения, отдаваемого питающимися животными тем или иным элементам пищевого комплекса. Первая часть данного вопроса охватывает анализ, под соответствующим углом зрения, всякого рода укрытий и защитных особенностей пищевых форм

<sup>1</sup> Здесь и ниже под отрицательной избираемостью понимается избегание в той или иной мере данного вида пищи.

(окраска, форма и пр.). Вторая часть в значительной степени определяется физиологическими и другими свойствами питающегося животного, являясь наиболее трудной для объективного анализа областью учения об избираемости пищи.

Учение об избирательном питании составляет часть учения о выборочном уничтожении отдельных особей популяции, имеющего широкое эволюционное содержание. Таким образом, чисто трофологическое учение об избирательном питании перерастает в проблему общебиологического значения, позволяя подойти к разрешению наиболее интимных сторон механизма естественного отбора.

Синтезом вопросов об интенсивности питания и об избираемости пищи является учение о конкурентных пищевых отношениях — центральная проблема современной трофологии. Теоретическое и практическое значение данной проблемы трудно переоценить. Даже простое перечисление вопросов, входящих в нее и в значительной степени определяемых ею, заняло бы слишком много места. Поэтому мы укажем лишь на наиболее разработанные направления современного учения о косвенных пищевых отношениях.

Хронологически первым возникло популяционное направление, где интенсивность питания принималась в качестве определяющего фактора, но непосредственно регистрируемой величиной служила численность чистых или смешанных популяций.

Динамика чистых популяций изучалась Пирлем [128] и его многочисленными сотрудниками и последователями. Не ставя перед собой цели изучения собственно косвенных пищевых отношений, Пирл по сути оперировал вопросами, относящимися к внутривидовым пищевым отношениям.

Межвидовая конкуренция, изучаемая примерно с тех же позиций, первоначально получила разрешение в абстрактно теоретической, чисто математической форме (Вольтерра [146, 147, 148]). Позднее Гаузе [18—21, 104, 105], несколько преобразовав систему дифференциальных уравнений Вольтерра и придав им более общую форму, проверил математически ожидаемые результаты экспериментальным путем, используя в качестве подопытного материала простые бинарные системы дрожжей или инфузорий.

Второе направление, разработанное Шорыгиным [77] и его сотрудниками, строится на анализе питания рыб, протекающего в естественных условиях. Работы Шорыгина обладают неоспоримым достоинством именно в силу того, что получаемые выводы относятся непосредственно к условиям существования животных в природе, преломляя в себе весь самый сложный комплекс внешних и внутренних факторов. С другой стороны, несовершенная техника получения исходных материалов, присущая всем без исключения работам, посвященным питанию рыб в естественных условиях, ограничивает возможность применяемого Шорыгиным коли-

качественного анализа, накладывая соответствующий отпечаток на все направление.

Третье направление в учении о косвенных пищевых отношениях получило осуществление в наших работах [31 и др.]. Характерными особенностями его являются:

а) экспериментальный метод анализа косвенных пищевых отношений при возможно точном количественном учете исходных величин и получаемых результатов;

б) попытка анализа не только результатов данных косвенных отношений или условий их осуществления, но и механизма процесса соревнования за пищу;

в) применение количественных показателей, одинаково пригодных для изучения как однородных по своему составу, так и смешанных биологических систем.

Последней по времени является общая концепция Лысенко [51] по вопросам межвидовой и внутривидовой конкуренции. Построенная на основании теоретического обобщения агробиологического материала, эта концепция иногда используется и при анализе пищевых отношений животных.

В разрешении вопросов косвенных пищевых отношений больше, чем в других областях трофологии, нашел применение метод математической интерпретации получаемых результатов. В них не только используются для измерения интенсивности процесса конкуренции различные количественные показатели, но и самый анализ его осуществляется с помощью более или менее сложного математического аппарата.

Несмотря на общие принципиальные установки в охарактеризованных выше направлениях изучения косвенных пищевых отношений, между ними имеется и очень важное различие. В то время, как Пирль, Вольтерра и Гаузе искали зависимость между интенсивностью питания и динамикой численности популяции, мы пытались выяснить связь между условиями и интенсивностью питания. По нашему мнению, невозможно, по крайней мере в настоящее время, найти количественную зависимость между интенсивностью питания и скоростью изменения численности данной популяции.

Многочисленные факты, относящиеся к различным систематическим группам животных, свидетельствуют о мощном действии, оказываемом питанием на динамику населения. Не рассматривая вопросы качественной стороны питания, например, потребности для нормального размножения определенного витаминного комплекса, что входит в компетенцию физиологии, можно указать на два основных механизма, определяющих изменение численности популяции.

Во-первых, интенсивность питания, влияя на активность функционирования гонад, в широких пределах определяет плодовитость данного животного. Другими словами, численность каждого

поколения в значительной степени является функцией размеров рационов родителей.

Во-вторых, выживание молодых животных до момента наступления половой зрелости в сильнейшей степени зависит от условий их питания.

Поскольку количество отрождаемых особей еще не определяет динамику численности популяции, зависящую от количества животных, достигших возможности давать следующее поколение, оба указанных условия являются одинаково важными элементами одного процесса. Мы склонны считать, что второй элемент — выживание молодых стадий животных — играет большую роль, чем изменение плодовитости, определяя в основном скорость и направление изменения численности животных.

Многочисленные исследования, подтверждающие влияние питания на размножение животных, не дают возможности установить количественную связь между этими процессами. Однако даже качественное решение вопроса позволяет видеть чрезвычайную сложность такой связи, имеющей специфические особенности и специфический механизм в каждом отдельном случае.

Повидимому, наибольшая сложность наблюдается при попытке найти связь между интенсивностью питания и выживанием. Наши опыты, ограниченные однородным материалом — рыбами, показали, что фактор интенсивности питания через изменение резистентности организма к внешним условиям может быть подвергнут анализу при обязательном условии учета комбинированного действия всех причин, влияющих на данных животных. Эти опыты с несомненностью показали подавляющее превосходство так называемых «биотических» факторов, в соответствии с сформулированными выше положениями. В последнее время эти вопросы с успехом разбираются Никольским [57] применительно к пищевым отношениям у рыб.

При обзоре основных вопросов трофологии необходимо коснуться одной из центральных проблем этой науки — проблемы продуктивности, хотя мы и не будем специально останавливаться на ней в этой книге. До настоящего времени данная проблема разрабатывается применительно к водоемам, хотя и имеется тенденция, пока мало успешная, те же принципы перенести на сушу [125].

Проблему продуктивности, или, точнее, проблему кормности, можно рассматривать как учение о трофических циклах (пищевых цепях), анализируемых, в основном, с количественной стороны. Многочисленные работы, посвященные кормности водоемов, вызванные как теоретическим интересом, так и практической важностью данной проблемы, позволяют достаточно четко наметить ее контуры.

Первым элементом данной проблемы является вопрос о путях образования органической материи, служащей исходным материалом для дальнейших превращений в последовательном ряде

гетеротрофных организмов. Поскольку образование этой первичной материи происходит в основном за счет фотосинтетических процессов и, кроме того, в значительной степени определяется минеральным питанием растений, то данный раздел проблемы скорее должен быть отнесен к области ботанической трофологии.

Вторым вопросом является установление тех путей, по которым первичное органическое вещество, переходя из одной формы в другую, трансформируется в пределах данного трофического цикла. Другими словами, вопрос сводится к составлению качественной схемы путей превращения органического вещества, что обычно в экологической литературе носит название «схемы пищевых взаимоотношений животных».

Превращение вещества в каждом отдельном трофическом звене сопряжено с неизбежным рассеиванием части вещества или энергии. Это рассеивание является основной мерой, определяющей интенсивность продукционного процесса и наряду с вопросами о мощности образования первичного вещества является центральной частью проблемы кормности.

Потеря вещества и энергии имеет двоякую природу.

Во-первых, не все особи пищевой популяции фактически поедаются популяцией хищников и, таким образом, не вся заключенная в первой популяции энергия входит в данный трофический цикл. Следовательно, в этой части вопрос сводится к определению степени выедания (см. выше).

Во-вторых, даже поглощенная пища воспроизводится в теле животного в форме пластических веществ не целиком, но лишь частично, тогда как другая, иногда большая часть, расходуется на поддержание тела *in statu quo*, т. е. на процессы метаболизма. Данная часть проблемы, входящая в область энергетики роста, за последнее время получила достаточно тщательную разработку, в частности, в аспекте проблемы биологической продуктивности.

Наконец, в водоем поступает органическое вещество извне, поскольку водоем никогда не является абсолютно замкнутой системой. Последнее обстоятельство, являющееся следствием единства водоема и окружающего ландшафта, еще больше усложняет схему продукционного процесса.

Синтез и последовательное разрешение намеченных этапов данной проблемы должны дать необходимый материал для реальной оценки кормности водоема. Следует заметить, однако, что до настоящего времени такого синтетического изучения какого-либо природного объекта не произведено и вопрос о кормности разрешается, с одной стороны, путем теоретического обоснования проблемы в целом, с другой — путем конкретного анализа ее отдельных элементов.

Как указывалось выше, в настоящий начальный период формирования основных задач трофологии не представляется возможным дать исчерпывающий перечень вопросов, обнимаемых

этой молодой дисциплиной. Поэтому, не претендуя дать сколько-нибудь исчерпывающее представление о содержании и путях развития последней, мы попытались лишь в общих чертах обрисовать характер проблематики трофологии животных.

Переживаемый нами период, несомненно, является весьма значительным для формирования трофологических представлений. Свидетельством этого служит как значительное число первоклассных исследований по отдельным частным вопросам трофологии, так и опыт анализа содержания дисциплины в целом. Недавно опубликована программная статья Гаевской [17], цели которой совпадают с нашей попыткой наметить основную проблематику трофологии. Наше толкование трофологии, однако, не полностью соответствует взглядам Гаевской. Это несовпадение на данном начальном этапе формирования трофологических представлений мы считаем вполне естественным, будучи уверенными, что ближайшие годы внесут ясность в вопрос о системе знаний в данной области биологии.

С большим удовлетворением мы можем отметить, что трофология, как некоторая дисциплина, а также ее отдельные проблемы и зародились, и нашли наиболее полное и глубокое развитие в отечественной науке. Ни одна страна мира, ни все страны в целом не дали науке столько работ по трофологии ни в качественном, ни в количественном отношении.

Укажем также, что система трофологии, как отдельной дисциплины, в том виде, в каком она сложилась в нашем представлении и в каком она изложена в настоящей главе, послужила основой для исследований, составивших содержание настоящей книги.

## МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Изучение трофологии с изложенных выше позиций и практическое использование предложенных количественных показателей интенсивности различных трофологических процессов при современном уровне экологии легче осуществлять экспериментальным путем. В оценке эксперимента, как метода изучения биологических процессов, мы принимаем следующий принцип: эксперимент не должен в лаборатории повторять природные условия, но, наоборот, лишь специально созданная обстановка, как правило, никогда не осуществляемая в природе, дает возможность вскрыть закономерности, не познаваемые путем наблюдений в среде, несущей весь самый сложный комплекс причин и следствий.

Это положение отнюдь не следует понимать таким образом, будто мы противопоставляем данные эксперимента и результаты анализа естественных условий. Мы хотим лишь подчеркнуть право экспериментатора и даже его обязанность по желанию схематизировать условия существования животного, выделять отдельные факторы, варьировать по желанию другие и т. д.

«Наблюдение собирает то, — говорит Павлов [59]— что ему предлагает природа, опыт же берет у природы то, что он хочет...»

В чисто экспериментальных дисциплинах, как например, физиология или микробиология, эти оговорки были бы достаточно тривиальными. Однако экспериментатора-эколога нередко упрекают в том, что он помещает подопытные объекты не в естественные условия и что полученные им результаты не могут быть распространены на природу. При этом забывают, что стандартных природных условий нет и результаты, полученные в одних природных условиях, не могут быть перенесены в другие природные условия. Цель же при экспериментальном анализе, и при работе в естественной обстановке одна — вскрыть реальные закономерности природных явлений, хотя пути каждого из этих методов различны. Эксперимент и наблюдения в природе не противостоят, но лишь дополняют друг друга.



Поэтому, не претендуя на возможность немедленного распространения применяемых нами методов изучения трофологии на естественные условия и понимая невозможность этого, во всяком случае в настоящее время, мы считаем, что лабораторные опыты могут дать материал соответствующего характера и необходимой точности, чтобы его можно было подвергнуть дальнейшей обработке и после этого сопоставить с природными явлениями.

При организации опытов, как со стороны оформления внешних условий, а главное, со стороны подбора подопытного материала, основное внимание обращалось на чистоту и объективность получаемых данных. Необходимым условием всякого эксперимента является его воспроизводимость (в смысле получения идентичных результатов). Вместе с тем, если в физических и химических опытах эта воспроизводимость почти абсолютна, в физиологических она уже значительно относительнее, то в экологических, где объектами являются даже не органы, а целые организмы и их комплексы во всей сложности индивидуальных особенностей, получить желаемую степень воспроизводимости практически невозможно. Поэтому все серии опытов, где каждый из них являлся отдельной вариантой, значение которой может быть оценено лишь при сопоставлении с другими опытами данной серии, ставились одновременно, на максимально однородном материале. Таким путем мы получили материал удовлетворительного качества, но сопоставление результатов опытов в экологических сериях, поставленных, казалось бы, в идентичных условиях и на внешне тождественном материале, но в другое время, дает некоторое, как правило, небольшое, но ощутимое расхождение.

Необходимость пользоваться для каждого количественно выражаемого вывода величинами, получаемыми в результате одной серии опытов, чисто физически ограничила возможность многократного повторения отдельных опытов для получения статистически надежных средних величин. Поэтому каждый опыт дублировался и совпадение количественных результатов в двух параллельных опытах служило критерием достоверности полученных данных. В случае, когда результаты параллельных опытов не совпадали, опыт считался не удавшимся и повторялся снова. Таким образом, в приведенных ниже таблицах все цифры являются средними величинами из двух параллельных опытов.

Положив в основу изучения вопросов трофологии принцип количественного анализа явлений, мы в некоторых случаях, где считали это возможным, прибегали к математической интерпретации получаемых данных. Применение математических рассуждений и математического способа описания биологических материалов, за исключением методов вариационной статистики, только начинает проникать в биологию и до настоящего времени не вошло в повседневную практику биологических исследований. Поэтому, мы считаем необходимым остановиться на некоторых положениях, которыми мы руководствовались в этой работе.

Современный уровень экологических исследований не представляет возможным пользоваться математическим аппаратом, адекватным сложности изучаемых явлений. Происходит это не только в результате недостаточной точности исходных материалов, но главное затруднение заключается в многогранности любого экологического процесса и огромном количестве приходящих обстоятельств, учет которых с четкостью, необходимой для включения их в дальнейший ход математических выкладок, невозможен. Поэтому математическая интерпретация биологического явления всегда несколько условна и приближенна не только по степени точности, но и по существу самого анализа. Отсюда необходимым условием математической обработки биологических данных является определенная, заведомо сознаваемая схематизация процесса. «Но, благодаря этой схематизации,—говорит Павлов,—мы можем идти вперед в объективном изучении предмета — и в этом ее оправдание и смысл»<sup>1</sup>.

С другой стороны, как это уже с полной очевидностью доказано многочисленными исследованиями, охватывающими также и экологические проблемы, применение математических приемов анализа дает в руки исследователя мощное оружие, с одной стороны, для предельно лаконического и четкого описания полученного результата и, с другой—для получения выводов, подойти к которым чисто логическим путем бывает почти невозможно.

В наших исследованиях мы использовали два пути математической обработки получаемых данных. Там, где это было возможным, мы прибегали к аналитическим приемам, пытаясь на основании ранее полученных зависимостей или чисто логических предположений составить уравнения, решение которых приводило нас к тому или иному выводу. Там, где этот путь, наиболее совершенный, оказывался по каким-либо причинам неприемлемым, мы считали полезным дать эмпирическое уравнение, удовлетворительно отображающее полученную закономерность. Наконец, как будет видно при изложении экспериментальной части настоящей работы, в ряде случаев мы вообще отказывались от математического анализа, считая, что качество исходных данных и сложность наблюдаемой картины не дают возможности без неоправданно грубых допущений пользоваться математическим аппаратом.

Заметим также, что, учитывая непривычность широкого круга биологов к математическим приемам анализа, мы насколько возможно избегали пользоваться относительно сложными формами математических рассуждений.

Серьезным вопросом является степень точности получаемых цифр. Насколько это было возможно, мы стремились к тому, чтобы предпоследний знак в приводимых нами величинах имел вполне конкретное содержание. Последний знак уже не обладает этим

---

<sup>1</sup> Полное собр. соч., III, кн. 1, стр. 55.

свойством и в своих крайних выражениях показывает лишь тенденцию данной величины. Поэтому никаких выводов, построенных на совпадении или расхождении последних знаков, в работе не делается.

Основными подопытными животными являются рыбы. Выбор данного подопытного материала определялся тремя моментами: во-первых, стремлением продолжать изучение трофологии на материале, который после работ многочисленных исследователей стал традиционным, во-вторых, личным опытом автора, который, в результате многолетних экспериментальных работ по изучению питания рыб, более уверенно оперирует с данными животными, чем с какими-либо другими. Наконец, выбор рыб в качестве объекта исследований определялся стремлением к решению вопросов непосредственного хозяйственного значения.

Большое значение для получения максимально идентичных результатов и вообще для успешного проведения опытов имеет видовой состав подопытных рыб.

Большая часть опытов проведена над обычными для дельты Волги пресноводными и полупроходными видами. Лишь при изучении косвенных пищевых отношений, занимающих в наших исследованиях важное положение, мы воспользовались видами, ставшими почти «классическими» [124] в экспериментально-ихтиологических работах — золотая рыбка — *Carassius auratus*, карликовый сомик амиурус — *Amiurus nebulosus* и голубой окунь — *Lepomis gibbosus*<sup>1</sup>. Наибольшее же количество опытов проведено с сазаном и его прудовыми расами: карпами чешуйчатым и зеркальным. Возраст подопытных рыб колеблется в пределах от нескольких дней до 2—3 лет.

Потребленная пища учитывалась тремя методами: по остатку от количественно заданного корма, подсчетом съеденной в присутствии наблюдателя пищи и по результатам вскрытия и анализа кишечника. Выбор одного из этих способов или их комбинация определялись спецификой данного опыта. Детали техники постановки опытов, изменявшиеся в зависимости от поставленной задачи, даны при изложении результатов работы.

<sup>1</sup> Рыб получали из опытного питомника Института рыбного хозяйства УССР (Киев). «Пуша Водица».

## ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ

### ВЛИЯНИЕ СТЕПЕНИ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ НА ВЕЛИЧИНУ РАЦИОНА РЫБ

Экологическое взаимодействие двух видов, из которых один является хищником, а другой — жертвой, за последние годы было предметом обширных исследований как в отношении накопления эмпирического материала, полученного в природных и в экспериментальных условиях, так и по линии теоретического, главным образом, математического анализа явления. Вместе с тем, следует признать, что закономерности пищевых отношений разных видов животных даже в предельно простом случае, когда популяция одного вида служит пищевым материалом для представителей другого, в значительной части остаются не разъясненными и даже просто выпавшими по тем или иным причинам из круга проблем, уже подвергнутых изучению.

Одним из вопросов этой проблемы является количественный анализ закономерностей, определяющих размер рациона хищника в зависимости от плотности популяции жертв. Нетрудно убедиться, что эта задача, примыкая непосредственно к анализу взаимодействия двух видов, разработанному Лотка [120], Вольтерра [146] и Гаузе [105], не решается с позиций указанных исследователей. Как известно, в основе теории взаимодействия двух видов, разрабатываемой указанными авторами, лежит перенесенный Вольтерра в теоретическую экологию принцип частоты столкновений, нашедший широкое применение в кинетической теории газов и других физических явлениях. По этому принципу успешность охоты, т. е. количество потребленных хищником жертв, пропорционально произведениям численности обеих популяций. Приняв же численность популяции хищников константной, получим, что успешность охоты должна быть пропорциональна степени концентрации жертв.

Если это положение и может осуществляться в некоторых условиях, например, в смеси популяций, существующей длитель-

ный отрезок времени и охватывающей значительное число поколений как хищников, так и жертв [65], или при достаточном количестве убежищ для жертв [105], то в качестве основного принципа, определяющего успешность охоты отдельного индивидуума, протекающей, как правило, в сравнительно узких временных границах, следует принять какой-то иной исходный тезис, ближе отображающий реальное существование организма в природных условиях.

Нетрудно видеть, что, согласно положениям Вольтерра, при неограниченном повышении концентрации пищевых объектов, также неограниченно должны возрастать размеры рационов. Это «неограниченное» возрастание является биологическим абсурдом, поскольку каждый индивидуум в единицу времени может использовать лишь строго ограниченное количество пищи.

При анализе разбираемого явления мы в качестве отправной точки принимали факт максимального, предельно возможного рациона хищника, ограничивающего интенсивность охоты и определяемого конституционными особенностями хищника. Иными словами, реальный рацион хищника за некоторый отрезок времени с нарастанием благоприятных условий питания будет приближаться к некоторой предельной величине, выше которой он не поднимается ни при каких обстоятельствах и которая соответствует физиологическому состоянию полной насыщенности. Отсюда математическая интерпретация данной закономерности примет форму, получившую достаточно широкое распространение в количественной биологии и физической химии<sup>1</sup>. Если размер максимального рациона принять равным  $R$ , то связь между величиной реального рациона ( $r$ ) и плотностью популяции жертв ( $p$ ) должна быть пропорциональна разности между реальным и максимальным рационами и выражаться уравнением

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

где  $\xi$  — коэффициент пропорциональности.

Интегрируя это уравнение, получим:

$$r = R(1 - e^{-\xi p}).$$

Для проверки этих общих представлений были поставлены три серии опытов с различными объектами.

Техника опытов заключалась в следующем. В больших кюветах равномерно распределяли пищевой материал, причем плотность последнего возрастала от минимальной, принятой за единицу, до десятикратного размера. Затем в каждую кювету помещали 5 мальков того или иного вида рыб и подсчитывали, путем непосредственного наблюдения, количество проглоченных объектов. После 1,5—2 часов мальков вскрывали и для контроля под-

<sup>1</sup> Мономолекулярные реакции, формулы Митчерлих-Бауле, закон Вебера-Фехнера и др. Для расчетов, аналогичных нашим, — Гаузе.

считывали число пищевых объектов, оказавшихся в кишечниках. До опыта мальки в течение 18—20 часов не получали пищи. Заметим, что непосредственный подсчет давал, как правило, лучшие результаты, чем анализ содержимого кишечника. Каждый опыт для данной концентрации корма повторяли дважды.

Опыты проведены со следующими объектами:

1. Карпами, которые потребляли неживой корм (денатурированную икру леща).
2. Воблой, которая питалась личинками хирономид.
3. Уклеей, потреблявшей дафний.

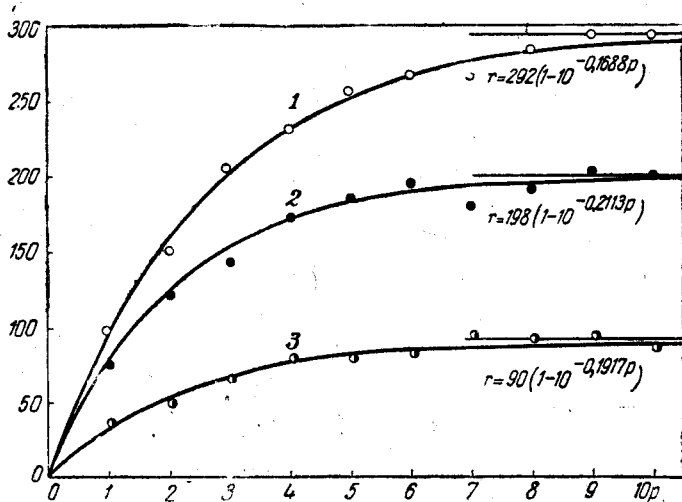


Рис. 1. Зависимость размеров рациона ( $r$ ) от степени концентрации пищи ( $p$ ):

1—у карпа, питающегося неживым кормом; 2—у воблой, питающейся личинками хирономид; 3—у уклей, питающейся дафниями.

В табл. 1 и на рис. 1 даны средние величины рационов, полученные в результате опытов для всех трех серий. Поскольку было трудно совершенно точно подобрать пищевые объекты равной величины, размер рациона выражен в виде весовых показателей.

Основное уравнение

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

удобнее переписать в виде

$$r = R(1 - 10^{-kp})$$

заменив натуральные логарифмы десятичными и соответственно изменив коэффициент пропорциональности.

Полученные эмпирические данные позволяют с достаточной точностью определять размеры максимального рациона ( $R$ ) для каждой системы и затем найти коэффициенты ( $k$ ).

Численные значения этих элементов приведены в табл. 2, а также в виде окончательных уравнений с подставленными значениями  $R$  и  $k$  на рис. 1. Кривые вычерчены на основании приведенных уравнений, причем асимптотами являются величины  $R$ .

Таблица 1  
Зависимость величины рациона ( $r$ ) от степени концентрации пищи ( $p$ )

Концентрация пищевых объектов ( $p$ ) в мг/см <sup>3</sup>	Рационы в 1 серии опытов ( $r_1$ ) в мг	Рационы во 2 серии опытов ( $r_2$ ) в мг	Рационы в 3 серии опытов ( $r_3$ ) в мг
1	96,8	75,8	35,1
2	150,0	121,4	47,2
3	203,1	143,7	64,4
4	229,3	171,8	77,0
5	254,1	183,2	76,2
6	265,4	191,9	81,5
7	264,8	178,8	92,3
8	281,9	190,0	89,3
9	292,0	201,6	90,2
10	291,3	198,9	83,0

Таблица 2

Основные параметры подопытных систем

Серия	Объекты	Средний вес рыбы в мг	Максимальный рацион ( $R$ ) в мг	Коэффициент пропорциональности $k$
1	Карп, питающийся неживым кормом . . . . .	1349	292,0	0,1688
2	Вобла, питающаяся личинками хирономид . . . . .	1326	198,0	0,2113
3	Ужля, питающаяся дафниями ( <i>D. pulex</i> ) . . . . .	673	90,0	0,1917

Как следует из этих экспериментально полученных данных, сделанные предположения о характере зависимости размеров рациона от степени концентрации пищевых объектов достаточно подтвердились эмпирически. Три различные серии опытов, в которых самый характер охоты за пищей варьировал от почти пассивного «сбора» неподвижного корма (серия 1) до ловли активно движущихся жертв (серия 3), дали совершенно сходную картину, математическое выражение которой полностью определяется значением входящих в уравнение параметров.

Эти опыты свидетельствуют не только о правильности проведенного математического анализа, но главным образом об отсут-

ствии прямолинейной зависимости между степенью концентрации пищи и степенью ее использования. Другими словами, если мы имеем в природе случай, когда концентрация пищи увеличивается, нет оснований считать, что прямо пропорционально и беспредельно увеличиваются возможности нагула рыб. Лишь знание двух величин — максимального рациона питающихся объектов и соответствующего коэффициента пропорциональности дает возможность использовать сведения о количестве кормовых организмов для объективной оценки кормовых возможностей водоема. Отсюда очевидна принципиальная ошибка столь частого суждения об обилии пищи на основании простого сопоставления численности или биомассы планктона и бентоса без одновременного изучения состояния популяции питающихся рыб.

### ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВОГО МАТЕРИАЛА НА РАЦИОН РЫБ

При попытке выяснить зависимость размеров рациона хищника от плотности популяции жертв мы обнаружили следующее явление. Если пищевой материал распределен достаточно равномерно, он используется с малой интенсивностью. Чем неравномернее распределено одно и то же количество пищевого материала в одном и том же пространстве, тем интенсивнее он используется животным-потребителем.

Сделанные наблюдения имеют весьма существенное значение для естественных условий, в которых почти не приходится наблюдать абсолютно равномерное распределение пищевого материала для любых животных; для этих условий характерна неоднородность распределения пищи, ее большая или меньшая скученность или мозаичность. Не говоря уже о плотных скоплениях, также достаточно часто встречающихся в природе, следует признать, что неравномерность распределения, или агрегатность является нормой, а равномерное распределение — редко встречающимся исключением.

Отсюда вопрос о зависимости интенсивности использования пищевого материала от степени неоднородности его распределения приобретает актуальный экологический смысл.

Чтобы найти эту взаимосвязь, прежде всего, необходимо выбрать количественный показатель степени неоднородности распределения пищевого материала, или, как мы его назовем, показатель агрегатности.

В фитоценологии для аналогичных целей предложены или условные пятибалльные шкалы (Браун-Бланке [85], Алехин [1]), или метод измерения расстояний между отдельными растениями (Ильинский, Эттинген — цит. по Беклемишеву, [3]). Очевидно, что оба эти способа измерения степени агрегатности для наших целей неприменимы. Также не может быть нами использован и принцип оценки степени рассеивания, разработанный Сведбергом



[144] («нормальное рассеивание», «сверхрассеивание» и «недорассеивание»).

В выборе метода количественной оценки степени неравномерности распределения пищи мы исходили из следующих положений.

Если принять, что при абсолютно равномерном распределении показатель агрегатности должен превращаться в нуль и возрастать по мере увеличения неоднородности распределения, то очевидно, что указанный показатель будет определяться величинами отклонений от средней плотности популяции жертв, наблюдающейся в данном пространстве. Другими словами, для суждения о степени агрегатности того или иного материала требуется знание абсолютных значений отклонения плотности в отдельных точках от средней величины плотности, что в статистическом исчислении выражается в виде уравнения

$$\zeta = \sqrt{\frac{\sum \alpha^2}{n}},$$

где  $\zeta$  — показатель агрегатности;  
 $\alpha$  — абсолютные отклонения от средней плотности популяции жертв;  
 $n$  — число измерений.

Как видно, показатель агрегатности и является мерой рассеяния значений статистических величин, обычно выражаемой буквой  $\alpha$ . Вводя другой символ ( $\zeta$ ), мы лишь хотим подчеркнуть специфичность этой меры для данного частного случая, поскольку в биологии с символом  $\sigma$  связано прочно укоренившееся чисто биометрическое представление.

Выше указано, что неравномерность распределения пищевого материала повышает рацион по сравнению с равномерным распределением пищи при ее равных средних концентрациях. Следовательно, повышение степени агрегатности адекватно увеличению концентрации пищевых объектов. Активно передвигающееся животное находит оптимальные условия питания, и фактической концентрацией пищи, в условиях которой происходит его питание, будет не средняя плотность популяции пищевых организмов, но некоторая реальная концентрация жертв в том минимальном ареале, где данное животное питается. Отсюда характер зависимости размера рациона от степени агрегатности должен быть идентичным зависимости рационов от концентрации пищевого материала при равномерном его распределении. Последняя зависимость выражается уравнением<sup>1</sup>

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

<sup>1</sup> В целях удобства дальнейшего изложения, мы для коэффициента пропорциональности используем новый символ  $x$ .

откуда

$$r = R(1 - e^{-xp}).$$

Оценивая возможность использования этой зависимости для исследуемой закономерности, следует иметь в виду, что в этом случае при нулевом значении агрегатности, т. е. при абсолютно равномерном распределении пищи, рацион не превращается в нуль, но будет иметь какое-то положительное значение, определяемое средней концентрацией пищевого материала. Таким образом, в приведенное уравнение следует внести новую величину  $\rho$ , соответствующую нулевому значению агрегатности и равную рациону при абсолютно равномерном распределении пищевых объектов. Очевидно, что на ту же величину следует уменьшить максимальный рацион ( $R$ ), поскольку расстояние между нулевой ординатой и асимптотой соответственно уменьшается. Следовательно, окончательный вид уравнения, выражающего зависимость размера рациона от степени неравномерности распределения пищи примет вид

$$r = (R - \rho)(1 - e^{-xc}) + \rho$$

или, переходя к десятичным логарифмам,

$$r = (R - \rho)(1 - 10^{-cx}) + \rho.$$

Для проверки было поставлено две серии опытов. Подопытными объектами служили мальки карпа; пищевым материалом в 1 серии — неживой корм (денатурированная икра), во 2 серии — личинки хирономид<sup>1</sup>.

Техника постановки опытов была та же, что и в предыдущем разделе, с той лишь разницей, что пищевой материал при равной средней концентрации распределялся различным образом, причем для каждой серии были испробованы 10 различных комбинаций распределения (табл. 3 и рис. 2).

Графическое изображение результатов наблюдений показано на рис. 3, причем для большей сравнимости данных обеих серий величины рационов выражены в виде процентов от максимального рациона, принятого за 100% и определенного эмпирически.

В табл. 4 приведены абсолютные значения этих рационов, а также величин, полученных непосредственно из опытов. В этой же таблице даны численные значения коэффициентов, вычисленные на основании эмпирических материалов. Пользуясь всеми полученными величинами, построили на рис. 3 точные кривые для обеих серий опытов. По соответствию эмпирических точек теоретически рассчитанным кривым можно заключить, что предположение о характере зависимости размеров рациона от степени неравномерности распределения пищевого материала отражает действительную биологическую закономерность.

<sup>1</sup> Чтобы личинки не перемещались и не изменяли заданного вида распределения, они фиксировались при помощи тонких шелковых ниточек.

Таблица 3

Зависимость интенсивности питания от характера распределения пищи. Серия 1—карп и неживой корм, серия 2—карп и личинки хирономид

№ пп.	Вид агрегатности	1 серия		2 серия	
		г	г в %	г	г в %
1	Абсолютно равномерное распределение пищи . . . . .	0	48,8	0	30,1
2	Одно скопление умеренной плотности с нерезкими контурами . . . . .	1,49	71,9	1,32	65,7
3	Одно скопление повышенной плотности с нерезкими контурами . . . . .	4,28	91,0	4,11	93,3
4	Одно скопление повышенной плотности с резкими контурами . . . . .	5,78	99,6	4,99	97,8
5	Одно скопление высокой плотности с резкими контурами . . . . .	9,75	98,2	7,66	99,0
6	Три скопления умеренной плотности с нерезкими контурами . . . . .	2,63	85,4	2,05	76,2
7	Три скопления повышенной плотности с резкими контурами . . . . .	3,77	91,9	3,16	83,8
8	15 скоплений повышенной плотности с резкими контурами . . . . .	2,54	64,2	2,20	65,8
9	Три скопления умеренной плотности с нерезкими контурами и разных размеров . . . . .	2,60	83,7	—	—
10	Зональное распределение пищи . . . . .	2,50	86,5	—	—

Таблица 4

## Основные параметры подопытных систем

Серия	Объекты	Средний вес рыб в г	Количество рыб в одном опыте	Рацион при равномерном распределении пищи (р)		Максимальный рацион R		Коэффициент пропорциональности (с)
				в мг	в %	в мг	в %	
1	Карп, питающийся неживым кормом . . . . .	1,02	10	104	48,8	213	100	0,202
2	Карп, питающийся личинками хирономид . . . . .	4,36	5	249	30,1	826	100	0,2236

Несколько особняком лежат точки для комбинации, значащейся под № 8 (см. рис. 2), причем для обеих серий эта комбинация дает более низкие величины рациона, чем ожидаемые на основании соответственных показателей агрегатности. Совпадение указанного отклонения для одной комбинации в двух различ-

ных сериях говорит о том, что полученная аномалия не является случайной, а вытекает из самого типа данной комбинации, от-

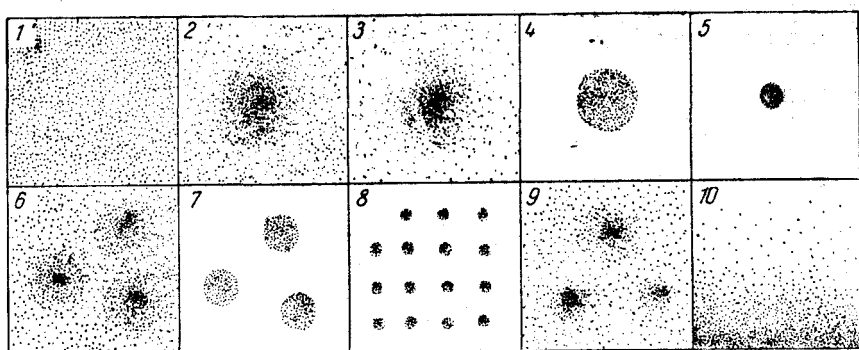


Рис. 2. Схематическое изображение различных комбинаций распределения пищевого материала. Обозначения 1—10 поясняются в табл. 3.

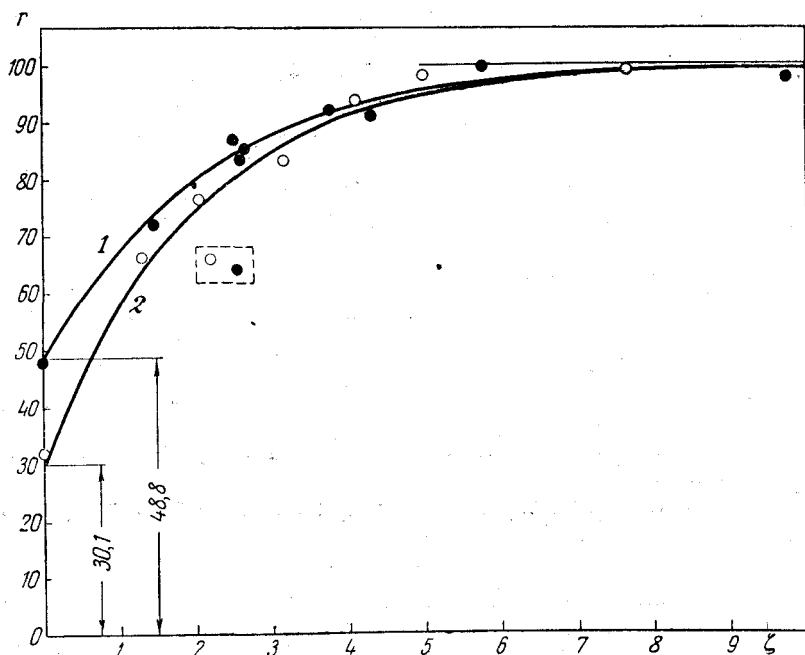


Рис. 3. Зависимость размеров рациона от характера распределения пищи:

$r$ —рацион;  $\zeta$ —показатель агрегатности (степень неравномерности распределения пищи); 1—у карпа, питающегося неживым кормом; 2—у карпа, питающегося личинками хирономид.

личительной чертой которой является большое количество плотных скоплений, дающих достаточно высокое значение  $\zeta$ .

Наблюдаемое в этом случае отклонение объясняется следующим образом. По мере уменьшения размеров отдельных скоплений, даже при их высокой плотности и четкой ограниченности, распределение постепенно приближается к равномерному, причем в пределе этот тип агрегации и должен привести к  $\zeta=0$ . Биологический смысл этого явления заключается в том, что размеры отдельных скоплений по мере уменьшения их абсолютных величин не могут обеспечить нормальное насыщение одного питающегося индивидуума и в ареал разового питания последнего будет входить уже не одно, а несколько обособленных скоплений пищевого материала. Отсюда и величина  $\zeta$ , вычисленная на основании определения плотностей на площадях относительно малых размеров, будет давать более высокие цифры по сравнению с биологически оправданными.

Из сказанного вытекает следствие, относящееся к методике вычисления показателя агрегатности: размеры площадок, которые являются исходным материалом для суждения о неравномерности распределения пищевого материала, в случае высокой мозаичности последнего, должны соответствовать ареалам разового питания данных животных. При размерах площадок меньших, чем размеры ареалов разового питания, получаемые значения показателей агрегатности будут больше биологически истинных, а в противоположных случаях величины  $\zeta$  будут соответственно преуменьшены. Однако, как правило, размеры опытных площадок не должны оказывать сколько-нибудь заметное влияние, поскольку высокая мозаичность, особенно в природных условиях, представляет исключительное, редко наблюдаемое явление.

Если рассмотренное выше положение — улучшение условий питания при повышении концентрации пищи — не может вызывать сомнений и вопрос сводится лишь к установлению характера функциональной зависимости одной из этих величин от другой, то вопрос о влиянии на интенсивность питания характера распределения пищевого материала в экологии ставится впервые. Игнорирование того обстоятельства, что пища в природе почти никогда не распределена равномерно, с неизбежностью должно привести к значительным погрешностям при попытке оценить реальную кормовую ценность водоема.

Следует заметить, что результаты, получаемые при стандартной гидробиологической методике, оперирующей средними величинами биомассы на значительных участках акватории, в свете сказанного, не могут считаться сколько-нибудь надежными показателями для тех целей, для которых их обычно получают.

Многочисленные факты свидетельствуют, что в природе найденная закономерность имеет широкое распространение. В качестве иллюстрации приведем один пример.

Если повышенная плотность популяции жертв облегчает их истребление, то в эволюции организмов должны вырабатываться

свойства, компенсирующие это обстоятельство. Как известно, икра рыб представляет легкую добычу для многих водных хищников — позвоночных и беспозвоночных. Оказывается, что как правило, незащищенная икра разбрасывается рыбой на большом пространстве и более или менее равномерно. Икра же, откладываемая в виде плотных скоплений (у лососевых, сомов, колюшек и др.), маскируется или охраняется родителями.

Характерно, что даже представители одного вида в различных условиях ведут себя по-разному. Сырть (*Vimba vimba*) в тех местах, где нет активных пожирателей икры, откладывает последнюю в виде плотных масс, в других же, где имеются опасные хищники, распределяет ее равномерно — рассеянно [5].

Подобных примеров можно привести много.

### ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ РАЦИОНА ОТ СОВОКУПНОГО ДЕЙСТВИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩЕВОГО МАТЕРИАЛА И НЕРАВНОМЕРНОСТИ ЕГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Выше рассмотрены идеальные условия, определяющие размеры рациона: в первом случае рацион является функцией степени концентрации равномерно распределенного пищевого материала, во втором — функцией степени агрегатности пищевых объектов при равной их средней концентрации.

Такие условия, легко достижимые в экспериментальной обстановке, в природе встречаются чрезвычайно редко. В естественных условиях обычным положением является одновременное изменение обоих действующих начал и, следовательно, на размеры рациона оказывают влияние сопряженно действующие, достаточно лабильные факторы: средняя степень концентрации и агрегатность пищевого материала.

Математическое решение поставленной задачи, основанное на анализе, данном в предшествующих разделах, не представляет сложности. В отличие от рассмотренных выше зависимостей в данном случае требуется найти значение  $r$  как функции двух переменных  $p$  и  $\zeta$ , то есть  $r = f(p, \zeta)$ .

Как известно, подобная зависимость выражается полным дифференциалом:

$$dr = \frac{\partial r}{\partial p} dp + \frac{\partial r}{\partial \zeta} d\zeta,$$

а так как мы приняли, что  $\frac{dr}{dp} = \xi(R - r)$  и  $\frac{dr}{d\zeta} = \chi(R - r)$ .

то  $dr = \xi(R - r) dp + \chi(R - r) d\zeta$ ,

откуда после интегрирования и при соблюдении оговорок относительно смещения значения  $r$  на величину  $\rho$ , получаем:

$$r = R(1 - e^{-\xi p}) + (R - \rho)(1 - e^{-\chi \zeta}) + \rho.$$

К аналогичному результату, но более удобному для дальнейших манипуляций, возможно прийти иным путем. Уравнение

$$r = (R - \rho) (1 - e^{-\kappa \zeta}) + \rho$$

можно переписать в виде

$$r = R [1 - e^{-\kappa (\zeta - \delta)}]$$

и кривую на рис. 4 рассматривать смещенной не по ординате, а по абсциссе (влево) на величину  $\delta$ . Следовательно, мы можем начальную ординату  $\rho$  в уравнении

$$r = (R - \rho) (1 - e^{-\kappa \zeta}) + \rho$$

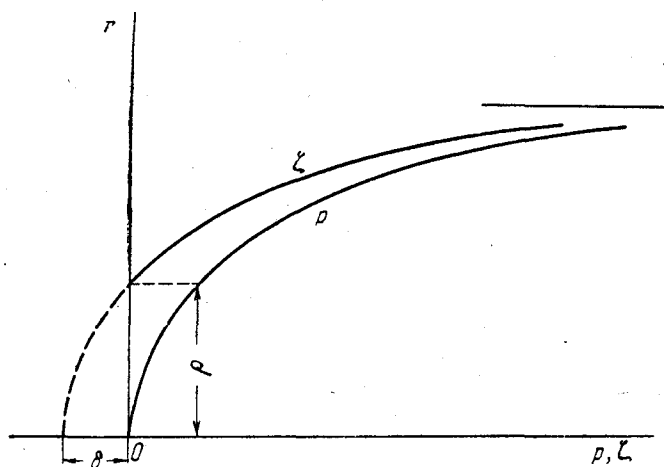


Рис. 4. Зависимость между рационом, концентрацией пищи и показателем  $\zeta$ .

выразить через соответствующее значение  $p$ ; тогда

$$\rho = R(1 - e^{-\xi p}).$$

Решая совместно оба последних уравнения, получим

$$r = R[1 - e^{-(\xi p + \kappa \zeta)}],$$

при пользовании десятичными логарифмами:

$$r = R[1 - 10^{-(\kappa p + c \zeta)}].$$

Полученное уравнение является наиболее компактным выражением зависимости величины рациона от одновременно изменяющихся степени концентрации и степени неравномерности распределения пищи.

Для экспериментальной проверки найденной зависимости были поставлены две серии опытов с теми же объектами и при пользовании той же методикой, что и при определении зависимости размера рациона от степени неравномерности распределения пищи. Совершенно естественно, что несмотря на стремление распределить пищевой материал для всех концентраций в одинаковых комбинациях, мы все же не смогли получить равные значения  $\zeta$ , определяемые эмпирически для каждого отдельного случая.

Для каждого опыта брали 10 экземпляров мальков. За единицу степени концентрации ( $p$ ) для денатурированной икры принимали величину 10 мг корма на 100 см<sup>2</sup>, для хирономид — 50 мг (10—12 личинок) на 100 см<sup>2</sup>, изменение степени неравномерности распределения пищи достигалось уменьшением или увеличением плотности пищевого материала в концентрическом скоплении с нерезкими границами (см. рис. 2, типы 2 и 3).

Полученные цифры приведены в табл. 5 и 6.

Таблица 5

Зависимость величины рациона ( $r$ ) карпа от степени концентрации ( $p$ ) и неравномерности распределения ( $\zeta$ ) неживого корма

$p$		2 $p$		3 $p$		4 $p$		5 $p$		10 $p$	
$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$
0	22,6	0	38,5	0	55,8	0	63,9	0	67,4	0	92,3
0,90	46,2	0,59	56,2	0,94	67,0	0,95	78,0	1,41	88,5	—	—
1,82	67,6	1,48	66,0	1,36	76,9	2,09	86,3	3,34	94,3	—	—
2,79	83,8	2,35	82,2	3,24	90,0	3,21	95,4	4,65	95,7	—	—
5,21	92,7	4,35	93,6	5,33	96,6	5,0	95,8	6,66	100,0	—	—
9,02	98,3	7,09	97,8	8,96	99,9	8,42	98,7	9,32	98,9	—	—

Таблица 6

Зависимость величин рациона ( $r$ ) карпа от степени концентрации ( $p$ ) и неравномерности распределения ( $\zeta$ ) личинок хирономид

$p$		2 $p$		3 $p$		4 $p$		5 $p$		10 $p$	
$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$	$\zeta$	$r$
0	27,0	0	47,9	0	64,8	0	69,7	0	82,9	0	96,6
1,04	58,7	1,15	68,8	1,88	85,9	1,18	85,6	1,55	91,7	—	—
2,58	75,6	2,70	86,5	3,08	90,8	2,60	90,5	3,43	97,2	—	—
5,21	91,9	4,48	93,1	4,87	98,6	3,78	95,8	4,71	96,0	—	—
9,16	97,9	7,69	98,7	8,15	96,7	7,16	99,8	8,44	100,3	—	—



В табл. 7 приведены вычисленные на основании указанных цифр коэффициенты для обеих серий опытов, на основании которых построены кривые (рис. 5 и 6). На рисунках даны уравнения для каждой серии в конкретной, численной форме.

Нанесенные эмпирические точки свидетельствуют о высокой степени совпадения экспериментальных и вычисленных данных на основании изложенных выше положений.

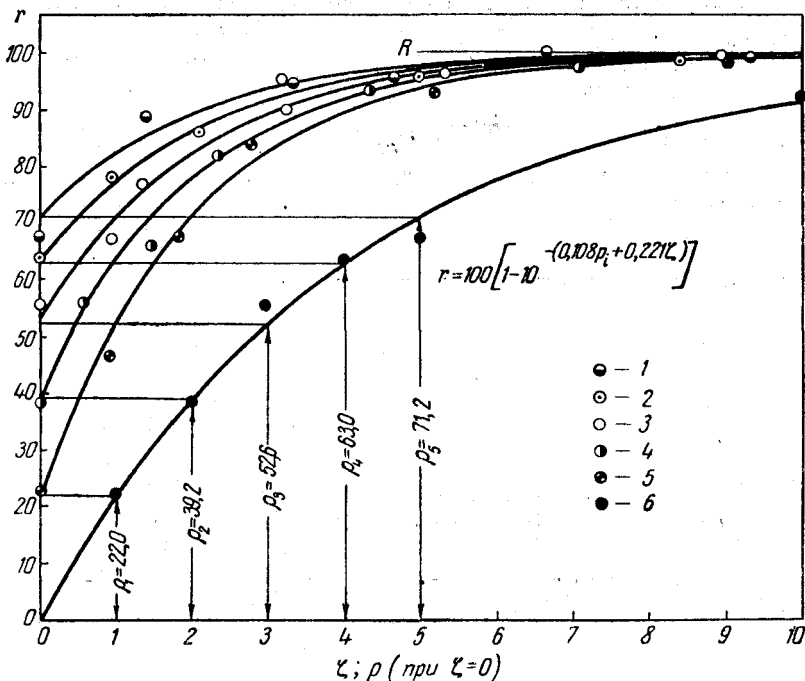


Рис. 5. Зависимость размеров рациона ( $r$ ) карпа от степени концентрации ( $p$ ) и неравномерности распределения ( $\zeta$ ) пищи (неживой корм).  $p$ —рацион при равномерном распределении пищи. Карп — неживой корм: 1—5  $p$ , 2—4  $p$ , 3—3  $p$ , 4—2  $p$ , 5— $p$ , 6— $\zeta=0$ .

Характер и техника постановки опытов позволяют получить зависимость представить в виде семейства кривых, где каждая отдельная линия выражает изменения размеров рациона, как функции неравномерности распределения пищевого материала при некоторой постоянной концентрации последнего. Начальные ординаты кривых ( $\rho$ ) выражают размеры рациона при нулевых значениях  $\zeta$ , или, другими словами, зависимость  $r$  только от степени концентрации пищевого материала, распределенного равномерно.

Очевидно, что графическое выражение функции двух переменных в его общей форме возможно лишь в пространственном изображении. На рис. 7 показана поверхность, являющаяся об-

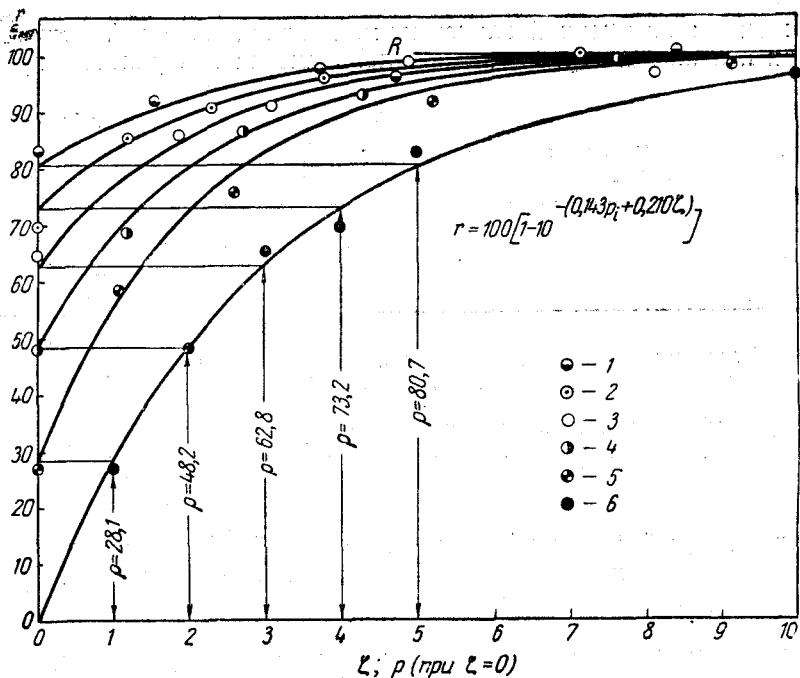


Рис. 6. Зависимость размеров рациона карпа от степени концентрации и неравномерности распределения пищи (личинки хирономид). (Обозначения см. на рис. 5).

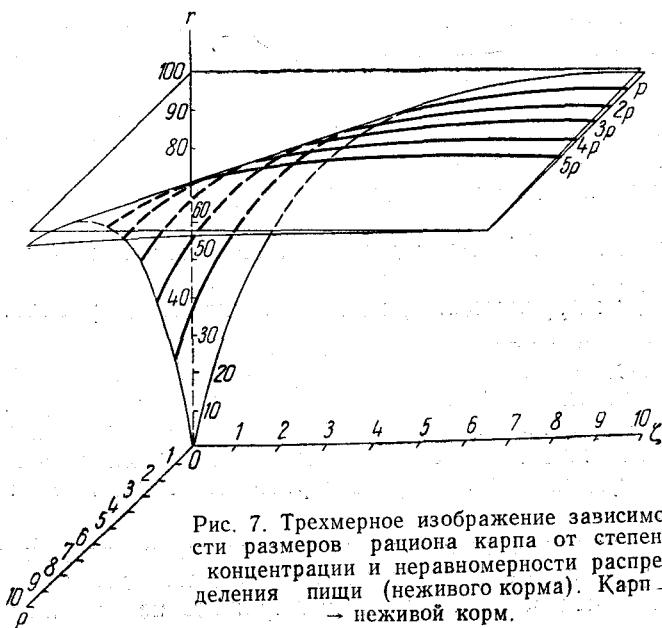


Рис. 7. Трехмерное изображение зависимости размеров рациона карпа от степени концентрации и неравномерности распределения пищи (неживого корма). Карп → неживой корм.

щим видом полученной зависимости в одной из серий опытов. (каrp и неживой корм). Кривые, лежащие на поверхности, пред-

Таблица 7

Основные параметры подопытных систем  $R$ —максимальный рацион;  $k$  и  $c$ —коэффициенты пропорциональности

Серия	Объекты	Средний вес рыбы в г	Максимальный рацион $R$		Коэффициенты пропорциональности	
			в мг	в %	$k$	$c$
1	Карп, питающийся неживым кормом . . . . .	1,98	327	100	0,108	0,221
2	Карп, питающийся личинками хирономид . . . . .	8,43	1205	100	0,143	0,21

ставляют семейство, изображенное на рис. 5. Плоскость, перпендикулярная оси  $g$ , является асимптотой, т. е. величиной максимального рациона ( $R$ ).

#### ЗАВИСИМОСТЬ РАЗМЕРОВ РАЦИОНА ХИЩНИКА ОТ СРЕДНЕЙ КОНЦЕНТРАЦИИ И СТЕПЕНИ НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЖЕРТВ НА ПРИМЕРЕ ВЫЕДАНИЯ БЕНТОСА РЫБАМИ

Найденная на основании теоретических предпосылок зависимость размеров рациона от концентрации пищи, как следует из предыдущих разделов, находит хорошее подтверждение в искусственно созданных, упрощенных лабораторных условиях. Представляет значительный интерес проверка этой зависимости в естественной, природной среде, в которой проявляется весь комплекс сопутствующих условий.

Использовать для этой цели литературные данные оказалось невозможным, так как мы не могли обнаружить исследований, обладавших необходимыми данными. Поэтому нами была предпринята попытка соответственно обработать наши материалы, полученные для других целей, но достаточно полно удовлетворяющие требованиям настоящего анализа.

Нами в дельте Волги была проведена работа по определению естественных величин рационов сазанов и динамики бентоса на участке, где происходил нагул этих рыб. Частая сетка станций для учета всех изменений в составе бентоса позволила с достаточной точностью судить о характере его распределения, т. е. агрегатности.

Поскольку количество хищников, охотящихся на данной территории, непрерывно возрастало, среднюю концентрацию (биомассу) пищевых объектов следует выражать не в абсолютных

величинах, а в отнесенных к биомассе рыб (табл. 8). В табл. 8 приведены соответствующие цифры, причем для цифр в графиках

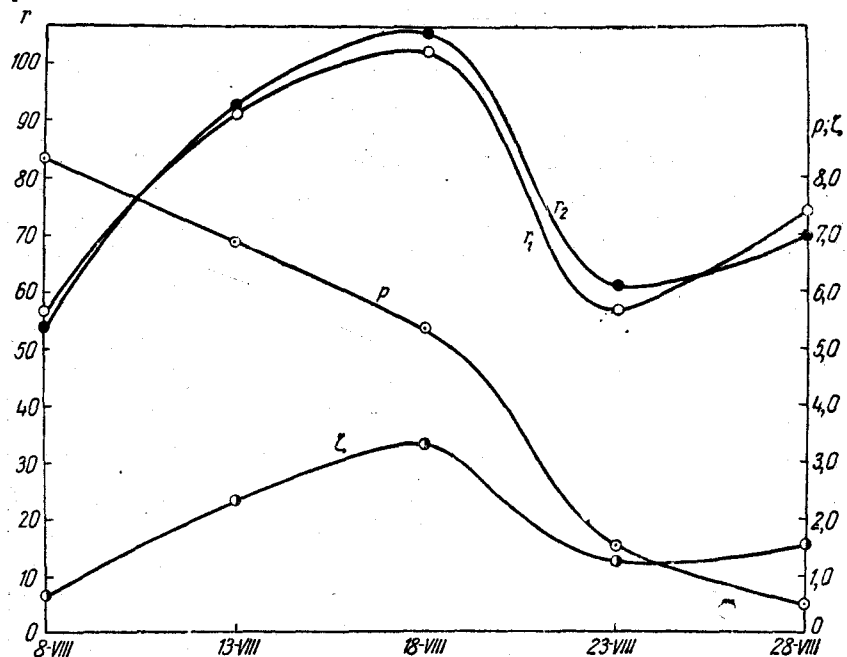


Рис. 8. Зависимость изменений районов карпа в дельте Волги от изменений средней биомассы бентоса ( $p$ ), отнесенной к биомассе рыб и степени неравномерности распределения бентоса ( $z$ );  $r_1$  — наблюдаемые,  $r_2$  — вычисленный район.

«Средняя биомасса бентоса» и «Биомасса бентоса, отнесенная к биомассе рыб» использованы средние биомассы по 50 пробам, взятым в течение дня. Индивидуальные же отклонения от средней каждой из проб бентоса в любой из 50 точек послужили материалом для вычисления показателя агрегатности ( $z$ ).

Таблица 8

Сравнение вычисленных и наблюдаемых районов карпа в дельте Волги в 1940 г.

Дата	Биомасса рыб в кг/га	Средняя биомасса бентоса в кг/га	Биомасса бентоса, отнесенная к биомассе рыб	Показатель агрегатности $z$	Наблюдаемые районы ( $r_1$ ) рыбы в г/кг	Вычисленные районы ( $r_2$ ) рыбы в г/кг	Ошибка
8/VIII	140	1183	8,450	0,65	56,5	54,3	2,2
13/VIII	165	1137	6,891	2,33	91,5	93,6	-2,1
18/VIII	200	1064	5,320	3,38	102,5	106,0	-3,5
23/VIII	630	914	1,451	1,25	56,8	61,2	-4,4
28/VIII	1290	534	0,414	1,57	73,6	69,9	3,7

На основании приведенных цифр методом наименьших квадратов вычислены коэффициенты:  $k=0,0121$  и  $c=0,2230$ . Величина  $R$  — максимальный рацион — была найдена эмпирически и равнялась  $125 \text{ г/кг}$  рыбы.

Пользуясь этими элементами, мы вычислили размеры рациона ( $r_2$ ) для того же отрезка времени, что и наблюдаемые непосредственно ( $r_1$ ).

Как видно из табл. 8 и особенно наглядно из рис. 8, совпадение обоих рядов цифр и отсюда размеры расхождений (ошибок) не составляют сомнений в истинности найденной зависимости. Принимая во внимание методические погрешности, неизбежно связанные с получением необходимых материалов в природных условиях, следует признать, что данная закономерность в естественных условиях осуществляется не с меньшей четкостью, чем в обстановке тщательно поставленного эксперимента. Обращает внимание также следующее обстоятельство. Как видно, весь процесс выедания бентоса сопровождался непрерывным падением его биомассы. Наряду с этим размеры рациона дают два подъема, соответствующие максимумам агрегатности.

Следовательно, в определенных границах, даже в естественной обстановке, явление агрегатности может оказаться доминирующим фактором, перекрывая влияние, оказываемое на размеры рациона хищника той или иной средней плотностью популяции жертв.

Приведенный выше ход анализа некоторого экологического явления, к сожалению, может быть осуществлен весьма редко. Хотя каждая экспериментально найденная закономерность и должна контролироваться данными, почерпнутыми в природной обстановке, однако лишь исключительно удачное стечение обстоятельств позволяет одному исследователю оперировать данными лабораторного эксперимента и наблюдениями в природе. Поэтому в дальнейшем установленные нами в лаборатории закономерности мы сопоставляем с выводами других исследователей, сделанными на изучении материалов, полученных в естественных условиях.

## Глава IV

# ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

## ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассмотренные в предыдущей части закономерности, определяющие величину рациона животного, дают представление об одном из наиболее важных разделов современной трофологии. Вместе с тем очевидно, что пути изучения пищевых отношений не исчерпываются исследованием количественной стороны питания, когда пища рассматривается как вполне однородный материал.

Одним из наиболее существенных разделов широкой проблемы о пищевых отношениях организмов является процесс избирательного потребления питающимся животным отдельных составных частей или видов пищи из имеющегося налицо комплекса пищевых объектов как живых, так и неживых. Даже не принимая во внимание случай предельного выражения избирательного питания (монофагия), особенно широко распространенный среди насекомых, когда животное потребляет исключительно один вид пищи, следует признать, что избирательная способность в большей или меньшей степени присуща всем без исключения животным.

Отсюда вопрос о взаимоотношениях хищников и жертв представляется не той схематически простой системой, которая легла в основу математического анализа Лотка и особенно Вольтерра, поскольку даже при наличии максимально однородного материала индивидуальные особенности отдельных пищевых объектов небезразличны для животного-потребителя.

Нетрудно заметить, что избирательное питание является частным случаем избирательной элиминации, в свою очередь представляющей один из элементов борьбы за существование. Действительно, как будет показано ниже, явление избираемости протекает не только при наличии нескольких видов жертв, из которых особи одних видов в большем количестве пожираются хищником, чем особи других, но и среди жертв одного вида в зависимости от тех или иных особенностей их.

Наконец, столь часто возникающая потребность оценки мощности пищевых ресурсов для некоторых хозяйственно ценных животных также непосредственно связана с вопросом избираемости различных элементов оцениваемых запасов, поскольку каждый пищевой материал в свете учения о его избираемом использовании является неоднородным и отсюда неравноценным. Еще более важное значение имеет учение об избираемом питании при проведении акклиматизационных мероприятий, причем это значение не исчезает ни при акклиматизации промысловых объектов, ни при акклиматизации кормовых организмов.

Явление избираемости пищи, или явление элективности, зависит от целого ряда моментов, из которых одни, как например, предпочтение, оказываемое хищником одному ингредиенту пищевого комплекса перед другим, являются признаками, присущими питающемуся животному, другие же, в частности, большая или меньшая защищенность, целиком составляют особенности пищевых объектов. Даже один признак, например размеры жертв, является признаком, реализуемым в процессе элективного потребления не по своей абсолютной величине, но лишь как некоторое соотношение размеров хищника и данных пищевых объектов. Таким образом, явление элективности следует рассматривать как функцию одновременно действующих факторов: комплекса особенностей, присущих хищнику, и комплекса признаков, характеризующих жертву.

Анализ явления элективности потребовал введения ряда новых понятий и, следовательно, применения некоторых новых терминов. Однако, термины, использованные в этой работе, мы не считаем вполне удачными и полагаем, что в дальнейшем они должны быть заменены.

### КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЯВЛЕНИЯ ЭЛЕКТИВНОСТИ

Для количественной оценки избирательного питания животного требуется знание не только соотношения отдельных ингредиентов в рационе данного животного, но также и соотношение тех же элементов в пищевом комплексе, ограниченном размерами охотничьего ареала.

Первая попытка дифференцировать пищу рыб по ее относительному значению сделана Шименцом [137—139], наметившему чисто качественные категории, на которые подразделяется кормовая фауна и флора данного водоема. Шименц различает пищу главную (*Hauptnahrung*), побочную (*Nebennahrung*), случайную (*Gelegennahrung*), вынужденную (*Verlegenheitsnahrung*) и крайнюю вынужденную (*Notnahrung*).

Это деление, возникшее из практики прудового карпового хозяйства, дает лишь весьма приближенное представление о пищевых взаимоотношениях, существующих в действительности; и страдает некоторыми принципиальными погрешностями.

В 1920 г. Скотт [140] дал цифровое выражение явления избираемости у макрели. Для этого он среднее число пищевых объектов, найденных в кишечнике рыб, разделил на количество тех же объектов в пробах планктона. Совершенно очевидно, что полученные таким образом отношения не дают представления о степени элективности.

При изучении питания сельди Севедж [135] оценивает избирательную способность этой рыбы уже на основании сопоставления процентного содержания некоторого пищевого объекта во внешней среде с процентным содержанием того же объекта в пищевом комплексе. Это соотношение Севедж дает в виде дроби, причем пользуется указанным приемом только один раз.

Ларсен [117], используя прием Севеджа, выражает избираемость какого-либо ингредиента в виде частного, получаемого от деления относительного (процентного) значения данного ингредиента в пищевом комплексе на относительное значение того же ингредиента в рационе. Таким образом, Ларсен получает величины элективности, обратные степени избираемости, то есть, если избираемость некоторых пищевых объектов повышается, то цифры, вычисленные по Ларсену, уменьшаются и наоборот.

Указанное неудобство заставило Шорыгина [73], и независимо от него — нас, показатель элективности Ларсена использовать в виде обратной величины, выражая элективность в виде отношения относительного значения некоторого компонента в рационе к его относительному значению во внешней среде. Полученные цифры уже не находятся в обратной зависимости с наблюдаемым явлением, как у Ларсена, и, пользуясь ими, Шорыгин и его сотрудники провели анализ избирательного питания основных видов рыб Северного Каспия. Этим же показателем пользовались и мы при количественном изучении выедания бенгоса рыбами.

Можно также указать на работу Грезе [24], который при экспериментальном анализе питания сеголетка окуня для выражения элективности пользовался тем же приемом. Характерно, что одновременно и независимо друг от друга данный показатель был применен тремя исследователями.

Однако, дальнейшее использование указанного отношения оказалось неудобным, вследствие значительных дефектов, лежащих в самой природе этого показателя. Его предельными значениями будут  $+\infty$  и 0, причем в случае полного отсутствия какой-либо избираемости, когда относительные содержания некоторого ингредиента в среде и рационе равны, показатель оказывается равным не нулю, но  $+1$ . Следовательно, положительная избираемость выражается величинами показателя в пределах от  $+1$  до  $+\infty$ , отрицательная же избираемость, то есть, избегание, от 0 до  $+1$ . Таким образом, обратное соотношение относительных значений данного компонента в среде и в рационе дадут не ту же цифру с различными знаками, но совершенно несравнимые положительные величины разных порядков.



Исходя из приведенных соображений, мы отказались от использования простого отношения относительных значений и предложили несколько видоизмененный показатель, свободный от указанных погрешностей. В качестве показателя элективности мы приняли отношение разности относительных значений любого ингредиента в рационе и в пищевом комплексе к сумме тех же величин. Очевидно, что в этом случае положительная элективность выражается величинами в пределах  $+1 - 0$ , отсутствие элективности — нулевым значением показателя и отрицательная элективность — значением показателя от  $0$  до  $-1$ . Таким образом, весь интервал показателя заключается между  $+1$  и  $-1$ , причем обратное соотношение относительных значений составных частей пищи характеризуется одной и той же величиной, но в случае ее предпочтения рыбой относящийся к ней показатель имеет положительный знак, а в случае избегания — отрицательный. Кроме того, предлагаемый показатель и последовательный ряд отношений удельного веса любого компонента в среде и в рационе находятся в прямолинейной зависимости. Если символом  $E''$  обозначить показатель элективности по Ларсену,  $E'$  — показатель элективности, примененный Шорыгиным и, ранее, нами,  $E$  — показатель, использованный в данной работе,  $r_i$  — относительное содержание любого ингредиента в рационе (в виде процента от всего рациона или просто отношения данной части рациона к целому) и  $p_i$  — относительное значение того же ингредиента в пищевом комплексе внешней среды, то получим:

$$E'' = \frac{p_i}{r_i}; \quad E' = \frac{r_i}{p_i}; \quad E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}.$$

На рис. 9 приводится зависимость между различными соотношениями  $r_i$  и  $p_i$  и величинами  $E'$  и  $E$ . Как видно, предложенный показатель ( $E$ ) значительно удобнее в обращении и более правильно передает количественную сторону изучаемого явления.

Проще всего находить значения показателей элективности, пользуясь номограммой (рис. 10). Для этого достаточно соединить линейкой соответствующие точки на шкалах  $r_i$  и  $p_i$  (выраженных в процентах); точка же, где линейка пересечет среднюю шкалу ( $E$ ) дает величину показателя элективности. Большинство величин  $E$ , приводимых ниже, вычислено при помощи этой номограммы. Возможные погрешности такого определения показателей элективности безусловно ниже ошибок, лежащих в природе экспериментального получения исходных цифр.

#### МАТЕРИАЛ И ТЕХНИКА ОПЫТОВ

Если изучение элективности в природной обстановке при современном состоянии техники экологических работ возможно осуществлять почти исключительно на водных животных, в ос-

новном на рыбах, то в экспериментальных условиях было бы возможным в качестве подопытных объектов использовать целый ряд других животных, не менее удобных, чем рыбы. Однако, желая продолжать серию исследований элективности на традиционном материале, а также располагая большим и разнообраз-

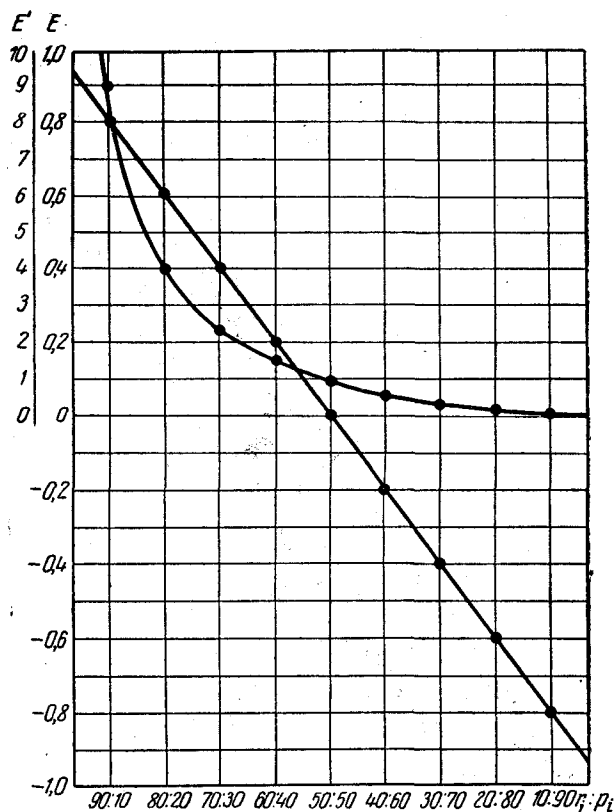


Рис. 9. Соотношение показателей элективности  $E'$  и  $E$  в зависимости от различных комбинаций относительного значения компонента пищи в рационе ( $r_i$ ) и в среде ( $p_i$ ).

ным ассортиментом подопытных животных, мы в качестве первого звена в системе хищник → пищевой материал во всех опытах использовали рыб.

Опыты ставились в аквариумах или больших кюветах. Размеры тех и других варьировались в широких пределах, в зависимости от величины подопытных животных.

В каждом опыте, как правило, фигурировала одна рыба, но в некоторых случаях брали 2, 3 и больше особей. Подопытными рыбами служили обычно виды, свойственные Нижней Вол-

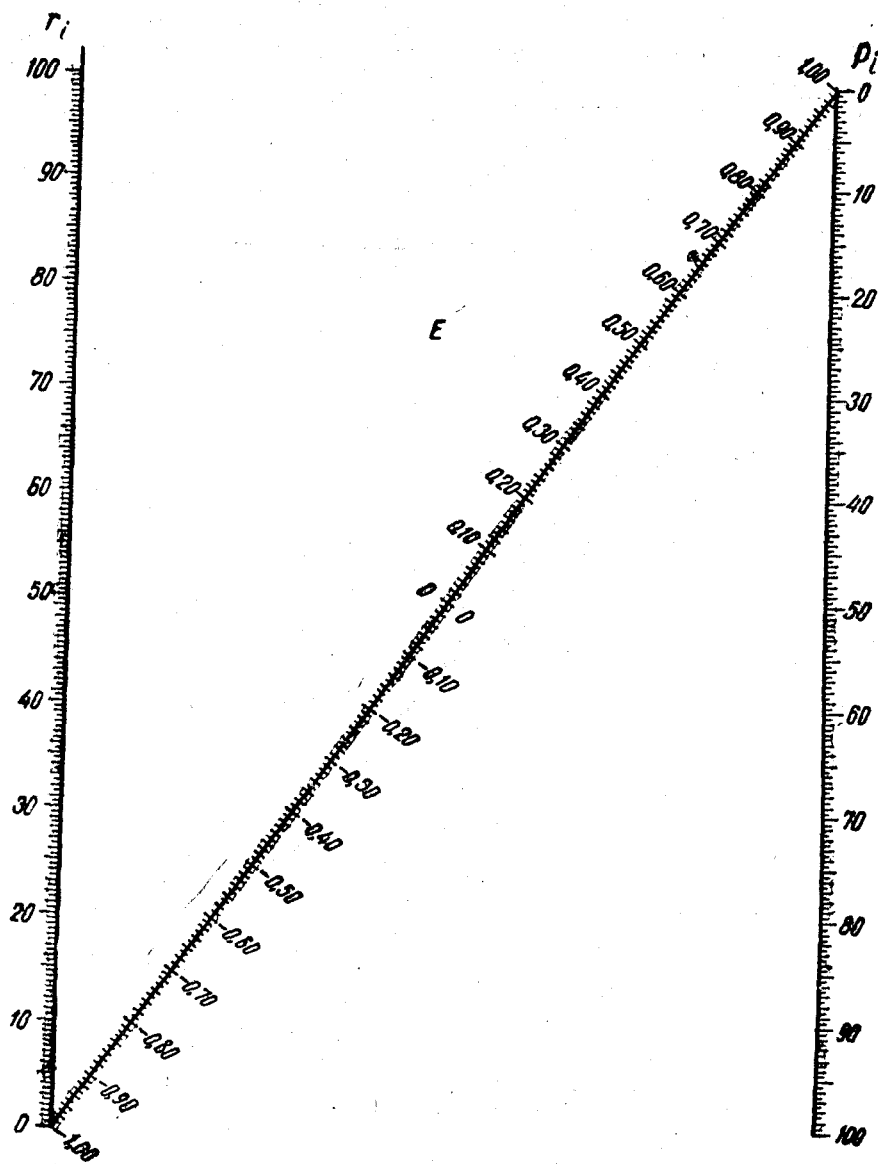


Рис. 10. Номограмма для нахождения величины показателя элективности по относительному значению компонента пищи в рационе ( $r_i$ ) и в среде ( $p_i$ )  $r_i$  и  $p_i$  — в процентах.

ре—сазан (*Cyprinus carpio* L.), лещ (*Abramis brama* (L.)), вобла (*Rutilus rutilus caspicus* (Jakow)), уклейка (*Alburnus alburnus* (L.)), линь (*Tinca tinca* (L.)), окунь (*Perca fluviatilis* L.) и щука (*Esox lucius* L.).

Большинство опытов поставлено с сеголетками этих видов, причем мальки каждого вида были получены в лабораторных условиях путем искусственного оплодотворения икры одной самки молоками одного самца.

Перед каждым опытом рыб не кормили примерно в течение суток. Перенесенные в аквариум с заданным пищевым комплексом, они почти всегда сейчас же начинали питаться.

Продолжительность каждого опыта колебалась от 20 минут до 2 часов. В каждой серии опытов однородность условий, а именно продолжительность отдельных опытов, температура, освещение и пр., выдерживались очень тщательно.

Пишевым материалом служили личинки различных хирономид, личинки ручейников (*Phryganea*), дрейссены (*Dreissena polymorpha*), бокоплавы (*Corophium chelicorne* и *Stenogammarus similis*), водяные ослики (*Asellus aquaticus*), а из планктонных форм — ветвистоусые (*Daphnia magna*, *D. pulex*, *Bosmina longirostris*), веслоногие (*Diaptomus*), и ракушковые (*Cypris*), рачки и др., а также неживой корм — икра осетровых или карповых рыб, освобожденная от соединительнотканых перепонки и денатурированная нагреванием. Для щуки пищевым материалом служила молодь воблы и других рыб. Перечисленные выше бентосные формы, за исключением дрейссен, использовались как живыми, так и мертвыми (убитыми нагреванием). О других подопытных животных, применявшихся в отдельных опытах, говорится в соответствующих разделах работы.

Размеры пищевых объектов подбирали таким образом, чтобы представители даже разных групп были примерно одной величины. Это дало возможность в большинстве случаев пользоваться только численным выражением рационов. Однако в некоторых случаях размеры рациона и его составных частей измеряли путем пересчета числа потребленных объектов на их вес в свежем состоянии.

Срок опыта совершенно исключал переваривание пищи подопытной рыбой до такого состояния, когда отдельные пищевые объекты могли оказаться неучтенными.

В различных сериях опытов, в зависимости от поставленных задач, степень концентрации пищи варьировалась в широких пределах. Тем не менее во всех случаях, кроме специальных опытов, общие запасы пищи в каждом эксперименте были таковы, что часть пищи, потребленная рыбой в процессе эксперимента, представляла относительно малую величину и практически не изменяла заданную степень концентрации.

Пищевой материал распределялся по возможности совершенно равномерно. В различных опытах создавались условия, или до некоторой степени приближающиеся к естественным, или (чаще) искусственные, свободные от привходящих моментов.

Соотношения пищевых ингредиентов в каждом комплексе, если это не оговорено, всегда были равными. Каждый опыт,

как правило, дублировался. В таблицах даются средние величины, причем приняты во внимание лишь близко совпадающие результаты.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ, ПРЕДПОЧИТАЕМОСТЬ И ДОСТУПНОСТЬ

Свойство данного животного избирательно потреблять некоторые пищевые объекты по сравнению с другими определяется его врожденными особенностями. Однако наряду с этим под действием условий среды, в той или иной мере влияющих на характер питания, и в первую очередь определяющих реальную возможность добыть пищу определенного типа, врожденные склонности к предпочтению «исходных» пищевых элементов могут претерпеть коренные изменения. Следовательно, врожденная предпочитаемость в процессе онтогенеза может подвергнуться серьезной перестройке. Ниже будет показано, как тренировка, даже в течение короткого отрезка времени, на определенный вид пищи сдвигает все количественные параметры, характеризующие явление активного выбора различных объектов.

Очевидно, что единственно правильным методом анализа явления избираемости может быть путь, указанный И. П. Павловым. Поскольку врожденные и приобретенные привычки питания представляют собой безусловные и условные пищевые рефлексы, применение принципов павловской физиологии сулит большие возможности для правильного понимания наблюдаемых явлений. К сожалению, до настоящего времени остаются совершенно не разработанными принципы анализа экологических вопросов с этих позиций. Кроме того, большие затруднения возникают в связи с тем, что применительно к низшим позвоночным идеи И. П. Павлова далеко еще не получили должного развития. Все эти вопросы неизбежно должны войти в круг проблем новой экологии, построенной на основе павловского учения. Мы надеемся, что наш анализ экологической стороны явления элективности поможет найти пути исследования физиологической стороны этой проблемы.

При изучении выедания бентоса рыбами мы заметили, что избирательная способность, присущая какому-либо животному, является суммой двух сопряженных факторов: 1—предпочтения, отдаваемого хищником той или иной пище, 2—степени ее доступности. Анализ явления элективности на материале, полученном в естественной обстановке, не дает возможности оценить удельный вес каждого из этих слагаемых. Возможности эксперимента значительно шире, и путем исключения влияния одного из слагаемых оказывается нетрудным количественно определить размеры каждого из них.

Предпочитаемость — качество, присущее питающемуся животному и определяемое его физиологическими особенностями, доступность же является качеством, в основном принадлежащим пищевому материалу и зависящим как от конституционной

защищенности данного объекта, так и от степени его укрытия. Указание на то, что доступность есть качество пищи «в основном» не случайно, ибо четкое разграничение этих категорий невозможно, так как один и тот же признак может одновременно влиять и на предпочтительность и на доступность данного пищевого объекта.

Можно принять, что если различные составные части пищи находятся в абсолютно одинаковых условиях в отношении трудности добывания их животными-потребителями, то наблюдаемая при этом избираемость есть результат предпочтения, отдаваемого питающимся животным тому или иному виду пищи. Если же при изменившихся и усложнившихся условиях добывания пищевых организмов в том же составе и концентрации, что и в контроле, величина элективности сдвигается, то размеры и направление данного сдвига указывают на появившееся новое действующее начало — доступность.

Следовательно, если через  $E_p$  мы обозначим предпочтительность некоторого элемента пищи, а через  $A$  — его доступность, то элективность  $E$  будет равна сумме этих показателей

$$E = E_p + A,$$

откуда

$$A = E - E_p.$$

При элиминировании влияния доступности, т. е. при создании условий, когда  $A=0$ , избираемость и предпочтительность выражаются одной величиной ( $E=E_p$ ). Определить  $A$  возможно, найдя величину  $E$  для данных условий, затем, соблюдая тождественные соотношения хищников и жертв, но при одинаковой доступности последних, вычислить  $E_p$ . Если  $r_i$  — относительное значение некоторого компонента пищи в рационе при данных условиях,  ${}_p r_i$  — относительное значение того же компонента при абсолютной доступности,  $p_i$  — относительное значение этого компонента в пищевом комплексе, одинаковом в обоих случаях, то доступность вычисляется по формуле

$$A = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i} - \frac{{}_p r_i - p_i}{{}_p r_i + p_i} = \frac{2 p_i (r_i - {}_p r_i)}{(r_i + p_i) ({}_p r_i + p_i)}.$$

Для проверки изложенных рассуждений были поставлены две серии опытов с четырьмя видами типичных бентофагов и тремя и четырьмя видами пищевых животных. В каждой серии было два типа установок. В одном — пищевые формы находились в аквариуме, лишенном каких-либо убежищ, в равномерно перемешанном виде; любой из пищевых объектов был одинаково доступен для хищника. В другом таком же аквариуме были созданы условия, приближающиеся к природным: внесен слой грунта (иловатого песка) толщиной 5 см, помещены водные растения и т. д. Плотность населения в каждой паре аквариумов

была равной. Чтобы размеры рационов в обоих типах были примерно одинаковыми, срок питания в установках с наличием убежищ был соответственно увеличен до двух часов, а в аквариумах, лишенных укрытий, — 20 мин. Вес подопытных рыб колебался в пределах 2,5—2,8 г.

Результаты первой серии приведены в табл. 9.

Таблица 9

Состав рациона (в процентах) при равной доступности жертв ( $r_i$ ) и в условиях естественной скрытности ( $r_i$ )

Вид пищи Потребитель	Личинки хирономид		Бокоплавы		Водяные ослики		Моллюски	
	$r_i$	$r_i$	$r_i$	$r_i$	$r_i$	$r_i$	$r_i$	$r_i$
Карп . . . . .	41,2	44,6	30,6	28,4	24,1	23,7	4,1	3,3
Лещ . . . . .	27,5	34,5	38,1	36,6	30,8	26,1	3,6	2,8
Вобла . . . . .	14,3	27,2	40,7	39,0	33,1	27,0	11,9	6,8
Линь . . . . .	43,7	54,3	25,9	20,1	29,7	25,0	0,7	0,6

Применяя описанный выше способ расчета, на основании найденных значений  $r_i$  и  $r_i$ , вычислены величины суммарной элективности, предпочитаемости и доступности (табл. 10).

Таблица 10

Соотношение величин элективности ( $E$ ), предпочитаемости ( $E_p$ ) и доступности ( $A$ ) различных пищевых организмов для карпа, леща, воблы и линя

Потребитель	Вид пищи											
	Личинки хирономид			Бокоплавы			Водяные ослики			Моллюски		
	$E$	$E_p$	$A$	$E$	$E_p$	$A$	$E$	$E_p$	$A$	$E$	$E_p$	$A$
Карп	0,24	0,28	-0,04	0,10	0,06	0,04	-0,02	-0,03	0,01	-0,72	-0,77	0,05
Лещ	0,05	0,16	-0,11	0,21	0,19	0,02	0,10	0,02	0,08	-0,75	-0,80	0,05
Вобла	-0,30	0,04	-0,34	0,24	0,22	0,02	0,14	0,04	0,10	-0,36	-0,57	0,21
Линь	0,27	0,37	-0,10	0,02	-0,11	0,13	0,09	0	0,09	-0,94	-0,95	0,01

Прежде всего, следует отметить следующее обстоятельство. Рассматривая цифры, характеризующие элективность или иной показатель, связанный с элективностью, следует всегда помнить, что они указывают лишь на относительное значение данного элемента по сравнению с величинами для других ингредиентов

пищи. Другими словами, изменение показателя для одного ингредиента говорит лишь о том, что во всей системе сложились иные соотношения, но ничего не говорит о характере участия в этих измененных соотношениях данного ингредиента. Например, наличие убежищ для всех компонентов, кроме личинок хирономид, привело к их повышенной избираемости, т. е. формально к увеличению степени доступности. Однако эти цифры следует толковать только в соответствии со всем комплексом элементов; кажущаяся повышенная избираемость явилась следствием того, что основной компонент питания — личинки хирономид при наличии грунта в большей степени, чем другие формы, уменьшили свою доступность, тем самым изменив соотношения показателей во всей системе.

Соотношения цифр для разных видов рыб показывают, что наиболее предпочитаемой пищей сазана и линя являются личинки хирономид. Бокоплавцы для сазана представляют слабо избираемую пищу, линя же их избегают. Наоборот, водяных осликов сазаны избегают, хотя и в слабой степени, тогда как линя к этой пище относятся индифферентно ( $E_p=0$ ). Моллюсков (*Dreissena*) линя избегают сильнее, чем сазаны.

Для леща и воблы наиболее излюбленной пищей являются бокоплавцы, в меньшей степени — личинки хирономид и в еще меньшей — водяные ослики. Все рыбы стараются избегать дрейссен, если имеется достаточно другого корма.

При наличии убежищ отчетливо проявились особенности каждого вида. Сазаны и линя продолжали в основном питаться личинками хирономид, хотя степень элективности в отношении данного вида пищи в этом случае у сазанов оказалась меньше, чем у линя. Другими словами, для более активной формы — сазана наличие грунта уменьшило доступность личинок хирономид не в такой степени, как для линя. Показательно, что последний объект значительно повысил потребление раков (главным образом водяных осликов) и не изменил отношения к моллюскам.

Иное положение наблюдалось у воблы. Наличие грунта резко снизило потребление личинок хирономид и относительно сильно повысило избираемость дрейссен. Как известно, эти моллюски считаются излюбленной пищей воблы в естественных условиях. Следует полагать, что эта «излюбленность» есть результат пониженной доступности для данной рыбы других, фактически более предпочитаемых ею, компонентов бентоса.

Лещ занимает промежуточное положение между сазаном и воблой. Характерно, что внесение убежищ, осложняющих условия охоты, на этом виде отразилось в наименьшей степени. Отсюда можно предположить, что лещ является наиболее адаптированной формой к данному комплексу условий существования пищевых животных.

Сазан в условиях Северного Каспия считается типичным «ракоедом». Наши опыты показывают, что данный вид, без-



условно, предпочитает питание личинками хирономид, и если в кишечниках каспийских сазанов в основном содержатся раки, то причина этого явления лежит в соответствующем соотношении пищевых ингредиентов в среде.

Для характеристики относительности получаемых значений элективности (в такой же мере — предпочитаемости и доступности) приводим результаты второй серии опытов, отличающихся от первой только тем, что здесь в пищевом комплексе отсутствовали личинки хирономид (табл. 11 и 12).

Таблица 11

Состав рациона (в процентах) при изъятии из ассортимента пищи личинок хирономид в условиях равной доступности жертв ( $p r_i$ ) и в условиях естественной скрытности ( $r_i$ )

Вид пищи Потребитель	Бокоплав		Водяные ослики		Моллюски	
	$r_i$	$p r_i$	$r_i$	$p r_i$	$r_i$	$p r_i$
Карп . . . . .	54,7	42,6	37,8	54,3	7,5	3,1
Лещ . . . . .	62,8	48,2	32,2	47,9	5,0	3,9
Вобла . . . . .	62,5	47,5	16,1	40,2	21,4	12,3
Линь . . . . .	48,2	31,8	51,3	67,5	0,5	0,7

Таблица 12

Соотношение величин элективности ( $E$ ), предпочитаемости ( $E_p$ ) и доступности ( $A$ ) при изъятии из ассортимента пищи личинок хирономид

Вид пищи Потребитель	Бокоплав			Водяные ослики			Моллюски		
	$E$	$E_p$	$A$	$E$	$E_p$	$A$	$E$	$E_p$	$A$
Карп . . . . .	0,24	0,12	0,12	0,06	0,24	-0,18	-0,63	-0,83	0,20
Лещ . . . . .	0,31	0,18	0,13	-0,02	-0,06	0,04	-0,74	-0,79	0,05
Вобла . . . . .	0,31	0,17	0,14	-0,35	-0,09	-0,26	-0,22	-0,46	0,24
Линь . . . . .	0,18	0,02	0,16	0,21	0,34	-0,13	-0,97	-0,96	-0,01

Как видно, абсолютные значения величин  $E$  претерпели существенные изменения, причем изменился характер соотношения трех разбираемых показателей. Особенно резко это сказалось на соотношении избираемости и предпочитаемости сазаном изопод и на отношении лещей к ракам вообще. Вместе с тем, общая тенденция, наметившаяся в предыдущей серии опытов, от-

носителем влияния убежищ и появившегося в результате этого нового качества — осложненной доступности, нашла подтверждение и в этой новой серии, с иным набором пищевых форм.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ И СТЕПЕНЬ СЫТОСТИ ХИЩНИКОВ

Непрерывные наблюдения за процессом охоты хищников в течение относительно длительного времени показали, что соотношение пищевых форм, потребляемых данным хищником, не является постоянным, оно претерпевает существенные изменения по мере насыщения хищника. Другими словами, избираемость, даже в пределах разового рациона и абсолютно неизменных условий, не является константной величиной и ее количественное выражение — показатель элективности — будет функцией уже поглощенной порции пищи.

Для количественной характеристики степени непостоянства показателя элективности, в зависимости от насыщения питающегося животного, были поставлены две серии опытов.

В первой серии подопытным хищником был сазан (средний вес около 50 г), пищевым материалом — бентические формы. Размер рациона и его отдельных частей выражался в весовых единицах. Продолжительность опыта около двух часов; этот срок соответствует почти полному насыщению подопытной рыбы в данных условиях.

Поглощенных животных учитывали путем непосредственного наблюдения. Через некоторый промежуток времени результаты учета фиксировались и подсчет начинался снова. Таким образом, процесс насыщения был поделен на пять стадий, а рацион разбит на пять последовательных порций. Так как общий размер рациона был определен только после окончания опыта, то отдельные порции не были совершенно равны между собой и составляли следующие части рациона в %:

1 порция . . . . .	25
2 . . . . .	22
3 . . . . .	17
4 . . . . .	24
5 . . . . .	12

Результаты этой серии опытов приведены в табл. 13.

Как видно, в самом начале питания (1 порция) характерной особенностью элективности является весьма близкое совпадение показателей *E* с такими же показателями в одном из предыдущих опытов (см. табл. 10), при вполне четко намеченной тенденции в порядке распределения ингредиентов рациона. На второй стадии насыщения (2 порция) наметившаяся вначале тенденция избираемости значительно углубилась, причем, положительно избираемые компоненты, — личинки хирономид и бокоплавов стали играть еще большее значение в питании; почти нейтральный объект — водяные ослики остались в том же состоянии, и отри-

цательно избираемые моллюски дали соответственно более низкие показатели *E*.

Таблица 13

Влияние степени насыщения карпов на величину элективности (*F*)

Вид пищи	1 порция		2 порция		3 порция		4 порция		5 порция	
	г в %	<i>E</i>	г в %	<i>E</i>	г в %	<i>E</i>	г в %	<i>E</i>	г в %	<i>E</i>
Личинки хироноmid . . .	31,5	0,12	37,4	0,20	49,0	0,32	67,1	0,46	82,6	0,54
Бокоплавy . . .	26,2	0,02	31,3	0,11	37,7	0,24	27,9	0,05	13,7	-0,29
Водяные ослики . . . . .	23,7	-0,03	23,5	-0,03	12,7	-0,33	5,0	-0,61	3,7	-0,74
Моллюски . . .	18,6	-0,15	7,8	-0,52	0,6	-0,55	0	-1,00	0	-1,00

Та же примерно картина наблюдалась и на третьей стадии насыщения (3 порция), причем расхождение показателей получило к этому времени, т. е. к моменту поглощения 50% разового рациона, еще более сильное выражение.

Заметим, что незначительная и нереализованная на первых двух стадиях насыщения отрицательная избираемость водяных осликов привела к резкому снижению элективности этой группы.

На четвертой стадии насыщения (4 порция) процесс расхождения усугубляется, во-первых, продолжающимся ростом избираемости личинки хироноmid, во-вторых, дальнейшим падением избираемости водяных осликов и, в-третьих, полным выпадением из рациона дрейссен. В это же время бокоплавy, избираемость которых в течение первой половины опыта возрастала, дали значительное снижение относительной потребляемости.

Наконец, последняя стадия насыщения (5 порция) характерна абсолютным господством в рационе личинок хироноmid и угнетенным положением других групп, которые имеют или отрицательную избираемость, или вообще выпадают из рациона.

Вторая серия опытов была поставлена с типичным планктофагом — уклейей, средним весом 6 г. В отличие от первой серии, процентное соотношение отдельных частей рациона определяли путем анализа кишечника, содержимое которого было разделено на 5 последовательных и приблизительно равных частей. Относительное содержание того же или иного ингредиента вычислено на основании подсчета количества съеденных экземпляров. Срок питания — около 1,5 часа.

Таблица 14

Влияние степени насыщения уклеи на величину элективности ( $E$ )

Вид пищи	1 порция		2 порция		3 порция		4 порция		5 порция	
	г в %	$E$	г в %	$E$	г в %	$E$	г в %	$E$	г в %	$E$
<i>Daphnia</i> . . .	34,5	0,16	36,0	0,18	34,3	0,16	32,8	0,13	37,8	0,20
<i>Bosmina</i> . . .	30,2	0,09	28,4	0,06	27,1	0,04	27,4	0,05	26,0	0,02
<i>Diaptomus</i> . .	28,8	0,07	26,0	0,02	29,3	0,08	30,5	0,10	31,2	0,11
<i>Cypris</i> . . . .	6,5	-0,59	9,6	-0,45	9,3	-0,46	9,3	-0,46	5,0	-0,67

Из данных, приведенных в табл. 14, видно, что влияние сытости хищника на характер избираемости различных ингредиентов пищи в этом случае дает совершенно иную картину, чем в первой серии. С одной стороны, наблюдается вполне ясно выраженная избираемость. При пассивном захвате любых планктических объектов, в первую очередь должны были бы потребляться *Ostracoda*, как наиболее медленно плавающие формы. Однако именно *Ostracoda* являются единственной группой, во всех порциях, дающей отрицательное значение  $E$ . С другой стороны, в течение всего опыта соотношение показателей элективности для всех компонентов пищи, наметившееся уже в первой порции, не претерпело превращений, как в примере, рассмотренном выше. Колебания величин и для максимально избираемых *Daphnia*, и для слабо положительно избираемых *Bosmina* и *Diaptomus*, и, наконец, для резко отрицательно избираемых *Cypris*, остаются в пределах случайных колебаний.

Таким образом рассмотренные случаи характеризуют два типа влияния степени насыщенности хищника на процесс избираемости.

К первому типу (рис. 11) относятся активноизбирающие хищники, характерной особенностью которых является следующее. Имеющаяся в начале питания тенденция распределения ингредиентов пищи по степени их избираемости и выраженная сперва весьма слабо, дальше получает резко очерченное расхождение. Примерно первая половина рациона дает углубление указанной тенденции, но дальше доминирующий компонент получает абсолютно господствующее значение и все прочие элементы питания становятся в большей или меньшей степени избегаемыми формами, вплоть до полного выпадения отдельных групп из рациона.

Ко второму типу (рис. 12) относятся хищники пассивно избирающие, отличительным признаком которых является отсутствие влияния на процесс избираемости степени сытости питаю-

щегося животного при явно выраженной избирательности питания вообще.

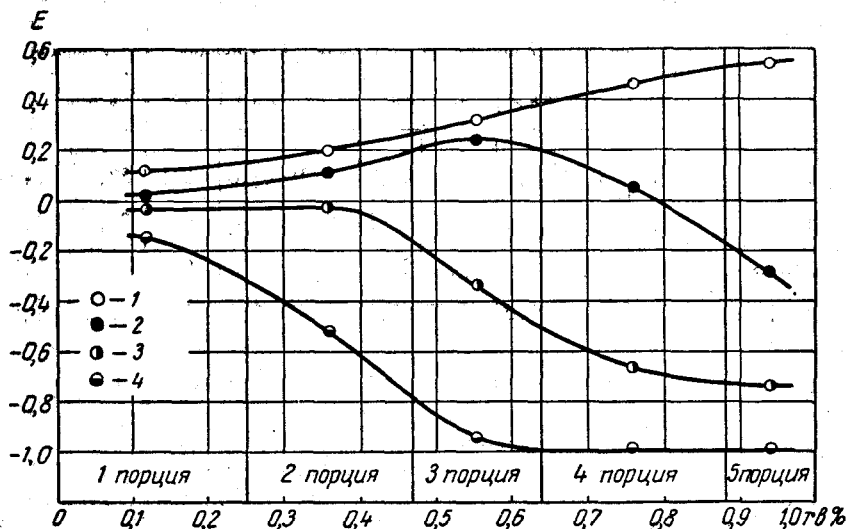


Рис. 11. Влияние степени насыщения карпа на величины элективности (E): 1—личинки хирономид; 2—бокоплавы; 3—водяные ослики; 4—моллюски; r—доли рациона в %

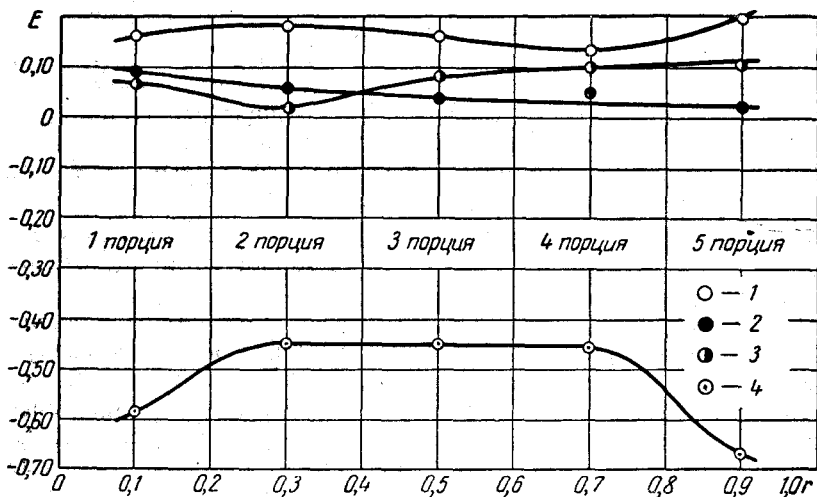


Рис. 12. Влияние степени насыщения уклеи на величины элективности (E): 1—Daphnia; 2—Bosmina; 3—Diaptomus; 4—Cypripis; r—доли рациона в %.

К этим выводам можно прийти и априорно. Пока животное голодно, оно съедает все или почти все обнаруженные объекты питания. По мере насыщения, особенно в том случае, если ориентирующим чувством для животного является вкус, оно становит-

ся более разборчивым и, наконец, когда степень насыщения его достигает почти максимальной величины, съедает только наиболее излюбленные объекты.

С другой стороны, хищник типа планктофага «выбирает» соответствующую жертву, руководствуясь зрительной реакцией рефлекторного характера, закрепленной настолько прочно, что такие моменты, как степень сытости, не в состоянии сдвинуть ее интенсивности. Поэтому относительная интенсивность этих реакций, реализуемая в явлении избираемости и количественно выражаемая показателями элективности, приводит к факту, найденному экспериментально, — постоянству величин  $E$  при данном неизменном состоянии системы.

Таким образом, мы получаем следующую закономерность: одинаковые возможности, имеющиеся у хищника при пониженной потребности последнего в пище, приводят к увеличенной элективности предпочитаемых форм и уменьшенной — избегаемых.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ПИЩЕВЫХ ЖИВОТНЫХ

Основным фактором, определяющим размеры величин избираемости в какой-либо биологической системе, бесспорно, является соотношение концентраций ингредиентов, входящих в состав пищевого комплекса. Вместе с тем, бесконечное разнообразие возможных комбинаций, высокая лабильность складывающихся взаимоотношений между хищниками и жертвами и, кроме того, постоянные изменения пищевого комплекса, происходящие в итоге избирательного уничтожения хищником отдельных компонентов, делают настоящий раздел наиболее трудным для изучения.

Заметим, что все работы по изучению явления избираемости, проведенные в естественных условиях, в основном, посвящены анализу настоящего фактора. Однако, несмотря на детальный анализ явления для различных биологических систем и ряд выводов общего характера (Ларсен, Шорыгин, Ивлев), все же пришлось констатировать наличие большого количества неясностей, не поддающихся разрешению при помощи полученных данных.

Экспериментальный метод дает возможность более тщательно разобраться в явлении; тем не менее мы считаем, что настоящий раздел в большей степени, чем другие, нуждается в дальнейшем изучении.

Первым вопросом, подлежащим анализу, явилось установление характера влияния на процесс избираемости степени концентрации пищевого материала при постоянном соотношении отдельных ингредиентов. Для этой цели были поставлены следующие опыты.

В шести установках варьировалось количество пищи. Плотность 1 экз. на 25 см<sup>2</sup> была принята за единицу и последовательно повышалась в 2, 3, 4, 5 и 6 раз.

Весь комплекс состоял из пяти ингредиентов, входящих в равных количествах, т. е. по 20%. Питающимся объектом служили сазаны весом около 14 г.

Размеры рационов и вычисленные на основании последних показатели элективности приведены в табл. 15. Повышение общей плотности пищи приводит к различным результатам в отношении отдельных ингредиентов в зависимости от общего характера отношения хищника к данному объекту.

Таблица 15

Зависимость величин элективности карпа от плотности популяции пищевых организмов при одновременном увеличении концентрации всех компонентов пищи

Вид пищи	р		2 р		3 р		4 р		5 р		6 р	
	г	Е	г	Е	г	Е	г	Е	г	Е	г	Е
Личинки хирономид . . .	31,3	0,22	34,6	0,27	40,2	0,34	44,0	0,37	48,2	0,41	51,3	0,44
Бокоплавы . . . .	24,0	0,09	29,8	0,20	32,4	0,24	33,7	0,26	31,3	0,22	29,5	0,19
Неживой корм . . .	19,4	-0,02	20,7	0,02	18,1	-0,05	19,2	-0,02	19,5	-0,03	20,2	0,05
Водяные ослики .	16,2	-0,11	11,0	-0,29	8,5	-0,30	3,1	-0,73	1,0	-0,90	0	-1,00
Моллюски . . . .	9,1	-0,38	3,9	-0,62	0,8	-0,95	0	-1,00	0	-1,00	0	-1,00

Из рис. 13 видно, что кривая элективности личинок хирономид непрерывно повышается. Избираемость бокоплавов сперва увеличивается, затем несколько снижается. Неживой корм оказался в данных условиях индифферентным материалом, элективность которого мало отклоняется от нулевого значения. Кривые избираемости водяных осликов и моллюсков показывают, что эти формы с повышением пищевых запасов избегаются в возрастающей степени.

Отсюда можно сделать общее заключение, что повышение плотности пищевого комплекса, т. е. улучшение условий питания ведет к увеличению элективности положительноизбираемых (излюбленных) форм, к постоянству показателя элективности ( $E \approx 0$ ) нейтральных компонентов и к падению избираемости исход-

ноизбегаемых объектов. Бокоплавы не являются исключением, так как вторичное понижение их элективности вызвано преобладающим повышением избираемости личинок хирономид.

Для проверки, насколько общей является установленная закономерность, была поставлена вторая серия опытов на принципиально отличном материале — планктофаге (уклее), пища которого состояла из планктонных животных различных видов.

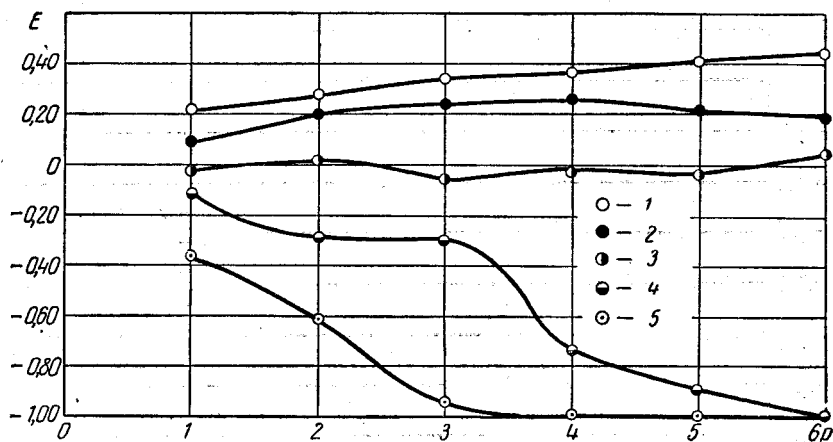


Рис. 13. Влияние равномерного увеличения плотности популяции пищевых организмов ( $\rho$ ) на процесс элективности ( $E$  — показатель элективности) у карпа:

1 — личинки хирономид; 2 — бокоплавы; 3 — неживой корм; 4 — водяные ослики; 5 — моллюски.

Размеры рыб колебались около 5,9 г; исходным же количеством планктона (принятым за единицу) было 500 экземпляров в 1 л воды. Соотношение отдельных ингредиентов также было равным (по 25%).

В табл. 16 и на рис. 14 даны результаты этой серии. Как видно, и в этом случае осуществляется та же закономерность, но в более ослабленной, сглаженной форме.

Таблица 16

Зависимость величины элективности уклеи от плотности популяции пищевых организмов при одновременном увеличении концентрации всех компонентов пищи

Вид пищи	$\rho$		2 $\rho$		3 $\rho$		4 $\rho$		5 $\rho$	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$
Daphnia . . .	35,3	0,17	35,9	0,18	38,0	0,21	39,9	0,23	40,2	0,23
Bosmina . . .	30,2	0,09	30,9	0,11	32,1	0,12	33,5	0,15	31,4	0,11
Diaptomus . .	26,0	0,02	26,1	0,02	24,6	-0,01	24,0	-0,02	25,1	0
Cypris . . . .	8,5	-0,49	7,1	-0,56	5,3	-0,65	3,6	-0,75	3,3	-0,77



Повидимому, «пассивность» элективности, отмеченная в предыдущем разделе, для планктофагов нашла свое отражение и в этих опытах.

Приведенные наблюдения позволяют сделать вывод, дополняющий принцип, сформулированный в предыдущем разделе.

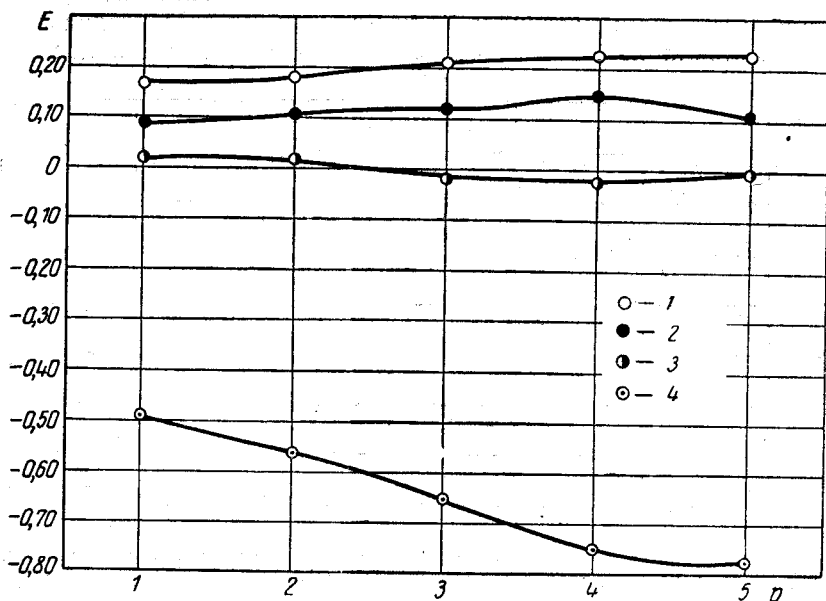


Рис. 14. Влияние равномерного увеличения плотности популяции пищевых организмов ( $\rho$ ) на процесс элективности у уклеи:

1—*Daphnia*; 2—*Bosmina*; 3—*Diatomus*; 4—*Cypris*.

Увеличивающаяся возможность питания данного хищника при постоянстве потребностей последнего приводит к увеличению элективности предпочитаемых и к уменьшению элективности избегаемых форм.

В природных условиях чаще наблюдается не равномерное увеличение всего пищевого комплекса с постоянным соотношением ингредиентов, но изменение части комплекса, иногда лишь одного компонента, при большей или меньшей стабильности остальных. Изменение же одного ингредиента, в случае постоянства общего запаса пищи, влечет за собой изменения всех других составных частей данного комплекса. Поэтому можно говорить лишь о варьировании ведущего ингредиента и изменениях сопутствующих частей комплекса, имея в виду перестройку всей системы в целом.

В соответствии с этими соображениями были поставлены 4 серии опытов. Пищевой комплекс состоял из четырех ингредиентов и в каждой серии ведущим варьирующим компонентом был

один из них. Так как плотность популяции всего комплекса во всех опытах оставалась постоянной (1 экз. на 20 см<sup>2</sup>), то другие компоненты изменялись в соответствии с ведущим. Хищником в этих опытах были сазаны весом около 14 г.

Данные, полученные в результате всех четырех серий, приведены в табл. 17. В этой таблице «*p*,» означает отношение плотности изменяемого компонента (числитель) к плотности каждого из остальных (знаменатель). Обе величины даны в процентах к общей численности жертв. Следовательно, в двух первых опытах каждой серии плотность изменяемого вида пищи ниже плотности каждого сопутствующего, в третьем опыте — плотности всех составных частей пищи равны и в двух последних — плотность ведущего компонента является преобладающей.

Рассмотрение характера изменений величин элективности, несмотря на некоторую пестроту данных, все же позволяет установить некоторые общие тенденции, не являющиеся случайными, но вытекающие из природы изучаемых отношений.

Характер изменений величин элективности варьируемых видов пищи подчиняется следующему правилу. При переходе от минимальных плотностей к более высоким показатели элективности резко падают, затем кривая выравнивается и дальнейшее увеличение относительной плотности не изменяет величины *E*. Это положение справедливо для личинок хирономид (рис. 15,А) и бокоплавов (рис. 15,Б), т. е. для видов пищи, определенно предпочитаемых хищником. Следует заметить, что и степень указанного снижения кривой и уровень, на котором данная кривая выравнивается, тем больше, чем выше степень избираемости данного компонента.

Иной, противоположный характер изменений *E* наблюдается у избегаемого ингредиента — моллюсков (рис. 15,В). При низких плотностях населения этого компонента он вообще не фигурирует в рационе хищника. По мере увеличения концентрации избираемость быстро возрастает, но затем вновь начинает несколько снижаться.

Водяные ослики дают промежуточный тип изменений (рис. 15,Г). Сначала наблюдается некоторое снижение величин *E*, подобно двум первым примерам, затем повышение и дальнейшее новое понижение, аналогичное кривой, полученной для дрейссен. Этот промежуточный тип кривой вполне соответствует промежуточному положению данного ингредиента между предпочитаемыми личинками хирономид и бокоплавами, с одной стороны, и избегаемыми моллюсками, с другой.

Заметим также, что элективность двух последних ингредиентов (водяных осликов и моллюсков) при всех испытанных комбинациях варьирует в отрицательной части шкалы, не поднимаясь выше нуля.

На примере с моллюсками мы видели, что при *p*, равном 1%, уже не происходит взаимодействия между хищником и данной

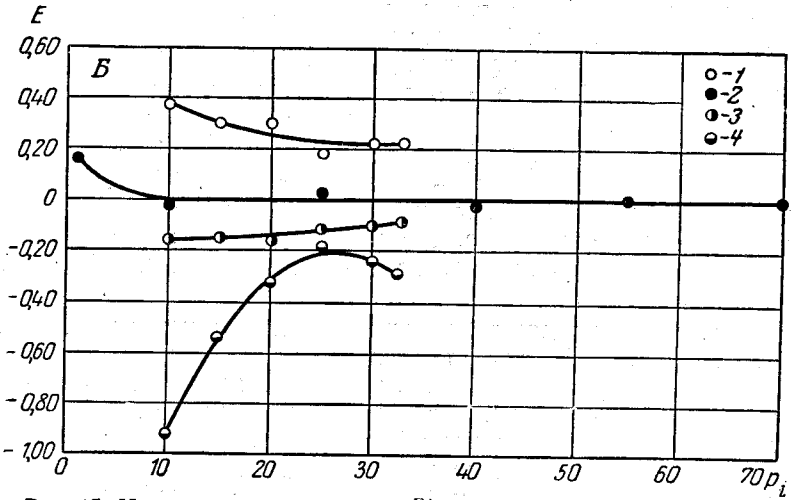
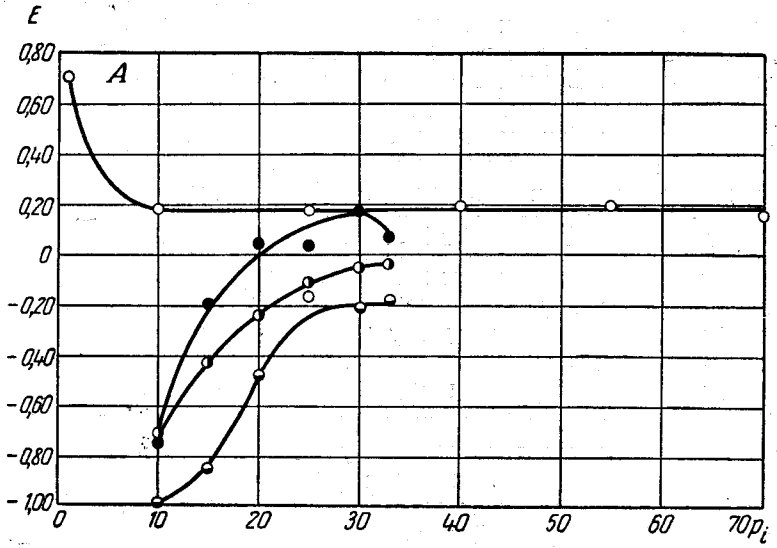
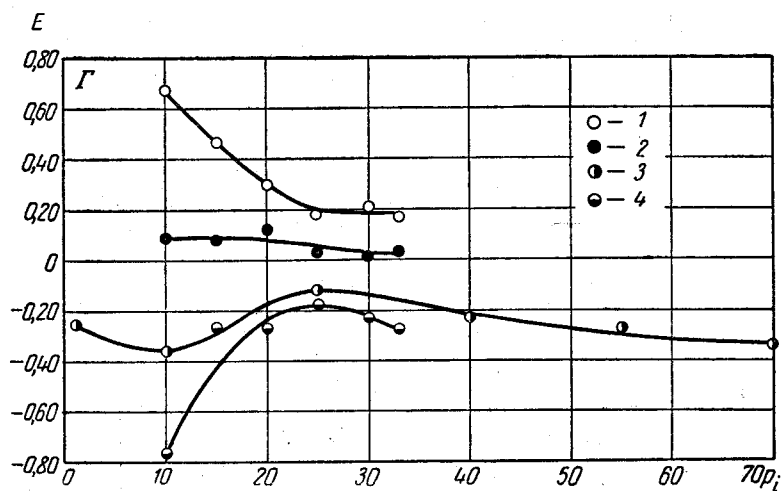
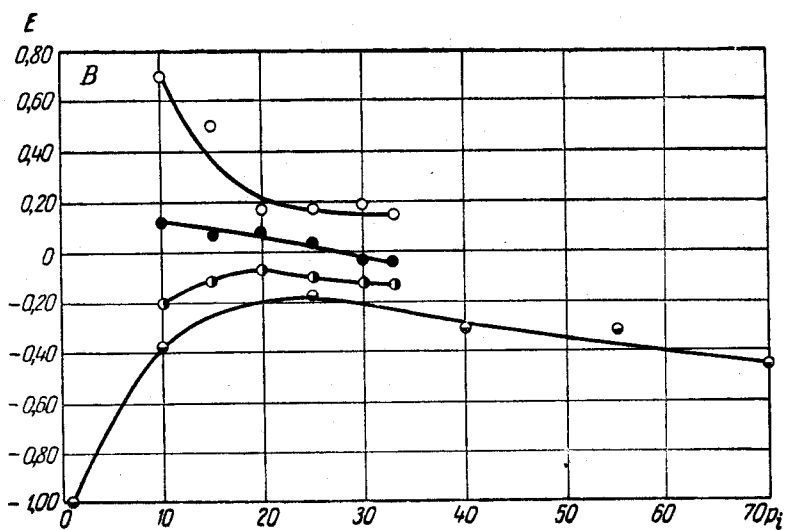


Рис. 15. Изменения элективности ( $E$ ) у карпа при изменении плотности популяций ( $p_i$ ):  
 А—личинки хирономид; Б—бокозлавы;



В—моллюсков; Г—водяных осликов;  
 1—личинки хирономид; 2—бокоплав; 3—водяные ослики; 4—моллюски.

Таблица 17

Изменения величин элективности при изменении относительного значения одной (подчеркнутой) из составных частей пищи

$P$ —отношение плотности изменяемого пищевого организма и плотности каждого из остальных,  $r$ —рацион

Вид пищи	$P = 1/33$		$P = 10/30$		$P = 25/25$		$P = 40/20$		$P = 55/15$		$P = 70/10$	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$
Личинки хирономид . . . . .	4,8	0,65	14,4	0,18	36,2	0,18	59,2	0,19	82,8	0,20	97,0	0,16
Бокоплавы . . . . .	41,6	0,07	39,7	0,17	26,4	0,03	21,8	0,04	10,0	-0,20	1,4	-0,75
Водяные ослики . . . . .	30,6	-0,04	26,7	-0,06	20,1	-0,11	12,2	-0,24	6,0	-0,43	1,6	-0,72
Моллюски . . . . .	23,0	-0,18	19,2	-0,22	17,3	-0,18	6,8	-0,49	1,2	-0,86	0	-1,00
Личинки хирономид . . . . .	52,9	0,22	47,9	0,23	36,2	0,18	37,2	0,30	28,0	0,30	21,6	0,37
Бокоплавы . . . . .	1,4	0,16	9,6	-0,02	26,4	0,03	38,3	-0,02	56,6	0,01	70,8	0,01
Водяные ослики . . . . .	27,3	-0,09	24,5	-0,10	20,1	-0,11	14,6	-0,16	11,0	-0,15	7,2	-0,16
Моллюски . . . . .	18,4	-0,29	18,0	-0,25	17,3	-0,18	9,9	-0,34	4,4	-0,55	0,4	-0,94
Личинки хирономид . . . . .	46,2	0,17	46,1	0,21	36,2	0,18	36,6	0,29	41,9	0,47	52,3	0,67
Бокоплавы . . . . .	34,9	0,03	30,6	0,01	26,4	0,03	25,4	0,12	17,6	0,08	12,0	0,09
Водяные ослики . . . . .	0,6	-0,25	4,7	-0,36	20,1	-0,11	24,5	-0,23	31,7	-0,27	34,0	-0,35
Моллюски . . . . .	18,3	-0,28	18,6	-0,23	17,3	-0,18	13,5	-0,28	8,8	-0,20	1,7	-0,78
Личинки хирономид . . . . .	44,4	0,15	43,9	0,19	36,2	0,18	28,0	0,17	46,6	0,51	55,7	0,70
Бокоплавы . . . . .	30,9	-0,04	28,1	-0,03	26,4	0,03	23,5	0,08	17,2	0,07	12,6	0,12
Водяные ослики . . . . .	24,7	-0,14	23,5	-0,12	20,1	-0,11	17,2	-0,07	11,8	-0,10	6,6	-0,20
Моллюски . . . . .	0	-1,00	4,5	-0,38	17,3	-0,18	21,3	-0,31	24,4	-0,32	25,1	-0,47

жертвой. Однако при той же плотности других ингредиентов они еще служили объектами питания сазанов, хотя несомненно, что при еще большем разрежении и эти группы должны выпасть из рациона.

Из этого следует заключить, что пороговая концентрация, когда исчезает взаимодействие хищника и жертвы, в одних и тех же условиях, но для разных объектов, различна и представляет частное проявление явления элективности.

Изменение величин  $E$  у сопутствующих ингредиентов следует также некоторому общему принципу: если исходное значение  $E$  для данного ингредиента положительно, то по мере увеличения его концентрации избираемость снижается, если же  $E$  — отрицательное, то увеличение концентрации ведет к возрастанию показателей элективности.

В некоторых случаях, главным образом для моллюсков, рыбы поднимаются до некоторого максимума и затем вновь начинают несколько снижаться.

Как указывалось выше, обычным фактором динамики какого-либо пищевого комплекса в природе является избирательное уничтожение его хищниками. Следовательно, в этом случае соотношение пищевых объектов обуславливает характер избираемости, в свою очередь являясь функцией этого процесса.

Мы поставили серию опытов, чтобы проследить характер избираемости в близких к природным условиям.

Опыты были поставлены следующим образом. В аквариуме поместили пищевых животных по 10 г каждой группы. Затем, утром в тот же аквариум были посажены 5 рыб (сазаны). Вечером рыб отсаживали, оставшиеся пищевые организмы про-

Таблица 18

Динамика пищевого комплекса при его постепенном уничтожении и абсолютные величины суммарного суточного рациона карпа в г ( $p$  — биомасса пищевых организмов,  $r$  — рацион карпа)

Вид пищи	Первый день		Второй день		Третий день		Четвертый день		Пятый день	
	$p$	$r$	$p$	$r$	$p$	$r$	$p$	$r$	$p$	$r$
Личинки хирономид . . . . .	10,00	3,08	6,92	2,71	4,21	2,57	1,64	1,32	0,32	0,01
Бокоплавы . . . . .	10,00	2,37	7,63	2,04	5,59	1,87	3,72	1,46	2,26	1,38
Водяные ослики . . . . .	10,00	1,50	8,50	1,37	7,13	1,18	5,95	1,01	4,94	1,20
Моллюски . . . . .	10,00	1,05	8,95	0,97	7,98	1,03	6,95	0,70	6,25	0,78
Всего . . . . .	40,00	8,00	32,00	7,09	24,91	6,65	18,26	4,49	13,77	3,37

## Изменения элективности карпа при постепенном уничтожении пищевого комплекса

$p$  — биомасса пищевых организмов в %;

$r$  — рацион карпа в %;

$E$  — показатель элективности;

Знак пищи	Первый день			Второй день			Третий день			Четвертый день			Пятый день		
	$p$	$r$	$E$	$p$	$r$	$E$	$p$	$r$	$E$	$p$	$r$	$E$	$p$	$r$	$E$
Личинки хирономид	25,0	38,5	0,21	21,5	38,2	0,28	16,9	38,6	0,39	9,0	29,4	0,51	2,3	0,4	-0,70
Бокоплав	25,0	29,6	0,08	23,9	28,8	0,09	22,4	28,2	0,11	20,4	32,6	0,23	16,4	40,9	0,43
Водяные ослики	25,0	18,8	-0,12	26,6	19,3	-0,16	28,6	17,7	-0,24	32,5	22,4	-0,18	35,9	35,6	0
Моллюски	25,0	13,1	-0,29	28,0	13,7	-0,33	32,1	15,5	-0,35	38,1	15,6	-0,42	45,4	23,1	-0,33

считывали. Зная исходное число, определяли суммарный суточный рацион для всех пяти рыб. На второй день та же операция была повторена с оставшимся комплексом, и так в течение пяти дней. Эти данные, показывающие постепенное изменение пищевого комплекса (в абсолютных единицах), а также размеры суммарных суточных рационов приведены в табл. 18 и рис. 16. По этим данным, выраженным в виде относительных величин (процентов), были вычислены показатели элективности для каждого ингредиента (табл. 19, рис. 17).

Анализ полученных данных позволяет сделать следующие заключения.

1. Абсолютные величины части рациона, состоящей из предпочитаемых объектов, до некоторой их концентрации изменяются мало.

2. По достижении некоторой критической концентрации предпочитаемых объектов соответствующая часть рациона заметно снижается и наступает нарушение взаимодействия хищника и жертвы.

3. При тех же условиях, но при значительном уменьшении концентраций других ингредиентов, утраченное взаимодействие может возникнуть вновь.

4. По мере выедания организмов в некотором комплексе, избираемость предпочитаемых ингредиентов растет, затем, достигнув некоторого максимума, резко сокращается. Форма, занимающая по избираемости второе место, с этого момента становится доминантной. Избегаемые компоненты сперва дают некоторое снижение  $E$ , но

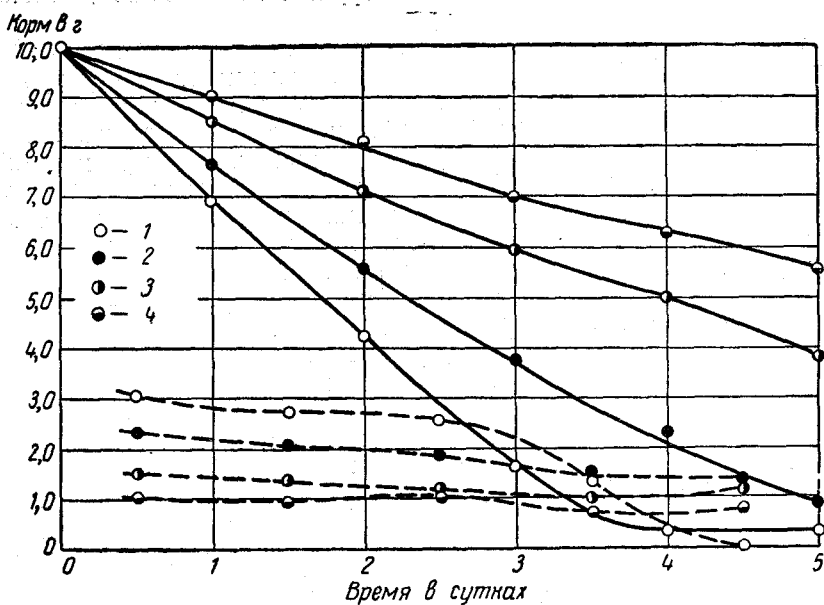


Рис. 16. Динамика пищевого комплекса при его постепенном выедании карпом и абсолютные величины суммарных суточных рационов (пунктирные линии):

1—личинки хирономид; 2—бокоплавцы; 3—водяные ослики; 4—моллюски.

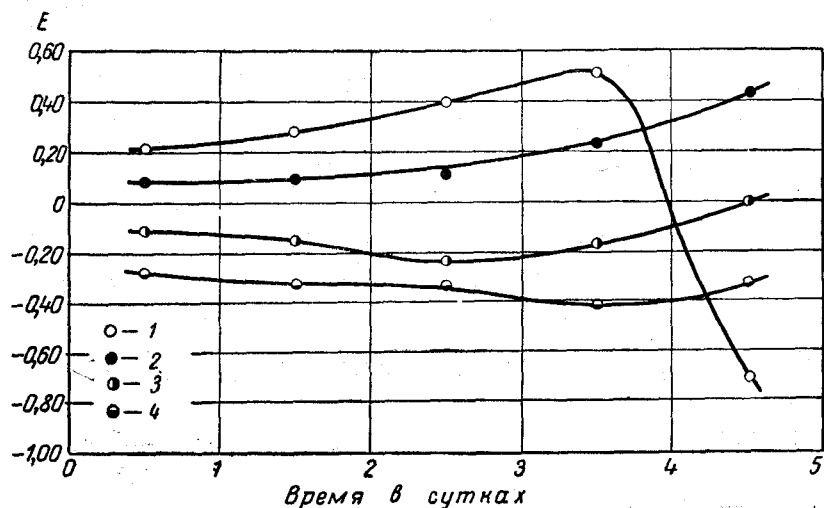


Рис. 17. Изменения показателей элективности ( $E$ ) карпа при непрерывном уничтожении пищевого комплекса:

1—личинки хирономид; 2—бокоплавцы; 3—водяные ослики; 4—моллюски.



по мере выедания предпочитаемых групп их избираемость также начинает несколько возрастать.

Полученная картина является следствием положений, найденных при рассмотрении характера изменений при варьировании одного ингредиента пищевого комплекса. Разница состоит лишь в том, что там изменение элективности рассматривалось в связи с изменениями степени концентрации пищи, здесь же оба эти элемента являются функцией времени. Кроме того, следует указать, что в данной серии опытов наблюдалось большее постоянство рационов и меньшая их зависимость от состояния пищевых условий, чем во всех рассматриваемых выше примерах.

Для сопоставления с полученными нами результатами приведем основной вывод, сделанный Шорыгиным по вопросу, непосредственно соприкасающемуся с рассмотренным: «В случае уменьшения биомассы какого-либо из любимых рыбой организмов, степень его избирания этой рыбой возрастает, но одновременно начинают несколько возрастать и индексы избирания в отношении других, менее любимых организмов. После же того, как биомасса этого организма упадет ниже определенного предела, индексы его избирания резко уменьшаются и зато также резко возрастают индексы избирания других организмов — рыба отказывается от питания своим любимым объектом и переходит на питание заменяющими организмами».

Данный вывод целиком приложим к результатам последней серии опытов и является убедительным подтверждением общности законов, действующих и в природных и в экспериментальных условиях. Вместе с тем, этот вывод является частным случаем положений, найденных нами при анализе ранее полученных материалов.

В начале изложения этого вопроса указывалось на большую сложность разбираемой зависимости. Эта сложность при том материале, который имеется в нашем распоряжении, не позволяет осуществить математический анализ количественной стороны явления. Однако математическая интерпретация основных тенденций зависимости, без выяснения характера функциональных связей, возможна.

1. Зависимость характера изменения элективности от степени концентрации ( $p_i$ ) некоторой составной части пищи:

а) если  $E_1 > 0$  (при исходном значении  $p_1$ ), то  $\frac{dE_1}{dp_1} > 0$ ;

б) если  $E_2 < 0$  " " " , то  $\frac{dE_2}{dp_2} < 0$ ;

в) если  $E_3 = 0$  " " " , то  $\frac{dE_3}{dp_3} = 0$ .

2. Перегиб кривой  $E$  при равномерном (прямолинейном) изменении  $p_i$  возможен в случае перемены знака первой производной

водной относительного рациона ( $r_i$ ), т. е. в случае S-образной кривой последнего

$$\frac{dr_i}{dp_i} > 0 \text{ при } p_i < {}_m p_i \text{ и } \frac{dr_i}{dp_i} < 0 \text{ при } p_i > {}_m p_i,$$

где  ${}_m p_i$  — значение  $p_i$ , соответствующее точке перегиба.

Иными, словами, перегиб кривой  $E$  осуществляется при следующих условиях изменения соотношений  $r_i$  и  $p_i$ .

$$\frac{d(r_i - p_i)}{dt_a} > 0 \rightarrow \frac{d(r_i - p_i)}{dt_b} = 0 \rightarrow \frac{d(r_i - p_i)}{dt_c},$$

где  $t_b$  — время, соответствующее перегибу кривой.

Следовательно, перегиб происходит в том случае, если темп нарастания  $r_i$  сперва обгоняет темп нарастания  $p_i$ , затем сравнивается с ним и, далее, начинает отставать. Частным случаем этой зависимости и является цитированный вывод Шорыгина.

3. Зависимость характера движения показателя элективности от изменений относительного значения данного ингредиента в рационе и пищевом комплексе:

а) если  $\frac{dr_i}{dt} > \frac{dp_i}{dt}$ , ( $r_i > p_i$ ), то  $\frac{dE}{dt} > 0$ ;

б) если  $\frac{dr_i}{dt} < \frac{dp_i}{dt}$ , ( $r_i < p_i$ ), то  $\frac{dE}{dt} < 0$ ;

в) если  $\frac{dr_i}{dt} = \frac{dp_i}{dt}$ , ( $r_i = p_i$ ), то  $\frac{dE}{dt} = 0$ .

4. Смена доминант элективности возможна и осуществляется при следующих условиях движения системы, состоящей из элементов  $\alpha, \beta, \gamma, \dots, \mu, \nu$  при исходной доминанте  $E_\alpha$

$$\frac{dE_\beta}{dt_1} > \frac{dE_\alpha}{dt_1} \rightarrow \frac{dE_\gamma}{dt_2} > \frac{dE_\beta}{dt_2} \rightarrow \dots \rightarrow \frac{dE_\nu}{dt_n} > \frac{dE_\mu}{dt_n}.$$

Следует помнить, что доминанта элективности и доминанта питания не являются синонимами и могут относиться к разным элементам.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ХИЩНИКОВ

Рассмотренную зависимость элективности от степени концентрации пищи следует понимать как действие некоторой относительной величины, или, как мы ее назвали раньше, относительной концентрации жертв, представляющей частное от деления биомассы (или числа) пищевых форм на биомассу (или число) хищников.

Применение настоящего индекса вполне оправдывается в усло-

Влияние плотности популяции (P) на величины элективности (E) у карпа при относительно постоянной концентрации жертв

Вид пищи	P		2 P		4 P		6 P		8 P		10 P	
	r	E	r	E	r	E	r	E	r	E	r	E
Личинки хирономид . . . . .	38,2	0,21	41,5	0,25	42,7	0,26	44,1	0,28	47,6	0,31	46,4	0,30
Бокоплавы . . . . .	30,7	0,10	32,4	0,13	34,0	0,15	36,3	0,18	35,8	0,18	34,8	0,16
Воляные ослики . . . . .	23,5	-0,03	21,6	-0,07	19,2	-0,13	17,6	-0,17	16,6	-0,20	17,3	-0,18
Моллюски . . . . .	7,6	-0,53	4,5	-0,69	4,1	-0,72	2,0	-0,85	0	-1,00	1,5	-0,89

виях неограниченного пространства, но в эксперименте, а также и в природной обстановке, где ареал питания любого животного имеет вполне определенные, ограниченные размеры, эти отношения могут оказаться экологически неравноценными, ибо даже при равном количестве пищи, приходящейся на одно питающееся животное, для него далеко не безразлично, в какой концентрации эта пища находится. Кроме того, использование данного пищевого комплекса может быть по-разному, а зависимости от того, питается ли животное без всякого воздействия других особей того же вида, или эти особи, находясь в той или иной концентрации, оказывают какое-то действие на процесс питания друг друга.

Таким образом, вопрос сводится к анализу питания, в данном случае к анализу элективного питания, при различной концентрации хищников и при одинаковой относительной плотности населения пищевых объектов, причем размер ареала охоты во всех случаях остается постоянным.

По этому принципу были поставлены две серии опытов с объектами: 1) карп и бентические формы и 2) уклейка и планктон. В первой серии было 6 установок, во второй 5. За единицу концентрации хищников была принята одна рыба на установку, с плотностью пищи — одно бентическое животное на  $50 \text{ см}^2$ , или один планктический объект на  $20 \text{ см}^3$ . В других установках концентрация хищников и плотность жертв равномерно возрастала, до 10-кратного размера в последних опытах. Размеры охотничьего ареала (кюветы) во всех опытах были одинаковыми.

Таблица 21

Влияние плотности популяции ( $P$ ) на величины элективности ( $E$ ) у уклеи при относительно постоянной концентрации жертв

Вид пищи	$P$		$3P$		$5P$		$7P$		$10P$	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$
Cladocera (Daphnia)	34,0	0,15	35,2	0,17	36,6	0,19	36,9	0,19	34,5	0,16
Cladocera (Bosmina)	30,1	0,09	30,8	0,10	31,2	0,11	30,6	0,10	28,8	0,07
Copepoda (Diaptomus)	26,4	0,03	27,3	0,04	27,9	0,05	26,5	0,03	25,9	0,02
Ostracoda (Cypris)	9,5	-0,48	6,7	-0,58	4,3	-0,70	6,0	-0,61	10,8	-0,40

В табл. 20 и 21 приведены результаты этих опытов. Анализируемая зависимость в обеих системах проявляется одинаково (рис. 18 и 19). Первой особенностью ее является обстоятельство,

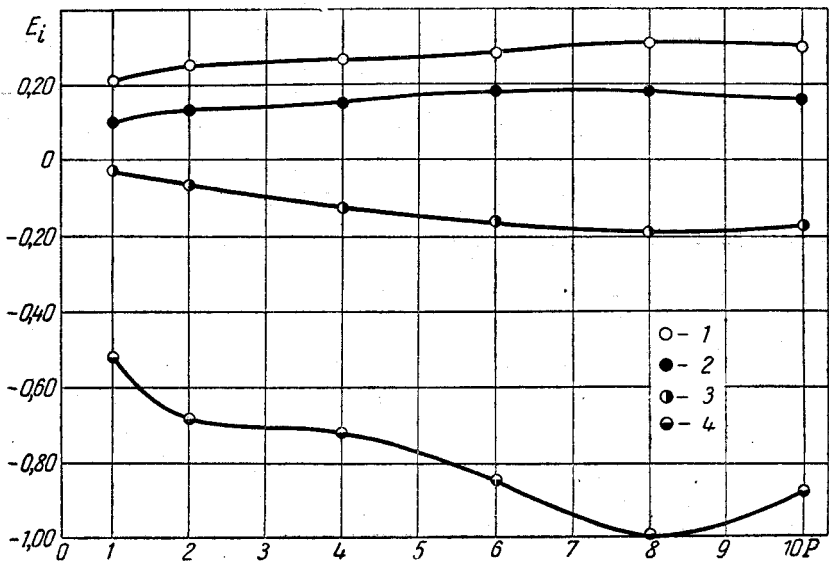


Рис. 18. Зависимость величины элективности ( $E$ ) от плотности популяции карпов ( $P$ ):

1—личинки хирономид; 2—бокоплавцы; 3—водяные ослики; 4—моллюски.

наиболее интенсивно сказывающееся на резко отрицательных ингредиентах, а именно: с увеличением плотности хищников при одновременном и прямо пропорциональном возрастании концент-

рации жертв показатели элективности начинают расходиться, т. е. показатели положительноизбираемых форм увеличиваются, отрицательноизбираемых — уменьшаются. Это расхождение при некоторой плотности хищников ( $P$ ) приобретает наиболее ярко выраженный характер, после чего вновь наблюдается некоторое сближение величин  $E$ . Заметим, что для различных ингредиентов точки перегиба кривых приходятся на различное значение  $P$ , причем для основной доминанты элективности перегиб наступает при более высокой концентрации хищников.

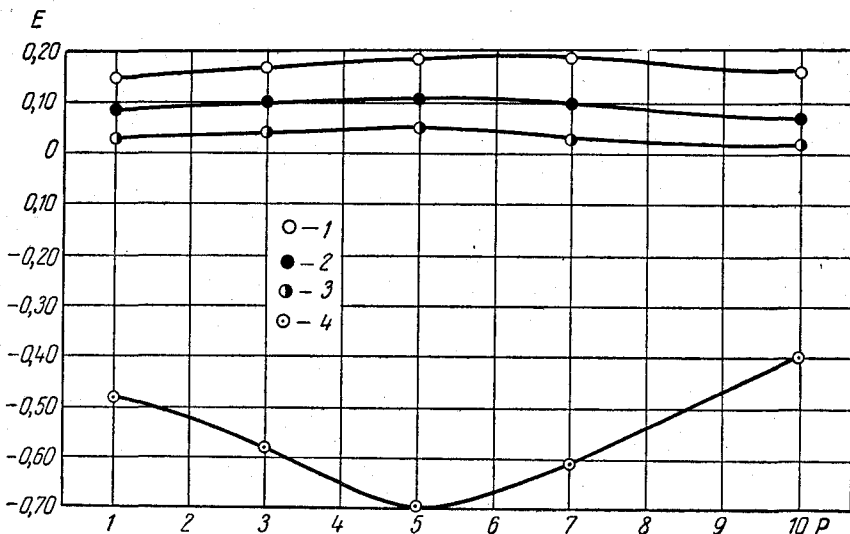


Рис. 19. Зависимость величины элективности ( $E$ ) от плотности популяции уклей ( $P$ ):

1—*Daphnia*; 2—*Bosmina*; 3—*Diaptomus*; 4—*Cypris*.

В наших опытах с планктонофагом и планктоном отмеченный максимум расхождения показателей элективности наступает раньше, чем в опытах с бентофагом и бентосом. Но так как в обеих сериях исходные соотношения хищников и жертв были выбраны произвольно, то отмеченная черта может быть случайной.

Укажем еще на одно обстоятельство, не нашедшее отражение в приведенных цифрах, представляющих средние величины. По мере увеличения плотности хищников индивидуальные расхождения в качественном составе рационов особей, участвующих в опытах, резко возрастают. Это обстоятельство вынудило увеличить количество параллельных опытов до 4 и даже 6.

Наконец, отметим факт уменьшения размеров рациона в связи с увеличением концентрации хищников.

Найденная зависимость вытекает из особенностей поведения рыб данных видов в процессе охоты. Увеличение плотности популяций этих рыб и параллельное увеличение относительной кон-

центрации пищевого материала приводит к тому, что данная особь получает возможность добывать пищу на меньшей площади дна или в меньшем объеме воды. Это положительное качество приводит к расхождению показателей элективности в полном соответствии с сформулированным выше принципом. При дальнейшем росте популяции рыб питающиеся особи мешают друг другу, стремясь захватить добычу, приходящуюся на долю другой особи. В результате животное начинает менее разборчиво выбирать пищу, снижая расхождение величин элективности.

### **ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПИТАНИЯ ОПРЕДЕЛЕННОЙ ПИЩЕЙ НА ЯВЛЕНИЕ ЭЛЕКТИВНОСТИ**

При сопоставлении результатов опытов, относящихся к явлению постепенного выедания пищевого комплекса, с результатами других опытов проявляется большее постоянство показателей элективности в первом случае по сравнению со всеми прочими. Это обстоятельство заставило предположить, что явление избираемости осуществляется не одинаково и зависит от привычки животного к какому-либо виду пищи. Для проверки и количественной характеристики данного предложения были поставлены следующие опыты.

В течение 25 дней карпы весом 6,6 г выдерживались на пище, состоящей из икры рыб, рубленых вареных яиц и растительности. Затем часть рыб поместили для опыта в аквариумы с обычным набором из четырех видов бентосных организмов, а часть — перевели на рацион, состоящий только из одного вида жертв. Спустя 10 дней этим особям, натренированным на определенную пищу, представляли стандартный ассортимент донных пищевых объектов. Таким образом, в первой серии, являющейся контрольной, получены величины избираемости при отсутствии навыка питаться преимущественно некоторыми видами пищи, на которые в другой серии опытов происходила тренировка. Как видно из табл. 22, эти цифры повторяют картину, неоднократно встречавшуюся в изложении предыдущих опытов. У второй части рыб после 10-дневной тренировки, в тех же условиях и при том же пищевом комплексе, что и в первой серии, процесс избираемости уже утрачивает прежнюю норму и в зависимости от вида пищевого материала, на который было натренировано данное животное, претерпевает существенные изменения.

В табл. 22 приведены величины относительных рационов и элективности для исходного случая, без тренировки, и для хищников, натренированных на один из обозначенных элементов общего рациона. Как видно, во всех случаях тренировка резко увеличивает избираемость тех жертв, на которых рыбы натренированы, причем предварительное кормление однородной пищей не только не приводит к ее «надоеданию» и стремлению хищника

Таблица 22

**Зависимость величин элективности у карпа от тренировки на  
определенный вид пищи**

Вид пищи	У контрольной группы рыб		У групп рыб, натренированных на пожирании							
			личинки хирономид		бокоплавов		водяных осликов		моллюсков	
	<i>r</i>	<i>E</i>	<i>r</i>	<i>E</i>	<i>r</i>	<i>E</i>	<i>r</i>	<i>E</i>	<i>r</i>	<i>E</i>
Личинки хирономид . . . . .	39,2	0,23	54,7	0,37	36,6	0,19	30,6	0,10	31,6	0,12
Бокоплавов . . . . .	27,6	0,05	19,3	-0,13	44,8	0,28	16,9	-0,19	16,4	-0,21
Водяные ослики . . . . .	23,0	-0,04	18,6	-0,15	17,9	-0,17	44,4	0,28	16,5	-0,20
Моллюски . . . . .	10,2	-0,42	7,4	-0,54	7,0	-0,56	8,1	-0,51	37,5	0,20

переключиться на качественно иной рацион, но, наоборот, привычка питаться определенной пищей продолжается и при более широких возможностях.

Характерно, что указанная инерция питаться определенной пищей, или, как мы дальше будем называть это свойство—трофическая адаптация, особенно яркое осуществление находит для отрицательноизбираемых элементов рациона. Если степень этой адаптации выразить в виде разности значений *E* после тренировки и до тренировки, то получим:

Личинки хирономид . . . . .	0,15
Бокоплавов . . . . .	0,23
Водяные ослики . . . . .	0,32
Моллюски . . . . .	0,62

Как видно, эти цифры, выражающие результат адаптации, находятся в обратной зависимости от исходного значения показателей элективности. Если предположить, что в пределе трофическая адаптация должна привести к абсолютной монофагии, то найденная зависимость становится понятной, так как результат тренировки будет пропорционален разности между первоначальной величиной элективности и предельным ее значением (т. е. +1).

Для выяснения влияния на степень трофической адаптации продолжительности тренировки на определенный вид пищи были поставлены опыты аналогичные предыдущим, с той лишь разницей, что рыб тренировали только на 2 ингредиента: личинок хирономид и моллюсков (максимально и минимально избираемые жертвы); срок тренировки варьировался от 0 до 30 дней.

Полученные данные, которые характеризуют элективность указанных элементов рациона, приведены в табл. 23. Общий харак-

тер зависимости интенсивности адаптации (рис. 20) от продолжительности тренировки в обоих случаях одинаковой и выражается несимметричной S-образной кривой. Темп нарастания кривой для моллюсков выше, чем для личинок хирономид, но в пределах наших опытов кривые не пересекаются.

Таблица 23

Влияние продолжительности тренировки карпа на величины элективности данного вида пищи

Вид пищи	Время тренировки в сутках					
	0	2	5	10	20	30
Личинки хирономид . . . . .	0,22	0,28	0,24	0,38	0,74	0,90
Моллюски . . . . .	-0,43	-0,39	-0,25	0,10	0,62	0,76

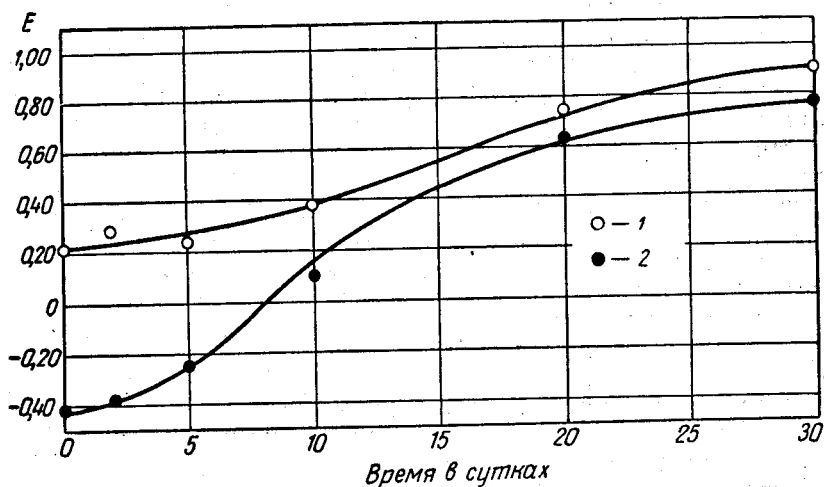


Рис. 20. Влияние продолжительности тренировки карпа на величины элективности (E):

1—личинки хирономид; 2—моллюски.

Ограниченный фактический материал не позволяет найти математическую формулировку данной зависимости.

Нам кажется, что эти опыты, наглядно демонстрирующие трофическую пластичность рыб, могут иметь немаловажное значение при акклиматизационных мероприятиях<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Предельное выражение трофической адаптации наблюдается у насекомых, когда после некоторой тренировки первоначальное растение просто не употребляется [142].



## ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ ХИЩНИКОВ И ЖЕРТВ НА ПРОЦЕСС ЭЛЕКТИВНОСТИ

Выше подчеркивалось, что большинство факторов, определяющих интенсивность и направленность элективности, зависит как от особенностей, присущих хищнику, так и от качеств, характеризующих жертву. Рассматриваемое в настоящем разделе влияние размеров животных на процесс избираемости является наиболее типичным случаем этой взаимозависимости, ибо действующим началом в явлении избираемости будут не абсолютные размеры хищника или жертвы, но соотношение этих величин.

Следовательно, для количественной характеристики данного фактора следует пользоваться относительными размерами животного-потребителя и пищевых организмов, причем наиболее просто размеры жертвы (в весовых единицах) выражать в долях от веса хищника, принятого за единицу. Нужно, однако, оговориться, что с увеличением размеров хищника данного вида это отношение может оказывать неодинаковое влияние на характер элективности, т. е. возможны возрастные (точнее, размерные) особенности в проявлении настоящего фактора. Можно думать, что многочисленные факты возрастных вариаций избираемости, приводимые Шорыгиным, хотя они получены и без соответствующих измерений размеров жертв, объясняются именно этими моментами. Следовательно, для полной сравнимости получаемых в одной серии опытов величин, необходимо элиминировать возможную ошибку в указанном направлении. Это достигается тем, что хищников подбирают одного размера и варьируют только величины жертв.

Нами были проведены 6 серий опытов со следующими объектами:

1. Группа «хищных» рыб:  
щуки, питавшиеся воблой;  
окуни, питавшиеся воблой.
2. Группа «мирных» рыб-бентофагов:  
карпы, питавшиеся личинками хирономид;  
лещи, питавшиеся бокоплавами.
3. Группа «мирных» рыб-планктофагов:  
уклея, питавшаяся ветвистоусыми рачками.
4. Хищники с наружным перевариванием:  
личинки жука-плавунца *Macrodytes circumflexus*,  
питавшиеся молодью воблы.

Опыты ставили следующим образом. Вначале предварительными наблюдениями устанавливали примерные оптимальные для данного хищника размеры жертв. Затем отбирали в равной пропорции (по 10%) 10 размерных групп жертв таким образом, чтобы выше и ниже оптимального размера было достаточное число групп.

Для каждого опыта с «мирными» рыбами брали по 10 экземпляров рыб-потребителей. В опытах с хищными рыбами это чис-

ло увеличивалось до 20 во избежание случайных ошибок, так как в рационе каждого хищника было представлено лишь небольшое число жертв.

Средний вес рыб-потребителей составлял: окуней — 4,70 г, щук—64,62 г, карпов—4,26 г, лещей—5,01 г, уклек—2,58 г. Средний размер личинок-плавунцов составил 4,2 см (1,73 г).

Размерные категории жертв выражались в абсолютных единицах. В третьей группе опытов жертвами были *Cladocera* (самки) разных размеров, принадлежащих к видам: *Daphnia magna*, *D. pulex*, *D. hyalina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Moina* sp. и *Bosminopsis deitersi zernowi*.

Полагаем, что большой ошибки при оперировании в опытах разными видами мы не делали; проводить же опыты над одним видом не представлялось возможным<sup>1</sup>.

Результаты опытов для всех серий приведены в табл. 24. Кривые распределения полученных цифр, как размеров рационов, так и соответствующих значений показателей элективности, весьма характерны для каждой группы серий и наглядно характеризуют явление избираемости по принципу соотношения размеров жертв и хищника.

Кривые для типично хищных рыб—щуки и окуня, показанные на рис. 21А, асимметричны, причем их вершины сдвинуты вправо от средней части шкалы веса жертв. На рис. 21,Б построены кривые для «мирных» видов, бентофагов карпа и леща. В этом случае асимметрия выражена чрезвычайно слабо. Планктофаг—укля дает кривую также асимметричную, но с вершиной, сдвинутой влево (рис. 21,В). У личинок *Macrodytes* кривые имеют особенно резкую асимметрию с вершиной, сдвинутой вправо, как у хищных видов рыб (рис. 21,Г).

Экологический смысл характера асимметрии данных кривых распределения заключается в следующем. Хищники предпочитают пожирать жертв возможно большего размера. В зависимости от конституционных особенностей и других моментов устанавливается предельная величина жертв, которая может служить добычей, а также оптимальные размеры, преимущественно используемые данным животным. Жертвы меньших размеров, естественно, также служат пищевым материалом для этого хищника, но по мере измельчения и, тем самым, отдаления от оптимума эти объекты истребляются с меньшей интенсивностью.

«Мирные» рыбы (бентофаги) также предпочитают потреблять жертвы определенного размера, но по мере отклонения от этой предпочитаемой величины в обе стороны жертвы в одинаковой степени избегаются потребителем, что обуславливает симметричный характер кривой элективности.

<sup>1</sup> Мы пытались пользоваться различными возрастными группами *Daphnia magna*. Оказалось, что влияние на избираемость, оказываемое различными стадиями одного вида, больше, чем видовая избираемость половозрелых особей разных видов.

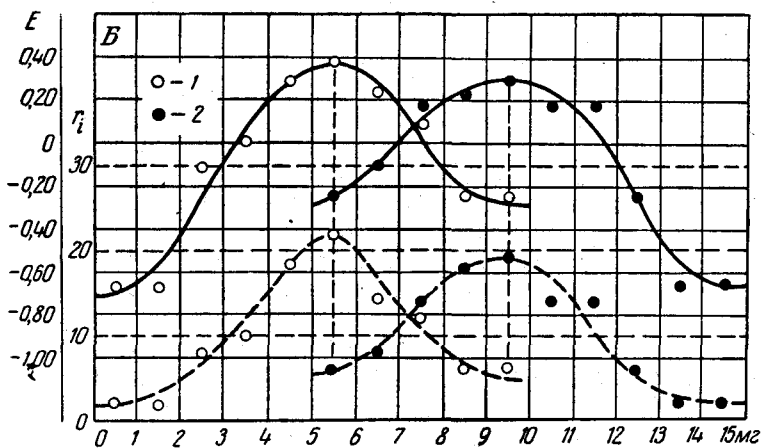
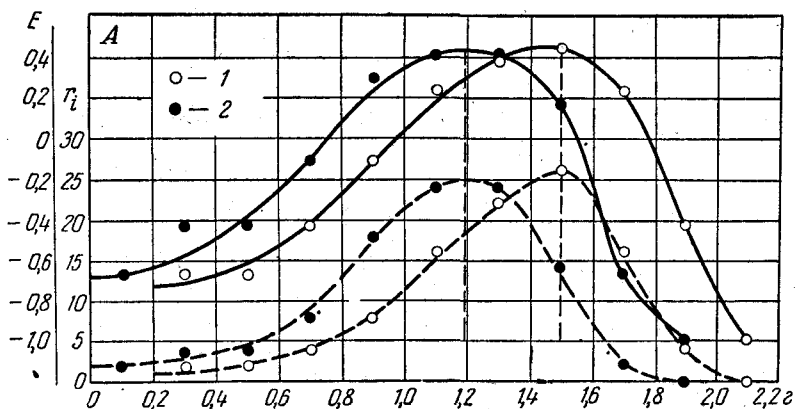


Рис. 21. Влияние размеров жертв на процесс элективности. Сплошная линия изменения показателя элективности ( $E$ ), пунктирная—изменения рациона ( $r_i$ ) в %.

А. 1—щука, питающаяся воблой; 2—окунь, питающийся воблой.

Б. 1—каarp, питающийся личинками хирономид; 2—лещ, питающийся бокоплавами.

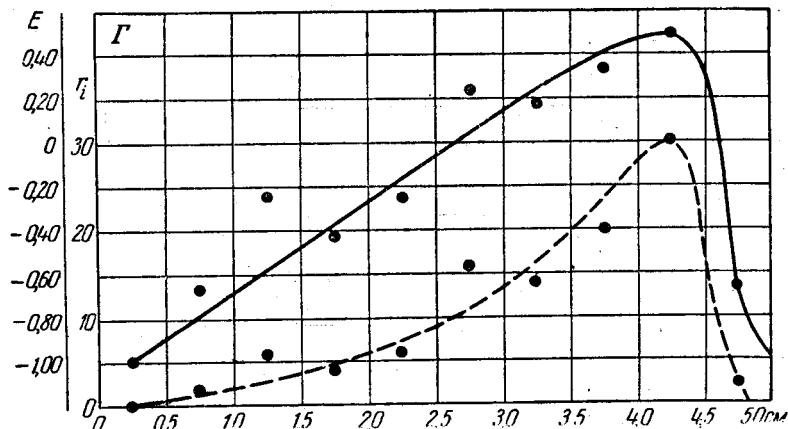
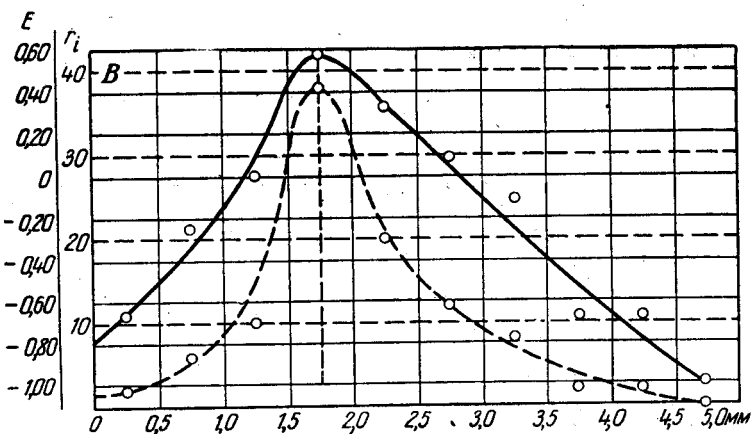


Рис. 21. Влияние размеров жертв на процесс элективности. Сплошная линия изменения показателя элективности ( $E$ ), пунктирная—изменения рациона ( $r_i$ ) в %.

В. Уклея, питающаяся ветвистоусыми ракообразными.  
Г. Личинки жука-плавунца, питающиеся воблой.

## Влияние размеров жертв на процесс элективности

Размерные категории жертв в г . . . . .	0,2-0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	0,8-1,0	1,0-1,2	1,2-1,4	1,4-1,6	1,6-1,8	1,8-2,0	2,0-2,2
Шука, питающаяся воблой { r E	2 -0,67	2 -0,67	4 -0,43	8 -0,11	16 -0,23	22 0,38	26 0,44	16 0,23	4 -0,43	0 1,00
Размерные категории жертв в г . . . . .	<0,2	0,2-0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	0,8-1,0	1,0-1,2	1,2-1,4	1,4-1,6	1,6-1,8	1,8-2,0
Окунь, питающийся воблой { r E	2 -0,67	4 -0,43	4 -0,43	8 -0,11	18 0,29	24 0,41	24 0,41	14 -0,17	2 -0,67	0 -1,00
Размерные категории жертв в мг . . . . .	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10
Карп, питающийся личинками хирономид { r E	2 -0,67	2 -0,67	8 -0,11	10 0	18 0,29	22 0,38	14 0,17	12 0,09	6 -0,25	6 -0,25
Размерные категории жертв в мг . . . . .	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15
Лещ, питающийся бокоплавами { r E	6 -0,25	8 -0,11	14 0,17	16 0,23	18 0,29	14 0,17	14 0,17	6 -0,25	2 -0,67	2 -0,67
Размерные категории жертв в мм . . . . .	0-0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	1,5-2,0	2,0-2,5	2,5-3,0	3,0-3,5	3,5-4,0	4,0-4,5	4,5-5,0
Уклея, питающаяся ветвистыми усьями раками { r E	2 -0,67	6 -0,25	10 0	38 0,58	20 0,33	12 0,09	8 -0,11	2 -0,67	2 -0,67	0 -1,00
Размерные категории жертв в см . . . . .	0-0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	1,5-2,0	2,0-2,5	2,5-3,0	3,0-3,5	3,5-4,0	4,0-4,5	4,5-5,0
Личинка жука-плавунца M. siphonifolius, питающаяся воблой { r E	0 -1,00	2 -0,67	6 -0,25	4 -0,43	6 -0,25	16 0,23	14 0,17	20 0,33	30 0,50	2 -0,67

Планктофаги и, повидимому, в еще большей степени пассивные фильтраторы отбирают в основном материал, отвечающий соответствующим структурным особенностям своего фильтровального аппарата, но, как правило, значительно более дисперсный, чем максимально возможный по размеру частиц для данного хищника. Это обстоятельство приводит к наибольшей элективности в левой части шкалы размеров жертв, тем самым создавая асимметрию противоположного по сравнению с хищными видами характера.

Поскольку направление сдвига и степень асимметрии кривых распределения показателей элективности характеризуют взаимоотношения между хищниками и жертвами, представляет значительный интерес найти количественный способ выражения этой асимметрии.

В статистическом исчислении пользуются двумя показателями асимметрии: мерой асимметрии и показателем «скошенности» Пирсона. Мера асимметрии ( $S$ ) представляет величину, получающуюся от деления третьего центрального момента ( $m_3$ ) на куб основного отклонения ( $\sigma^3$ ), то есть если индивидуальные отклонения обозначить буквой  $\alpha$  и количество произведенных наблюдений —  $n$ , то мера асимметрии будет равна

$$S = \frac{m_3}{\sigma^3} = \frac{\sum \alpha^3}{n \left( \sqrt{\frac{\sum \alpha^2}{n}} \right)^3}$$

Показатель «скошенности» Пирсона мало пригоден для наших целей, ибо он является величиной, характеризующей степень асимметрии, но не отмечающей направления сдвига. Заметим, что при умеренно асимметричных кривых показатель Пирсона равен приблизительно половине абсолютного значения меры асимметрии  $S$ .

Нами вычислены значения меры асимметрии для наших объектов, причем для простоты мы пользовались не величинами элективности, а соответственными значениями рационов. При равном соотношении данных ингредиентов в пищевом комплексе такая подстановка приведет к получению иных значений определяемого показателя, но не изменит порядка и очередности получаемых величин. Полученные данные приведены в табл. 25.

Как видно, порядок величин  $S$  не является достаточно удовлетворительным для характеристики изученной зависимости. Особенно резко это выделяется при сравнении, с одной стороны, значений  $S$  для хищных видов и, с другой, — хищных и уклей. Явно большая асимметрия для щуки дает  $S$  равным минус 0,60, тогда как для окуня она равна минус 0,993. Крайне резко выраженная асимметрия для личинок *Macrodytes* составляет минус 0,664. Степень асимметрии для уклей не меньше, чем для окуня, хотя и противоположно направленная, имеет показатель втрое меньший по своему абсолютному значению.

Величины третьих центральных моментов ( $m_3$ ), основных отклонений ( $\sigma$ ) средних ( $\bar{x}$ ) и оптимальных ( $m_1$ ) величин жертв и показателей асимметрии ( $S_r$  и  $\chi_E$ ) для различных серий опытов, приведенных в табл. 24

Потребитель	Жертва	$m_3$	$\sigma_r$	$\bar{x}_r$	$m_r$	$S_r$	$\chi_E$
Щука	Вобла в г	-0,0243	0,342	1,32	1,50	-0,608	0,295
	Окунь	Вобла в г	-0,0409	0,345	1,07	1,20	-0,993
Карп	Личинки хирономид в мг	-0,360	2,059	5,44	5,50	-0,041	0,001
	Лещ	Бокоплав в мг	-0,620	2,112	9,36	9,50	-0,066
Уклея	Ветвистосусые рачки в мг	0,1823	0,776	2,04	1,75	0,390	-0,210
	M. circumflexus	Вобла в см	-0,664	0,975	3,30	4,25	-0,664

Причина этого несоответствия заключается, во-первых, в том, что асимметрия здесь рассматривается по отклонениям отдельных случаев от средней величины жертв, но не от оптимального размера последних и, во-вторых, по степени индивидуальных отклонений, где особенно большое значение приобретают крайне немногочисленные случаи, как правило, подверженные большим случайностям. При ограниченном же количестве измерений эти крайние отклонения могут весьма сильно исказить истинное положение вещей.

Приведенные соображения заставили нас предложить здесь иной способ количественного выражения степени и характера асимметрии. Сущность его заключается в следующем.

Если элективность является функцией размеров жертв ( $m$ ), т. е.  $E=f(m)$ , степень асимметрии ( $\chi$ ) можно выразить уравнением

$$\chi_E = \frac{\int_{m_0}^{m_1} f(m) dm - \int_{m_1}^m f(m) dm}{m - m_0},$$

где  $m_0$ ,  $m_1$  и  $m$  — соответственно минимальный, оптимальный и максимальный размеры истребляемых данным хищником жертв.

Сущность этой формулы заключается в том, что площадь, ограниченную данной кривой распределения, мы рассматриваем состоящей из двух частей, причем линией, делящей ее, является величина элективности для излюбленного (оптимального) размера жертв, соответствующего моде (точка  $m_1$ ). Каждая часть общей площади выражается интегралом в соответствующих пре-

делах. Разность этих интегралов дает величину асимметрии в абсолютных числах, зависящих от масштаба и принятых единиц измерения. Чтобы избавиться от этого неудобства и получить показатель отвлеченного характера, полученную разность делят на величину всей амплитуды размеров жертв.

Таким образом, полученные показатели являются характеристикой истинной асимметрии кривых, причем сдвиг вправо (у хищных видов) дает положительные величины, сдвиг влево (у планктофагов) — отрицательные. Весьма несложен и сам процесс вычисления значений  $\chi$  графическим способом интегрирования.

В табл. 25 последняя графа представляет показатели асимметрии, вычисленные по предлагаемому способу. Совершенно очевидно, что они больше выявляют биологический смысл явления, чем показатели  $S$ .

В том случае, если требуется выразить характер асимметрии для кривых распределения не отвлеченной величины, каковой, в частности, является показатель элективности  $E$ , но в каких-либо именованных числах (например элементах рациона  $r$ ), то в знаменатель формулы следует ввести соответствующую абсолютную величину, чтобы элиминировать получающееся в этом случае неудобство. Так для показателя асимметрии кривой распределения элемента рациона  $r$  формула приобретает вид

$$\chi_r = \frac{\int_{m_0}^{m_1} f(m) dm - \int_{m_1}^m f(m) dm}{r(m - m_0)}$$

Применение показателя  $\chi$  позволяет оценить природу одного из существенных элементов взаимоотношения между хищником и жертвами.

Как следует из наших материалов, существует и иной подход к количественному выражению природы того же явления. Из анализа полученных данных следует, что чем активнее хищник, чем специфически хищнические тенденции у него выражены ярче, тем оптимальный размер жертв относительно увеличивается. Наоборот, чем более «мирным» является данное животное, тем выше становится предпочитаемая степень дисперсности пищи. Следовательно, наиболее типичной особенностью хищника являются относительные размеры его жертв, или, другими словами, количественной характеристикой степени «хищности» является отношение оптимального размера жертвы к величине хищника. Подчеркиваем, что биологически более правильно пользоваться величиной, соответствующей моде, но не средней величиной.

Таким образом, если искомую характеристику степени активности хищника — фактор хищности — обозначить символом  $\xi$ , то получим



$$\xi = \frac{\text{оптимальный размер жертвы (мола)}}{\text{размер хищника}}$$

Пользуясь указанным отношением, вычислены величины для наших объектов:

Шуки . . . . .	$\xi = 32 \cdot 10^{-2}$
Окуня . . . . .	$\xi = 18 \cdot 10^{-2}$
Карпа . . . . .	$\xi = 13 \cdot 10^{-4}$
Леща . . . . .	$\xi = 19 \cdot 10^{-4}$
Уклейки . . . . .	$\xi = 38 \cdot 10^{-5}$
Macrodytes . . . . .	$\xi = 65 \cdot 10^{-2}$

Нам кажется, что предлагаемые два типа количественного выражения взаимоотношений хищника и жертв по принципу соотношения их размеров достаточно точно и полно характеризуют природу интересующих нас отношений. Кроме того, порядок величин  $\xi$  может служить вообще мерой хищности любого вида и даже основанием отнесения некоторого вида к «хищным» или «мирным» животным, что, как известно, далеко не всегда является бесспорным положением.

### ВЛИЯНИЕ ПОДВИЖНОСТИ ЖЕРТВ НА ПРОЦЕСС ЭЛЕКТИВНОСТИ

Фактор подвижности пищевых объектов во многом сходен с действием соотношения размеров жертв и хищника, рассмотренным в предыдущем разделе. Следует отметить, что простое соотношение скоростей движения обоих звеньев пищевой пары далеко не всегда является величиной, характеризующей природу их отношений, так как успешность охоты зачастую зависит от способа ее осуществления, но не непосредственно от подвижности хищника.

Вообще, в чистом виде, соотношение скорости движения хищника и жертвы определяет успешность охоты, а отсюда и распределение величин элективности лишь в том случае, когда хищник ловит добычу после более или менее длительного преследования. В этом смысле известный пример Дарвина о волках и оленях является классическим.

Определение скоростей движения животных, в частности рыб, представляет значительные технические трудности. Мы применяли методику, разработанную Илсоном [92] видоизмененную Мартинсеном [53] и нами. Принцип ее заключается в том, что в особом О-образном кольцевом бассейне создавали круговое течение необходимой скорости. Рыба, как правило, стремится преодолеть это течение, двигаясь против него. Предельная скорость течения, которой могут противостоять рыбы, служила критерием скорости движения рыбы.

Этот метод дает лишь относительное представление о подвижности жертв, ибо скорость, которая может быть достигнута спасающейся или охотящейся рыбой (в момент «броска»), без сом-

нения; много выше, чем скорость, регистрируемая нашим прибором.

В качестве жертв в первой серии опытов мы пользовались представителями не различных видов, а одного вида, причем подвижность животных изменялась ампутацией частей или всего хвостового плавника. Затем (через двое или трое суток после операции) различные группы жертв проходили контрольное испытание в описанном приборе.

Таблица 26

Зависимость процесса элективности от скорости движения ( $v$  в см/сек) жертвы (воблы) для различных хищников

Хищник	$v_1=105$		$v_2=90$		$v_3=70$		$v_4=40$	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$
Щука . . . . .	18	-0,16	24	-0,02	26	0,02	32	0,12
Окунь . . . . .	16	-0,22	18	-0,16	28	0,06	38	0,21
<i>M. circumflexus</i> . .	12	-0,35	10	-0,43	18	-0,16	60	0,41

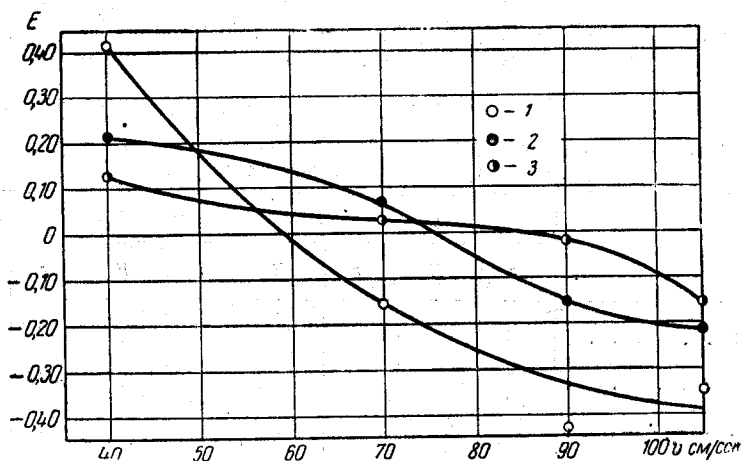


Рис. 22. Влияние подвижности жертвы (воблы) на процесс элективности:

1—у *M. circumflexus*; 2—у окуня, 3—у щуки.

Первая серия опытов заключалась в том, что 4 группы молодки воблы (размером 3,8—3,4 см) служили пищевым материалом для хищников: в первом случае — для щуки, во втором — для окуня и в третьем — для личинок *Macrodytes circumflexus*.

Во всех случаях (табл. 26, рис. 22) по мере уменьшения скорости движения жертв их избираемость увеличивается. Наиболее

характерной особенностью этого явления будет то, что темп нарастания элективности для разных хищников, в зависимости от характера охоты, весьма различен. Для щуки кривая наиболее отлогая, т. е. для этого хищника скорость движения жертв не является особенно существенным фактором. Для окуня зависимость степени элективности от скорости жертв проявляется более резко. Наконец, для *Macrodytes* — степень подвижности жертв целиком определяет значение показателя  $E$ . Эти различия определяются тем, что щука ловит свою жертву резким и очень быстрым броском и в этом случае, естественно, скорость движения жертвы не играет существенной роли. Окунь бросается открыто за жертвой, стараясь поймать ее. В этом случае у жертвы имеются шансы спастись при достаточной степени подвижности. Личинки *Macrodytes*, по крайней мере в условии эксперимента, где не существуют какие-либо укрытия, открыто преследуют добычу, причем скорость движения личинок, как правило, ниже скорости рыб.

Последнее обстоятельство объясняет факт особенно высоких значений  $E$  при минимальной подвижности рыбок.

Для проверки эффективности фактора подвижности была поставлена вторая серия опытов, где жертвами являлись представители различных видов: укляя, карп, линь и вобла, причем последняя в результате ампутации (как и в предыдущем случае) хвостового плавника теряла большую или меньшую степень подвижности.

Таблица 27

Зависимость процесса элективности у щуки от скорости движения ( $v$  в см/сек) воблы в присутствии других жертв

Пищевой объект	$v_1=100$		$v_2=80$		$v_3=65$		$v_4=35$	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$F$	$r$	$E$
Укляя . . . . .	18	-0,16	14	-0,28	14	-0,28	12	-0,35
Вобла . . . . .	22	-0,06	26	0,02	28	0,06	34	0,15
Карп . . . . .	26	0,02	28	0,06	22	-0,06	26	0,02
Линь . . . . .	34	0,15	32	0,12	36	0,18	28	0,06

В табл. 27 величины скоростей движения ( $v$ ) даны только для воблы, скорости же жертв других видов во всех опытах серии оставались постоянными. В качестве хищников использовались щуки.

Скорость движения отдельных особей воблы (рис. 23) не только изменяет величины  $E$  для отдельных групп испытуемых рыб, но и само положение воблы среди других жертв в отношении избираемости зависит от ее подвижности. Неповрежденная

вобла по степени элективности занимает третье место. По мере снижения скорости движения этот вид переходит на второе, а затем на первое место, становясь преобладающим в рационе хищника.

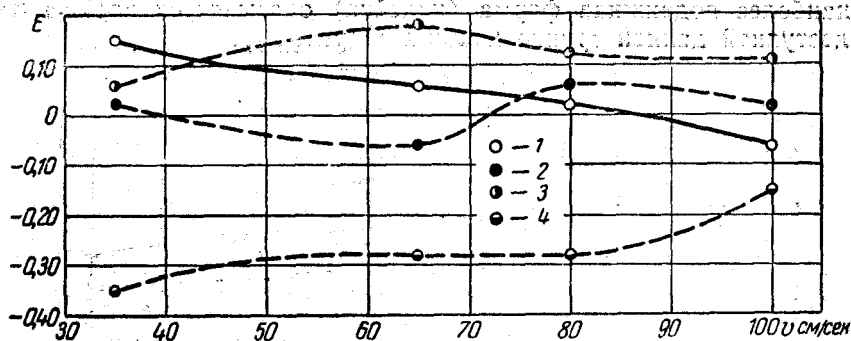


Рис. 23. Влияние изменения подвижности одной из жертв (воблы) на процесс элективности у щуки:

1-вобла; 2-каarp; 3-лннь; 4-укляя; v-скорость воблы; E-показатель элективности.

Чтобы подтвердить, что причиной этих смещений является фактор подвижности, но не просто травма, наносимая во время ампутации хвостового плавника, были поставлены опыты иного типа, где изменялась не скорость движения жертв, но скорость движения хищников (щуки). Правда, в этих опытах мы не могли определить скорость движения щук тем же методом, какой использовали для других видов рыб, так как молодые щуки не пытаются преодолеть течение и, как правило, идут по течению. Поэтому мы приняли исходную скорость этих хищников за 100%, по мере же ампутации части или целого плавника, по аналогии с другими видами, считали, что она снижается до 80—85%, затем до 65% и, наконец, до 35%.

Таблица 28

Зависимость процесса элективности от скорости движения (v в %) хищника (щука).

Пищевой объект	v <sub>1</sub> =100		v <sub>2</sub> =85-80		v <sub>3</sub> =65		v <sub>4</sub> =35	
	r	E	r	E	r	E	r	E
Укляя	18	-0,16	12	-0,35	4	-0,72	0	-1,00
Вобла	22	-0,06	20	-0,11	14	-0,28	12	-0,35
Карп	26	0,02	28	0,06	32	0,12	32	0,12
Лннь	34	0,15	40	0,25	50	0,33	56	0,38

Из данных табл. 28, где сведены относящиеся сюда цифры, следует, что по мере снижения подвижности хищника, избираемость медленно движущихся форм (линей) возрастает, избираемость же быстро движущихся объектов уменьшается, причем наиболее подвижная форма (уклейка) оказывается вообще недоступной данной группе хищников (рис. 24).

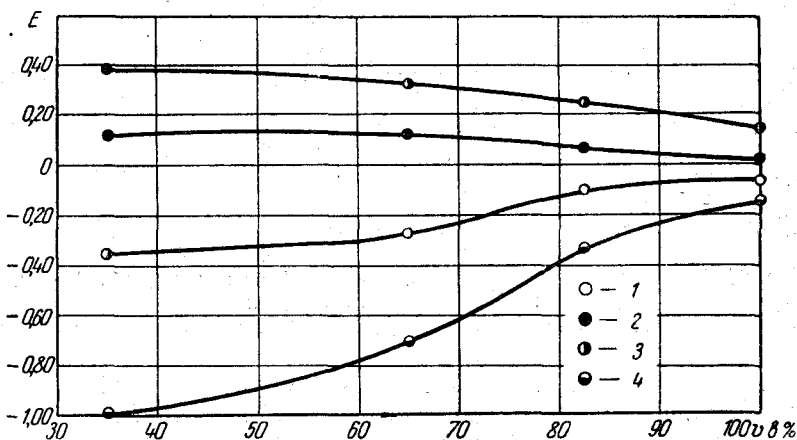


Рис. 24. Влияние подвижности ( $v$ ) хищника (щуки) на процесс элективности:  
1—вобла; 2—каarp; 3—линь; 4—уклейка.

Если сопоставить скорости движения различных жертв одного хищника (в данном случае щуки) и величины  $E$ , то мы получим следующий ряд цифр:

для уклен . . . . .	$v = 120 \pm 10$ см/сек	$E = -0,16$
„ воблы . . . . .	$v = 100 \pm 5$ „	$E = -0,06$
„ карпа . . . . .	$v = 90 \pm 10$ „	$E = 0,02$
„ линия . . . . .	$v = 60 \pm 10$ „	$E = 0,15$

Данный ряд дает почти прямолинейную зависимость (рис. 25), что служит весьма убедительным подтверждением объективности найденных положений.

Попытка повторить те же опыты на другом материале, в частности, на уклее, питающейся *Daphnia pulex*, не увенчалась успехом. При ампутировании антенн у *Daphnia pulex* мы получили качественное изменение избираемости.

Так, для контроля (целые антенны) имеем  $r=31\%$ ,  $E=-0,23$ ; для оперированных особей  $-r=69\%$ ,  $E=0,18$ . Определить же количественно скорость движения *Daphnia* нам с достаточной

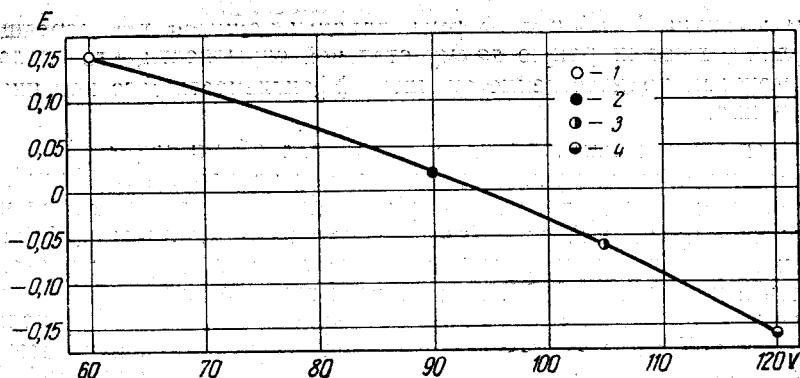


Рис. 25. Зависимость показателей элективности от подвижности жертв различных видов:  
1—линь; 2—вобла; 3—каarp; 4—укляя.

точностью не удалось. В частности, не оправдала себя методика, применяемая Фоксоном [100] и Лукьяновой [50])<sup>1</sup>.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ И НАЛИЧИЕ УБЕЖИЩА

Существенным элементом доступности тех или иных жертв является степень укрытия данного животного в каком-либо убежище. Как правило, в каждом комплексе пищевых форм, находящихся в естественных условиях, некоторые виды или даже отдельные индивидуумы занимают совершенно различные места в смысле надежности их укрытия, тем самым определяя вероятность истребления их хищниками.

Для водных животных, служащих пищей другим водным животным, в частности, рыбам, можно наметить следующие четыре основных типа использования убежищ:

- 1) закапывание в грунт;
- 2) различного рода защитные сооружения (чехлики, трубки и пр.);
- 3) уход в щели и ниши какого-либо твердого субстрата;
- 4) минирование растений и другое активное внедрение в твердый субстрат.

Все эти формы скрытности достаточно широко распространены среди самых разнообразных представителей как морской, так и пресноводной фауны.

Предельно выраженным случаем влияния убежища на элективность по отношению к какой-либо группе является полная невозможность хищника добыть данный вид жертв. Как правило к этой группе относятся животные, пользующиеся четвертым ти-

<sup>1</sup> Этот автор, сравнивая скорости движения Cladocera и Copepoda, обнаружила прямолинейную связь с температурой. Этот вывод весьма сомнителен и противоречит полученным нами цифрам.

пом убежищ. Наоборот, формы, закапывающиеся или строящие чехлики, дают широкую гамму степеней скрытности, что делает возможным количественно оценить эффективность того или иного убежища.

Мы экспериментировали с двумя способами укрытий: с закапыванием личинок хирономид в грунт на разные глубины и с размерами чехликов личинок ручейников. В последнем случае получить некоторый ряд постепенно изменяющихся убежищ (чехликов) оказалось трудным, поэтому мы определяли элективность в комплексе, состоящем из трех групп личинок ручейников *Phygadeaon*. К первой группе принадлежали личинки в целых чехликах. К третьей группе — вообще без чехликов и ко второй группе — личинки с чехликами, построенными примерно на 50%. Размеры всех личинок были одинаковы. В качестве хищников были карпы, окуни и лини. Размеры и состав рационов определяли непосредственными наблюдениями.

Таблица 29

Влияние убежища (размеров и наличия чехлика у личинок ручейников *Phygadeaon*) на процесс элективности

Хищник	I группа (целый чехлик)		II группа (чехлик построен наполовину)		III группа (без чехликов)	
	r	F	r	F	r	F
Карп . . .	8	-0,61	32	-0,01	60	0,27
Окунь . .	0	-1,00	12	-0,47	88	0,45
Линь . . .	4	-0,78	20	-0,25	76	0,39

Из результатов этих опытов (табл. 29 и рис. 26) видно, что элективность по принципу большей или меньшей скрытности осуществляется очень четко для хищников различных видов. Интенсивность реакции на одно и то же убежище у различных хищников не одинакова. Ярче всего она выражена у окуня, для которого личинки с целыми чехликами оказываются вообще недоступными. В меньшей степени избираемость зависит от данного типа убежищ у линя и в еще меньшей степени у карпа. Все же, как это следует из приведенных материалов, указанная разница не столь велика, чтобы говорить о принципиально различном отношении разных хищников к данному типу убежищ.

Опыты с личинками хирономид ставились по типу опытов, описанных Суеговым [67]. Техника постановки их заключалась в том, что личинки фиксировались шелковинками в определен-

ных горизонтах ила (в аквариуме) и после некоторого периода питания этими личинками тех или иных видов рыб подсчитывали количество несъеденных личинок. Фиксировались личинки на по-

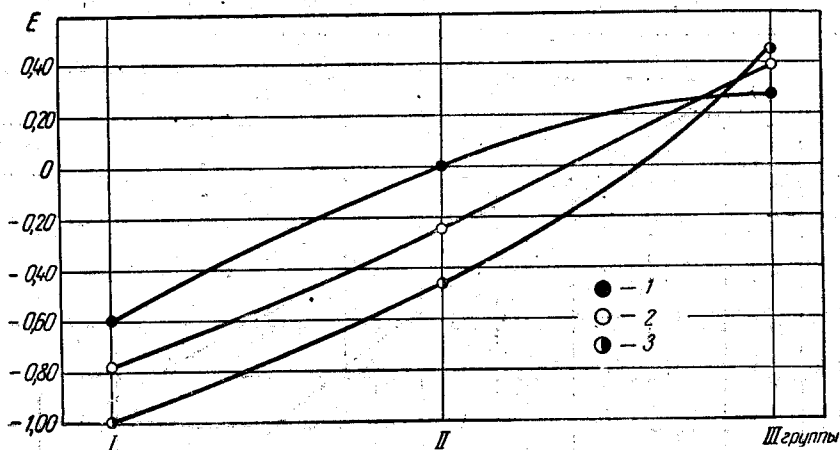


Рис. 26. Зависимость элективности ( $E$ ) личинок ручейников от размеров и наличия чехлика. I группа — целый чехлик, II группа — недостроенный на 50%, III группа — личинки лишены чехлика:

1—карпы; 2—лини; 3—окуни.

верхности ила (прикрытые слоем в 2—3 мм) и на глубинах в 2, 4, 7 и 10 см от поверхности грунта. Хищниками служили карпы, лещи и лини (табл. 30, рис. 27).

Таблица 30

Влияние убежищ (глубины закапывания личинок хирономид) на процесс элективности

$a$  — глубина закапывания,  $r$  — рацион.  $E$  — показатель элективности

Хищник	$a = 0$ см		$a = 2$ см		$a = 4$ см		$a = 7$ см		$a = 10$ см	
	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$	$r$	$E$
Карп . .	44	0,38	28	0,17	20	0	8	-0,43	0	-1,0
Лещ . .	68	0,54	32	0,23	0	-1,00	0	-1,00	0	-1,0
Линь . .	64	0,52	24	0,09	12	-0,25	0	-1,00	0	-1,0

И в этих опытах наблюдается зависимость, аналогичная предыдущему случаю: по мере увеличения толщины грунта избирательность в той или иной степени падает. Для разных видов хищников степень влияния глубины закапывания личинок варьи-



рует в некоторых пределах, причем границы, вообще доступные тому или иному подопытному виду рыб, колеблются весьма сильно. Так для лещей в условиях опыта личинки хирономид становились недоступными на глубине 4 см, для линей — на глубине 7 см и для карпов — на глубине 10 см.

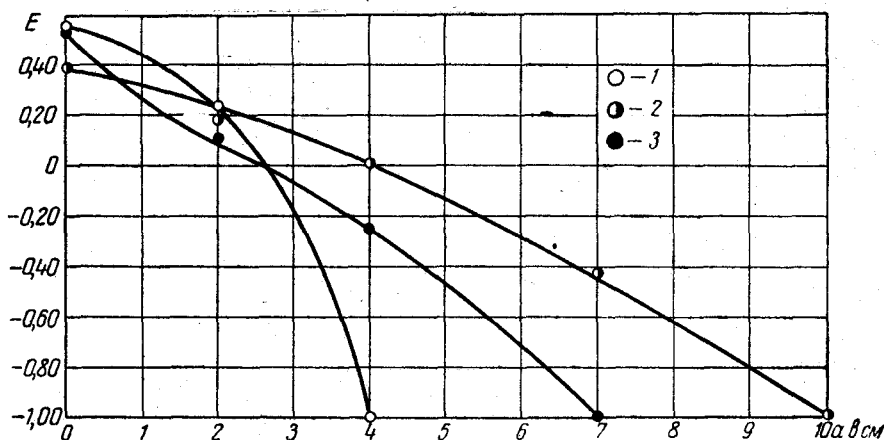


Рис. 27. Зависимость элективности (E) личинок хирономид от глубины их закапывания (a):

1—лещи; 2—карпы; 3—лини.

Аналогичный порядок в распределении бентофагов по способности проникать в толщу ила констатировал Суетов, причем им же было отмечено несоответствие этих данных с практикой рыбоводов, стремящихся путем подсадки в карповые пруды линей использовать, якобы недоступные для карпов, глубоководокапывающиеся пищевые формы.

### КОНСТИТУЦИОНАЛЬНАЯ ЗАЩИЩЕННОСТЬ ЖЕРТВ И ЭЛЕКТИВНОСТЬ

Разграничить действие на элективность казалось бы столь принципиально различных факторов, как конституциональная защищенность жертв и их доступность, для того или иного вида хищников не всегда представляется возможным. Все многообразие различных форм конституциональной защищенности жертв можно подразделить на следующие основные группы:

- 1) крепость наружных покровов и наличие вооружения;
- 2) защитная окраска;
- 3) ядовитость;
- 4) размеры;
- 5) быстрота движений.

Если эти группы и не охватывают всех без исключения форм конституциональной защищенности, то подавляющее большинство

во примеров, во всяком случае среди водных животных, хорошо укладывается в эту схему.

К первой группе форм защиты мы относим наличие раковины, хитиновых покровов, колючек<sup>1</sup> и пр. Всякого родадомики, чехлики и другие сооружения, не являющиеся частью тела данного животного, мы рассматриваем как убежища.

Вторая группа средств защиты — покровительственная окраска; не требует пояснений. Заметим лишь, что специфические условия водной среды, с одной стороны, могут значительно снизить значение этого способа защиты (например, для инфауны или глубоководных форм), с другой — в воде получил широкое распространение особый случай защитной окраски — прозрачность тела животного.

Под ядовитостью мы подразумеваем как наличие в теле жертвы каких-либо веществ токсического характера, так и присутствие продуктов, действующих отталкивающе на хищника (неприятный запах, вкус и пр.). В этом случае действие данного фактора переплетается с моментом «предпочтения», оказываемого хищником тому или иному виду жертвы, — вопросом весьма трудным для объективного изучения. В качестве примера можно указать на широко известный факт явного избегания рыбами *Hydracarina*, несмотря на их высокую доступность. Вместе с тем, известны случаи, когда в рационе рыб *Hydracarina* приобретали господствующее положение [66].

Подобные примеры могут быть преумножены. Известно, например [122], что форель из числа одинаково доступных и достаточно обильных поденок, которыми она охотно питается, полностью избегает брать *Heptagenia sulfurea* и *Leptophlebia marginata*. Насколько быстро рыбы привыкают избегать неприятные им пищевые объекты, явствует из опытов Рейгарда [133]. Этот автор, экспериментируя с хищником *Lutianus griseus* и рыбами *Atherina laticeps*, которыми первый вид обычно питается, часть жертв окрашивал и вкладывал им в рот жгучие щупальцы актиний. Хищники очень быстро привыкали избегать окрашенных особей, причем в среднем на каждого хищника пришлось немногим больше одной пробы, чтобы они «запомнили» неприятный эффект и перестали брать окрашенных особей. Не брали они их и тогда, когда щупальцы актиний уже не применялись. Данное свойство стойко сохранялось в течение 20 дней, то есть до прекращения опыта. Быстроту образования временной связи в данном случае можно считать исключительной.

Факторам величины и подвижности жертв посвящены специальные разделы настоящей работы. Оба эти момента являются особенно показательным примером условности нашей классифи-

<sup>1</sup> Представляет интерес в этом отношении тщательное изучение Лишевым [48] влияния, оказываемого на избираемость амурскими хищниками различно вооруженных (колючками, острыми лучами плавников и т. д.) рыб.

кации факторов, определяющих интенсивность и направление элективности.

Экспериментальной проверке подвергались две первых группы факторов. Влияние наружных покровов было проанализировано на одном виде жертв, ибо при использовании различных животных появлялась опасность внести другие осложняющие влияния.

Подопытными пищевыми объектами служили 4 специально выращенные популяции *Limnaea ovata*, причем 1-я популяция содержалась в воде со следами кальция, 2-я — с концентрацией СаО в воде 3 мг/л, 3-я — с концентрацией СаО 25 мг/л, 4-я — с концентрацией СаО 100 мг/л<sup>1</sup>.

В результате у моллюсков первой популяции раковины ломались даже при незначительном надавливании. У моллюсков второй популяции раковина была плотнее, но все же ненормально тонкая, раковины моллюсков двух последних популяций мало отличались друг от друга. Естественно, что для опытов были отобраны моллюски равной величины.

В качестве хищников были карпы, вобла и окуни. Размеры рыб колебались в пределах 7—9 см, размер моллюсков — около 6—7 мм.

Избираемость по принципу крепости раковины пищевых моллюсков (табл. 31) проявляется для разных хищников неодинаково. Карпы выбирали преимущественно представителей 1-й популяции, в значительно меньшей степени представителей 2-й, а особей 3 и 4-й популяций — лишь единичные экземпляры.

Таблица 31

Влияние толщины раковины *Limnaea ovata* на процесс элективности

Хищник	1-я популяция		2-я популяция		3-я популяция		4-я популяция	
	r	E	r	E	r	E	r	E
Карп . . . . .	68	0,46	26	0,02	2	-0,85	4	-0,72
Вобла . . . . .	46	0,30	32	0,12	12	-0,35	10	-0,43
Окунь . . . . .	28	0,06	24	-0,02	26	0,02	22	-0,06

Та же тенденция наблюдалась и для воблы, однако, более сглаженная: особи 1-й популяции имели подавляющее превосходство в составе пищи этих рыб, с другой стороны, моллюски пос-

<sup>1</sup> Известно, что моллюски для построения раковины используют кальций, содержащийся в пище, но не растворенный в воде [103]. В наших опытах они, очевидно, усваивали кальций из водорослевых обрастаний на стенках аквариума.

ледных популяций уже не являлись теми случайными элементами рациона, как в предыдущем случае.

Окунь одинаково охотно поедает моллюсков всех популяций, не отдавая заметного предпочтения ни одной из них.

Приведенные результаты не могут претендовать на разрешение вопроса. Однако факт более активного потребления животных, обладающих сравнительно слабыми внешними покровами, не вызывает сомнений, по крайней мере, в отношении некоторых рыб. Вместе с тем неравномерное влияние этого фактора на разных хищников свидетельствует о наличии определенных норм защищенности, способных оказывать достаточно эффективное воздействие на данного хищника.

Опыты по влиянию на элективность защитной окраски ставились с двумя формами личинок хирономид: *Chironomus* — интенсивно красного цвета и *Peloria* — бледнозеленого. Размеры обеих форм были одинаковыми. Смешанные в равной пропорции личинки равномерно распределялись на стеклянном дне аквариума, под которым был положен красный (тон *Chironomus*), зеленый (тон *Peloria*) или белый фон. Для контроля действительности данного фактора опыты были поставлены как при достаточно ярком, рассеянном освещении, так и в полной темноте. Кроме того, те же опыты были повторены с ослепленными рыбами. Хищниками служили карпы, воблы и уклейки.

Результаты опытов приведены в табл. 32. Первый вывод, с несомненностью вытекающий из приведенных данных, заключается в том, что защитная окраска является весьма активным фактором элективного истребления особей определенно окрашенного вида. Вместе с тем, не менее очевидно также и то, что этот отбор связан именно со зрительным восприятием объекта, так как наиболее интенсивно он проявлен у планктофага — уклеи и наименее четко у карпа, отбирающего пищевой материал в основном при помощи вкусовых и, может быть, осязательных рецепторов [154].

Этот же вывод подтверждается также опытами с ослепленными рыбами и опытами в темноте. Относительно последних следует заметить, что в темноте рыба питается вообще хуже, по сравнению даже с ослепленными особями. Причина этого явления непонятна, но результатом пониженных рационов явилась большая пестрота цифр.

Примененный красный фон лучше маскирует личинок *Chironomus*, чем зеленый — *Peloria*. Весьма вероятно, что визуальный подбор фона без соответствующего спектрального контроля в отношении зеленого фона оказался менее удачным, чем в отношении красного. На белом же фоне *Chironomus* заметнее, что и приводит к их более высокой элективности.

Поставленные опыты отличаются некоторой искусственностью. Обе неподопытные группы хирономид закапываются в грунт. Следовательно, их природная окраска в естественных условиях не

Влияние защитной окраски на процесс элективности

Хищник	Характер опытов	Белый фон				Красный фон				Зеленый фон			
		Chironomus		Pelopia		Chironomus		Pelopia		Chironomus		Pelopia	
		r	E	r	E	r	E	r	E	r	E	r	E
Карп	Норма	48	-0,02	52	0,02	36	-0,16	64	0,12	59	0,08	41	-0,10
	Затемненный	44	-0,06	56	0,06	52	0,02	48	-0,02	46	-0,04	54	0,04
Вобла	Ослепленный	53	0,03	47	-0,03	43	-0,08	57	0,07	50	0	50	0
	Норма	54	0,04	46	-0,04	24	0,35	76	0,21	72	0,20	28	-0,28
	Затемненный	48	-0,02	52	0,02	42	-0,09	58	0,08	60	0,09	40	-0,11
	Ослепленный	53	0,03	47	-0,03	46	-0,04	54	0,04	51	0,01	49	-0,01
Уклея	Норма	59	0,08	41	-0,10	6	-0,79	94	0,30	84	0,25	16	-0,52
	Затемненный	39	-0,12	61	0,10	45	-0,05	55	0,05	53	0,03	47	-0,03
	Ослепленный	54	0,04	46	-0,04	59	0,08	41	-0,10	43	-0,08	57	0,07

играет никакой роли в процессе элективного истребления. Тем не менее мы полагаем, что нашими опытами утверждается значение и в экспериментальных условиях эффективности защитной окраски при соответствующих условиях. Если же интенсивность этого процесса в нашем случае оказалась ниже, чем у Чеснола или Гариссона<sup>1</sup> в природной обстановке, то следует иметь в виду, что указанные авторы имели дело с птицами в роли хищников, т. е. с животными, обладающими острыми зрительными восприятиями.

Значение цвета жертв в элективном питании рыб очень четко проявлено в опытах Сэмнера [143], который длительное время выдерживал рыбок *Gambusia patruelis* в темных и светлых сосудах и в результате получил две группы с устойчивой более светлой и почти черной окраской. Затем этих рыбок поместил в равном соотношении в светлые и темные бассейны, где их поедал хищник *Aromotis cyanellus*. Пересчитав данные Сэмнера, по нашему методу получили показатель элективности (E) в светлом бассейне для «белых» жертв — 0,19, для «черных» + 0,14; в темном бассейне для «черных» рыбок — 0,39, для «белых» + 0,22. При суммировании всех данных Сэмнера элективность для «приспособленных» по окраске жертв составила — 0,22, для «неприспособленных» + 0,15.

<sup>1</sup> Цитирую по Холдену [108]. Многочисленные факты влияния окраски на избирательное уничтожение хищниками сведены Коттом [43].

Заметим, что избирательное значение окраски рыб хорошо известно рыболовам-спортсменам. Паультон [131] писал, что хищные рыбы охотно берут наживку (мелкую рыбу), пока она не изменила свою окраску и не «приспособилась» к окружающему фону.

### ЗАВИСИМОСТЬ ЭЛЕКТИВНОСТИ ОТ ХАРАКТЕРА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИЩИ

Выше разобрана закономерность, определяющая интенсивность питания в зависимости от степени неравномерности распределения пищи, т. е. большей или меньшей агрегатности последней. Логическим продолжением исследования данной зависимости явились опыты, поставленные с целью выяснения влияния, оказываемого степенью агрегатности, на интенсивность и направленность процесса элективности.

Опыты ставились в больших кюветах (примерно  $70 \times 80$  см), при слое воды 4—5 см и слое ила 5—7 мм. Подопытными объектами служили сеголетки сазана размером от 3,5 до 6 см. В каждом опыте, как правило, участвовало 5 экземпляров. Кормовым материалом являлись: личинки хирономид, которых, чтобы не нарушать характера распределения, удерживали на месте при помощи тонких шелковинок, не мешающих, однако, рыбам заглатывать их, бокоплав, убитые перед началом опыта нагреванием, мелкие экземпляры дрейссены и неживой корм — денатурированная нагреванием и освобожденная от соединительнотканых прослоек икра осетровых.

Во всех случаях соотношение отдельных компонентов пищи было равным. Агрегатность достигалась размещением необходимого компонента или всего комплекса в виде одного концентрического скопления с максимальной плотностью в центре и постепенным уменьшением по направлению к периферии. Величину показателя в каждом случае находили эмпирически, путем учета плотности пищевого материала на 56 площадках, размером  $100 \text{ см}^2$  каждая.

Каждый опыт продолжался 2 часа, после чего рыбок вскрывали и анализировали содержимое кишечника. Предварительно было установлено, что при температуре  $19-20^\circ$  в течение двух часов не происходит разрушения отдельных пищевых объектов до такой степени, когда они могут оказаться неучтенными.

Перед каждым опытом подопытные сазаны не питались в течение 20—24 часов.

Первая часть опытов была поставлена с целью определить влияние неравномерного распределения пищи на степень избирательности тех или иных пищевых объектов при одинаковой неоднородности распределения последних. Пищевой материал в этой части размещался таким образом, что вся агрегация представляла смесь различных компонентов, причем отдельные участки

агрегации, хотя отличались по абсолютной плотности населения от других, но имели равные количества различных объектов. Средняя плотность во всех опытах была одинаковой.

Результаты этой серии опытов даны в табл. 33 и на рис. 28.

Таблица 33

Влияние степени неравномерности распределения пищи ( $\zeta$ ) на элективность ( $E$ ) при одинаковой степени неравномерности для всех видов пищи

Вид пищи	$\zeta=0$		$\zeta=1,75$		$\zeta=3,59$		$\zeta=5,79$		$\zeta=8,14$	
	r%	E	r%	E	r%	E	r%	E	r%	E
Личинки хирономид . . . . .	41	0,24	48	0,32	55	0,38	62	0,43	69	0,47
Бокоплавы . . . . .	26	0,02	26	0,02	25	0	26	0,02	24	-0,02
Неживой корм . . . . .	22	-0,06	18	-0,16	14	-0,28	8	-0,52	4	-0,72
Дрейссены . . . . .	11	-0,39	8	-0,52	6	-0,61	4	-0,72	3	-0,79

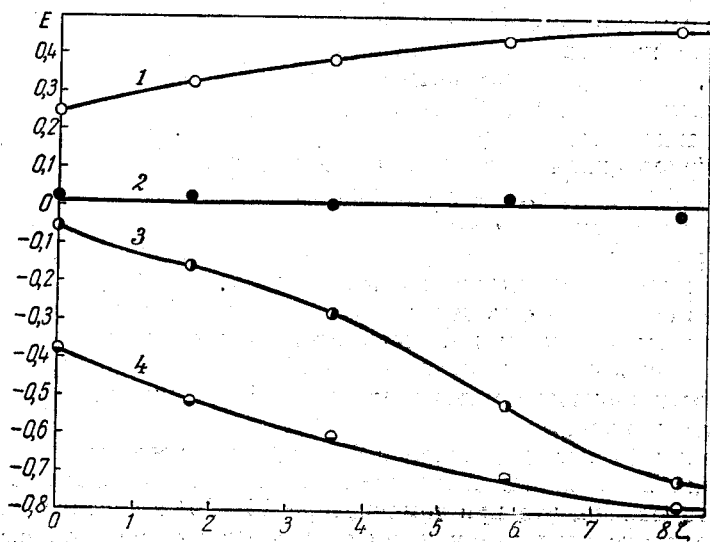


Рис. 28. Изменение избиремости ( $E$ ) при одновременном увеличении агрегатности ( $\zeta$ ) пищевого комплекса.

1—личинки хирономид; 2—бокоплавы; 3—неживой корм; 4—дрейссены.

При абсолютно равномерном распределении пищевого материала положительное значение показатель элективности принимает лишь для одного компонента — личинок хирономид. Неживой корм и дрейссены обладают отрицательной избиремостью и бокоплавы — нулевой.

По мере увеличения агрегатности избираемость личинок хирономид возрастает, бокоплавыв остаются нейтральными и их отрицательное значение в рационе не изменяется; моллюски же и неживой корм приобретают еще более низкие показатели, причем неживой корм при высоких значениях показателя  $\zeta$  почти сравнивается по величинам элективности  $E$  с дрейссенами. Отсюда следует, что равномерное увеличение агрегатности некоторого комплекса пищевых объектов имеет следствием более глубокое расхождение величин элективности при сохранении общей тенденции, намеченной при равномерном распределении пищевого материала.

Аналогичную картину мы наблюдали при равномерном увеличении плотности всего пищевого комплекса. Следовательно, и в этом случае оправдывается высказанное ранее предположение, что увеличение степени агрегатности, при неизменных средних плотностях адекватно увеличению концентрации пищевого материала.

Назначением другой части опытов было выяснение влияния агрегатности отдельных ингредиентов при неизменном состоянии прочих. Было поставлено четыре серии, причем в каждой серии один из компонентов варьировался по степени агрегатности, остальные же были распределены равномерно. В первой серии варьировалось распределение личинок хирономид, во второй — бокоплавов, в третьей — неживого корма и в четвертой — дрейссен.

В табл. 34 приведены данные, полученные для этого раздела работы. Приведенные для каждой серии значения  $\zeta$  относятся лишь к указанным варьируемым ингредиентам. Поскольку изменение избираемости варьируемого ингредиента нарушает соотношение прочих составных частей рациона, то, как правило, иной характер распределения лишь одного компонента дает в результате новое сочетание показателей элективности.

В первой серии увеличение агрегатности личинок хирономид приводит к соответствующему возрастанию показателя  $E$  для данных животных. Остальные ингредиенты пищевого комплекса, естественно, показывают непрерывное уменьшение элективности, причем бокоплавыв, имевшие сперва положительную избираемость, вскоре приобретают отрицательное значение  $E$ .

Во второй серии, где варьировалось распределение бокоплавов, наблюдается аналогичная картина: бокоплавыв по мере увеличения их агрегатности получали соответственно большее значение в рационе; для других ингредиентов это значение постепенно снижалось. Личинки хирономид, правда, долго имели положительную избираемость и лишь при высоких значениях  $\zeta$  для бокоплавов они также получили отрицательную величину.

В этом случае бокоплавыв вначале стояли по избираемости ниже личинок хирономид и лишь увеличение агрегатности первых, при неизменном распределении вторых, заставило эти ингредиенты поменяться местами.



Влияние на избираемость ( $E$ ) степени неравномерности распределения ( $\zeta$ ) одного вида пищи (подчеркнутого) при равномерном распределении прочих

Вид пищи	$\zeta=0$		$\zeta=1,8$		$\zeta=5,3$		$\zeta=7,6$		$\zeta=9,6$	
	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$
Личинки хирономид . . . . .	38	0,21	56	0,38	70	0,47	83	0,54	91	0,57
Бокоплавы . . . . .	27	0,04	18	-0,11	13	-0,32	8	-0,51	5	-0,67
Неживой корм . . . . .	22	-0,06	16	-0,22	11	-0,39	6	-0,61	3	-0,79
Дрейссены . . . . .	13	-0,32	10	-0,43	6	-0,61	3	-0,79	1	-0,92

Вид пищи	$\zeta=0$		$\zeta=3,8$		$\zeta=5,7$		$\zeta=7,3$		$\zeta=9,1$	
	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$
Личинки хирономид . . . . .	38	0,21	34	0,15	31	0,11	26	0,02	24	-0,02
Бокоплавы . . . . .	27	0,04	38	0,21	46	0,30	54	0,37	62	0,43
Неживой корм . . . . .	22	-0,06	18	-0,11	15	-0,25	13	-0,32	10	-0,43
Дрейссены . . . . .	13	-0,32	10	-0,43	8	-0,51	7	-0,56	4	-0,72

Вид пищи	$\zeta=0$		$\zeta=2,4$		$\zeta=4,9$		$\zeta=7,0$		$\zeta=9,3$	
	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$
Личинки хирономид . . . . .	38	0,21	36	0,18	36	0,18	38	0,21	37	0,19
Бокоплавы . . . . .	27	0,04	28	0,06	29	0,07	27	0,04	28	0,06
Неживой корм . . . . .	22	-0,06	21	-0,09	21	-0,09	23	-0,05	21	-0,09
Дрейссены . . . . .	13	-0,32	15	-0,25	14	-0,28	12	-0,35	14	-0,28

Вид пищи	$\zeta=0$		$\zeta=2,5$		$\zeta=4,5$		$\zeta=6,4$		$\zeta=8,6$	
	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$	$r\%$	$E$
Личинки хирономид . . . . .	38	0,21	37	0,19	40	0,23	41	0,24	41	0,24
Бокоплавы . . . . .	27	0,04	29	0,07	28	0,06	30	0,09	31	0,11
Неживой корм . . . . .	22	-0,06	25	0	27	0,04	27	0,04	28	0,06
Дрейссены . . . . .	13	-0,32	9	-0,47	5	-0,67	2	-0,85	0	-1,00

Иные результаты получены в третьей серии. Исходное значение варьируемого ингредиента (неживой корм) по степени элективности было почти нейтральным. Увеличение агрегатности данного пищевого материала, в противоположность рассмотренным выше случаям, не изменило его элективности, и указанная нейтральность сохранялась при всех испытанных значениях  $\zeta$ . Естественно, что постоянство для варьируемого ингредиента при-

вело к более или менее постоянному значению показателей элективности и для других составных частей пищи, результатом чего явилась однородность состава рационов, независимо от характера распределения пищевого материала.

В четвертой серии варьируемым ингредиентом были дрейссены, обладавшие, при равномерном распределении пищевого материала, явно отрицательной избираемостью. В этом случае

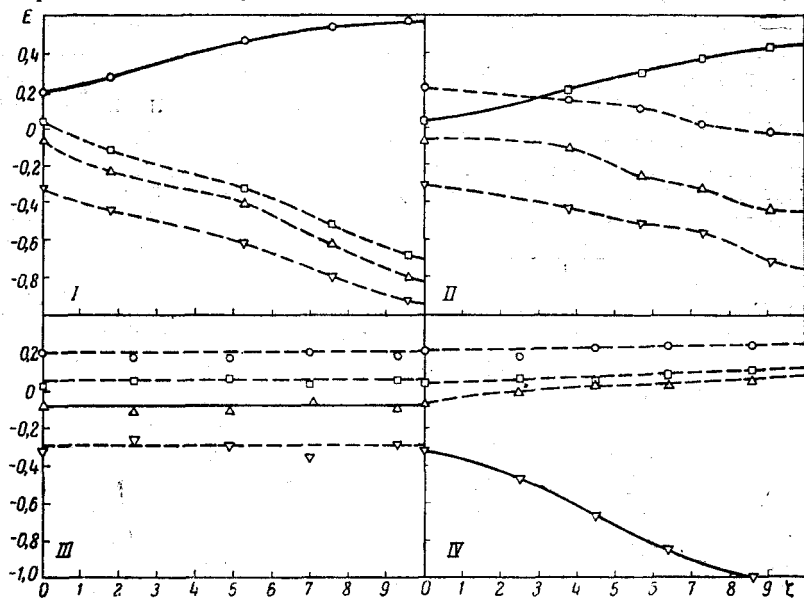


Рис. 29. Зависимость элективности ( $E$ ) от степени неравномерности распределения ( $\zeta$ ) одного вида пищи (сплошные линии) при равномерном распределении прочих (пунктирные линии).

*I*—личинки хирономид (кружки); *II*—бокоплавцы (квадраты); *III*—неживой корм (треугольники острием вверх); *IV*—дрейссены (треугольники острием вниз).

увеличение агрегатности привело к еще более низким показателям элективности, причем, при весьма высоких значениях  $\zeta$  для дрейссен, последние совершенно выпали из рациона.

На основании опытов всех четырех серий данного раздела (рис. 29) возможно сделать следующий вывод.

Увеличение агрегатности одного ингредиента пищевого комплекса, при неизменном состоянии прочих, приводит к различным результатам в зависимости от характера избираемости данного ингредиента при равномерном распределении всех составных частей пищевого материала:

а) при положительном исходном значении  $E$  варьируемого ингредиента — к увеличению его избираемости;

б) при нейтральном исходном значении  $E$  — избираемость остается постоянной;

в) при отрицательном исходном значении  $E$  — к уменьшению избираемости.

Третья часть работы заключалась в том, что в пищевом комплексе, состоящем из двух компонентов — личинок хирономид и бокоплавов, варьировалось распределение и тех и других, причем величины  $\zeta$  для личинок хирономид постепенно снижались, величины же  $\zeta$  для бокоплавов соответственно возрастали. Таким образом, в первых двух сериях  $\zeta$  для личинок хирономид были выше, в третьей серии — приблизительно равны и в двух последних — ниже, чем для бокоплавов. Отсюда разность  $c^{\zeta} - g^{\zeta}$  в сериях I и II — положительна, в серии III около 0 и в сериях IV и V — отрицательна (табл. 35).

Таблица 35

Изменение избираемости ( $E$ ) при одновременном изменении степени неравномерности распределения ( $\zeta$ ) двух видов пищи ( $r$  — рацион;  $c^{\zeta}$  и  $g^{\zeta}$  — показатели агрегатности и элективности для личинок хирономид;  $c^{\zeta}$  и  $g^{\zeta}$  для бокоплавов)

Серии	Показатели	Личинки хирономид	Бокоплавов	$c^{\zeta} - g^{\zeta}$	$c^E - g^E$
I	$r_1\%$	81	19	1,80	0,66
	$E_1$	0,24	-0,42		
	$\zeta_1$	1,86	0,06		
II	$r_2\%$	76	24	0,88	0,46
	$E_2$	0,21	-0,35		
	$\zeta_2$	1,73	0,85		
III	$r_3\%$	54	46	-0,02	0,08
	$E_3$	0,04	-0,04		
	$\zeta_3$	1,07	1,09		
IV	$r_4\%$	45	55	-0,44	-0,10
	$E_4$	-0,05	0,05		
	$\zeta_4$	0,72	1,16		
V	$r_5\%$	39	61	-1,22	-0,32
	$E_5$	-0,22	0,10		
	$\zeta_5$	0,39	1,61		

Полученные для каждой серии величины элективности и агрегатности удобно также выражать в виде разности  $c^{\zeta} - g^{\zeta}$  и  $c^E - g^E$ . Таким образом можно судить о влиянии на степень избираемости одновременно варьируемых компонентов пищи.

На рис. 30 показана полученная зависимость. Как видно, по мере уменьшения относительного значения  $\zeta$  для личинок хирономид, роль их в рационе также уменьшается. Тем не менее, при разности  $c^{\zeta} - g^{\zeta} = 0$  в рационе доминируют все же личинки хирономид, уступая первое место бокоплавам лишь тогда, когда разность снижается до  $-0,2$ .

Следовательно, при соответствующих изменениях агрегатности отдельных ингредиентов пищи смещаются не только величина

ны избираемости, но изменяется также знак, т. е. компонент положительно элективный становится отрицательным и наоборот.

Таким образом, результаты опытов, изложенные в настоящем разделе, позволяют сделать следующие выводы.

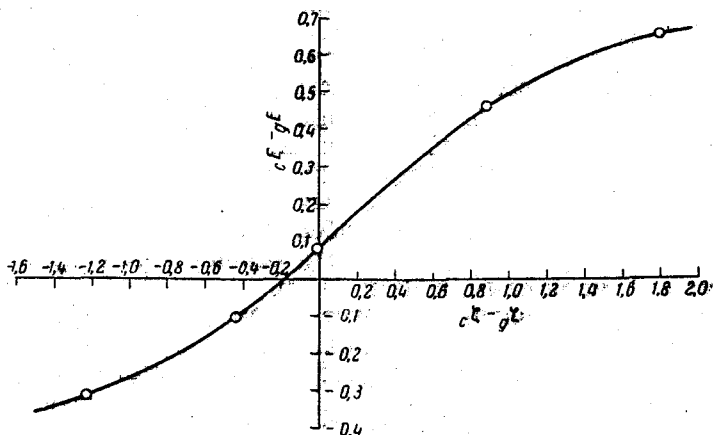


Рис. 30. Зависимость элективности ( $E$ ) от одновременного изменения степени неравномерности распределения ( $\zeta$ ) двух видов пищи.

1. Одинаковое увеличение степени неравномерности распределения всех составных частей пищевого комплекса приводит к более глубокому расхождению величин элективности при сохранении общего порядка в распределении показателей.

2. Увеличение неравномерности распределения одной составной части пищи при сохранении без изменения прочих приводит к одному из следующих результатов: при положительном исходном значении  $E$  изменяемой составной части пищи — к увеличению ее элективности; при нейтральном исходном значении  $E$  — избираемость остается постоянной; при отрицательном исходном значении  $E$  — к уменьшению элективности изменяемой составной части пищи.

3. Одновременное изменение в различных направлениях степени неравномерности распределения составных частей пищевого комплекса может привести не только к смещению величин элективности, но и к избеганию ранее предпочитавшегося пищевого организма.

### ЭЛЕКТИВНОСТЬ И ОТБОР

Согласно классификации форм биологических отношений явление элективности следует рассматривать как частный случай проявления межвидовой борьбы за существование. Действительно, даже простейшая экологическая система включает минимально два вида, из которых один является пищевым материалом для другого. Случай, когда система хищник → жертва

состоит из особей одного вида, хотя и наблюдаются, но широкого распространения в природе не имеют и ограничиваются, как правило, примерами поедания взрослыми формами своего потомства. Заметим, что с точки зрения явления элективности эти случаи не носят никаких специфических особенностей, полностью подчиняясь закономерностям обычных систем.

Естественный отбор нужно понимать как избирательное сохранение отдельных особей в потомстве, т. е. переживание и оставление потомства особями, которые отличаются более благоприятными качествами от уничтоженных или не оставивших потомства. Вместе с тем, как следует из принципа механизма естественного отбора, сохранение данных особей в потомстве возможно лишь при уничтожении особей, отличных по каким-либо признакам от сохранившихся. Отсюда особый смысл принимает выдвинутое Тимирязевым понятие элиминации (избирательного уничтожения). Элиминацию следует рассматривать как оборотную сторону естественного отбора или, точнее, отбор переживших особей является результатом избирательного уничтожения прочих.

Нетрудно видеть, что явление элективности в значительной части тождественно элиминации. Правда, понятие элиминации значительно шире и захватывает области, выходящие за пределы рассматриваемого явления. В системе различных форм элиминации элективность является одним из звеньев прямой индивидуальной элиминации, вызываемой биотическими факторами.

Результаты опытов, приведенные выше, имеют двоякого рода отношение к вопросу об отборе.

Наиболее общей формой элективности или избирательного уничтожения особей различных элементов пищевого комплекса является изменение соотношения численностей различных популяций жертв. Если представить систему, состоящую из одного вида хищников и двух видов жертв, где один вид уничтожается более интенсивно, чем другой, то в результате более или менее длительного существования такой системы население обоих видов жертв претерпит очень глубокие изменения.

С другой стороны, качественный состав пищевого комплекса с элементами, обладающими различной избираемостью, в значительной степени определяет плотность популяции хищников. Таким образом, эволюционное значение явления элективности в первую очередь проявляется через специфические изменения численности популяций хищников и жертв, ибо, как показано многочисленными исследованиями, плотность населения является мощным фактором отбора.

Анализ явления элективности далее позволяет видеть, что там, где, казалось бы, происходит уничтожение каких-либо пищевых объектов без отбора, т. е. имеется постоянная элиминация общего характера, на самом деле в полной мере процесс носит избирательный характер. Шмальгаузен [72] в качестве примера постоянной элиминации приводит факт уничтожения молоди рыб

другими рыбами. Многочисленные опыты, проведенные нами с системами подобного типа, заставляют признать, что, как правило, уничтожение мальков рыб другими рыбами протекает с определенно выраженной избираемостью.

Таким образом, анализ явления элективности позволяет более точно отнести наблюдаемые факты в ту или иную категорию форм элиминации, что является достаточно серьезным моментом, так как эволюционный эффект в разных формах элиминации может быть весьма различным.

Не менее четко проявляется явление элективности и в пределах одного вида. В нашем распоряжении имеется сравнительно немного данных по влиянию на ход процесса элективного уничтожения пищевых форм, отличающихся какими-либо индивидуальными признаками. Однако результаты опытов по влиянию на элективность таких факторов, как защищенность жертвы, ее величина, подвижность и прочее, являются фактами эволюционного значения. Например, экспериментально показано, что крепость (толщина) раковины *Limnaea ovata* является признаком, приводящим, при прочих равных условиях, к четко выраженному результату избирательного свойства. Причем данный результат получает осуществление только при наличии определенного вида потребителя (карпа), в других же сочетаниях отбор или не осуществляется, или выражен слабо. Аналогичное следствие вытекает из опытов по действию защитной окраски, хотя в этой области старые данные Чеснола и других авторов более эффективны.

Особое значение, по нашему мнению, имеют опыты над отбором по принципу величины жертв. Из этих опытов может быть сделан вывод, что интенсивность отбора определяется не просто размерами (возрастом) особей, слагающих данную пищевую популяцию, но качественным характером биологической системы, элементом которой является в данный момент эта популяция. Например считают, что чем моложе и мельче молодь рыб, тем больший процент ее уничтожается хищниками. По нашим наблюдениям, молодь рыб, входя в состав различных биологических систем, по мере пространственных перемещений и т. д. истребляется с интенсивностью, определяемой элективными тенденциями хищников в этих системах. Другими словами, молодь может оказаться во взаимодействии с хищниками, преимущественно отбирающими не наименьших особей, но более крупных.

Очевидно, что еще большее значение имеет явление элективности в случае взаимодействия хищника и жертв, принадлежащих к одному виду, но находящихся на различных стадиях развития. Экспериментальный материал в этой части отсутствует, но наблюдения Боруцкого [7] и Люндбека [121] за выеданием рыбами личинок и куколок хирономид свидетельствуют о том, что в природе отбор по стадиям также широко распространен.

## КОСВЕННЫЕ ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ РЫБ

### ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Экология животных—одна из наиболее молодых ветвей естествознания, лишь в последние два-три десятилетия завоевала право на самостоятельное существование. Однако, как это нередко бывало в истории науки, еще задолго до того, как были осознаны и сформулированы основные принципы нового направления, в сопредельных областях знания накапливался фактический материал и с большей или меньшей отчетливостью применялись методы и понятия, которые затем выливались в строгие, логически обоснованные формы.

Первоначальное развитие проблемы пищевой конкуренции является частным случаем этого общего положения. Еще задолго до введения Геккелем в науку термина «ойкология» факт борьбы животных за основные источники существования был достаточно осознан и оценен естествоиспытателями различных направлений. Поэтому Дарвин, критически подытоживая огромный эмпирический материал, накопленный к моменту создания «Происхождения видов», имел возможность, отчетливо представляя удельный вес явления конкуренции в природе, широко пользоваться примерами и положениями, непосредственно относящимися к данной проблеме.

Последние годы характеризовались бурным ростом экологических исследований, являясь вместе с тем переломными в смысле основных методов познания связи организмов с внешней средой. Нам кажется, что наиболее существенными принципами современной экологии будут:

во-первых, стремление понять не только результаты анализируемого явления, но также и его механизм, во всей сложности и многообразии отдельных деталей;

во-вторых, широкое использование количественных приемов анализа.

Это новое направление, которое условно может быть определено как количественно-аналитическое, только начинает входить в практику экологических исследований, но можно надеяться, что оно будет плодотворным в разрешении основных вопросов экологии.

Предпринятая нами попытка подойти к разрешению отдельных сторон явления конкурентных пищевых отношений рыб, используя метод экспериментального анализа с максимально точной количественной регистрацией получаемых данных, не претендует на создание всеобъемлющей и стройной теории данного вопроса. Скорее это поиски путей для создания такой теории, а также накопление фактического материала, систематизируемого по определенной, но возможно несовершенной системе.

Причины, побудившие нас подойти к анализу данной проблемы, лежат, прежде всего, в том значении, которое имеет явление конкуренции в существовании любого животного, в любой экологической обстановке. Кратко это положение может быть сформулировано следующим образом.

Основными факторами, определяющими жизнь животного, как правило, являются факторы биологического порядка. Физические и химические условия существования животных за исключением сравнительно редких случаев, когда их напряженность достигает критических величин, в слабой степени затрагивают нормальное течение жизненных процессов. Исключением является лишь температурный фактор, но и его влияние нельзя приравнять к воздействию биотических элементов среды.

Попытки анализа возможных форм отношений между животными убеждают, что подавляющее значение среди них имеет борьба за пищу, которая занимает господствующее положение среди других форм борьбы за существование. Не отрицая роли борьбы за условия размножения и прочее, не приходится сомневаться, что все другие формы конкурентных отношений, кроме пищевых, имеют частное и подчиненное значение. Кроме того, анализ таких побочных форм борьбы за существование нередко заставляет признать, что и там основным моментом, в конечном итоге, является соревнование за пищу.

Например, даже такой классический случай, как борьба за гнездовую территорию у птиц, достигающая чрезвычайно высокой напряженности, по свидетельству известного орнитолога Говарда [111], необходима лишь для обеспечения потомства надлежащим количеством пищи.

Следовательно, конкурентные пищевые отношения наряду с непосредственным истреблением одними животными других являются стержневыми элементами борьбы за существование, и их анализ должен приблизить нас к познанию одного из важнейших явлений природы.

Все многообразие пищевых отношений между живыми организмами может быть подразделено на два основных типа, или,



как мы их будем называть, системы: 1) система хищник → жертва; 2) система, где две или больше форм используют общий источник пищи. Схематически эти два типа отношений могут быть изображены следующим образом:

$$1. A \rightarrow B \text{ и } 2. \begin{matrix} A \\ \searrow \\ B \end{matrix} \rightarrow C.$$

Эти две схемы представляют собой элементы обычных пищевых цепей, где по установившимся обозначениям стрелки направлены от потребителя к пище.

### КОСВЕННЫЕ ПИЩЕВЫЕ ОТНОШЕНИЯ И БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Попытка точного определения даже казалось бы достаточно ясного положения или термина нередко сопряжена со значительными трудностями. Вместе с тем, четкая и исчерпывающая формулировка основного понятия абсолютно необходима, ибо в противном случае всегда остается опасность при дальнейшем анализе явления и при постепенном усложнении общей картины, неизбежно сопутствующей более или менее углубленной трактовке вопроса, допустить погрешности чисто логического порядка.

Прежде всего, надлежит твердо установить соподчиненность двух основных понятий: пищевая конкуренция и борьба за существование, принимая последний термин в дарвинском широком «метафорическом» смысле.

Известную схему в этом отношении дает Ллойд Морган [123], затем несколько переработанную Плате [130]. По этой схеме борьба за существование включает в себя следующие основные формы: 1) конституциональная борьба с климатическими факторами и болезнями; 2) межвидовая борьба с организованными врагами (хищниками, паразитами и бактериями); 3) внутривидовая борьба и конкуренция за пищу, пространство и размножение.

Эта схема, представляя, казалось бы, стройную картину, страдает определенной погрешностью. Например, конкурентные пищевые отношения могут быть как в пределах одного вида, так и между двумя или многими видами, причем межвидовая борьба за пищу, как будет показано, является более интенсивной, чем внутривидовая. С другой стороны, прямая борьба с организованными врагами иногда наблюдается и внутри одного вида (на пример в случае каннибализма).

Поэтому более правильно разграничить формы взаимоотношений, складывающихся среди организмов, на борьбу прямую (типа  $A \rightarrow B$ ) и борьбу косвенную (типа  $\begin{matrix} A \\ \searrow \\ B \end{matrix} \rightarrow C$ ).

Трудно согласиться с положением Шмальгаузена [72], что «только косвенная борьба и именно конкуренция, обостряется прямо пропорционально числу конкурирующих особей». Многочисленные теоретические и экспериментальные исследования

(Лотка, Вольтерра, Гаузе, Ивлев — цитировано выше) свидетельствуют о том, что и интенсивность прямой борьбы типа хищник → жертва также в значительной степени определяется концентрацией животных в обоих звеньях.

Шмальгаузен разработал подробную классификацию форм элиминации, т. е. форм избирательного истребления (вымирания) животных. Среди этих форм мы находим косвенную индивидуальную элиминацию, о которой автор пишет: «Сюда относится та единственная форма борьбы за существование — косвенная борьба или конкуренция (главным образом внутривидовая, но отчасти и межвидовая), которая зависит от перенаселения, не соответствующего данным пищевым ресурсам. Сюда же мы относим и периодическую (зимнюю) голодовку многих животных, часто не связанную с конкуренцией». Несколько ниже Шмальгаузен вновь ставит знак равенства между косвенной элиминацией и конкуренцией. «Косвенная индивидуальная элиминация, или конкуренция, есть результат процветания, ведущего к размножению».

Не останавливаясь здесь на сравнении интенсивности и на принципиальном различии внутривидовых и межвидовых отношений, нам хотелось бы отметить некоторую, по нашему мнению, логическую погрешность в изложенных выше определениях.

Исходя из трактовки понятия «элиминация», данной Ллойдом Морганом и принятой в расширенной форме Шмальгаузенем, равенства между ним и понятием «конкуренция» не может быть, ибо эти понятия относятся к различным логическим категориям. Можно говорить лишь, что конкуренция является причиной, а косвенная индивидуальная элиминация — следствием.

Соподчиненность понятий — борьба за существование и конкуренция ясно ощущались Дарвином. С одной стороны, подчеркивая, что под борьбой за существование следует понимать и борьбу с неорганизованными силами косной природы, Дарвин, вместе с тем, замечает: «Только на крайних границах жизни, в полярных ли странах или на окраине настоящей пустыни, прекращается всякая конкуренция».

Как известно, Дарвин основную предпосылку естественного отбора видел в борьбе за существование, протекающую наиболее обостренно внутри вида и обусловленную чрезмерной скоростью размножения организмов, приводящей к состоянию перенаселения. С другой стороны, Лысенко считает, что перенаселения в природе, как правило, не существует и, следовательно, для внутривидовых конкурентных отношений не может возникнуть достаточных оснований.

Следует заметить, что ни у Дарвина, ни у Лысенко не имеется строгого определения понятия «перенаселение». Если понимать под последним не просто высокую плотность популяции, обитающей в некотором ограниченном участке пространства, но несоответствие этой плотности реальной возможности обеспечить всем необходимым (пищей, местами размножения, светом, кислородом

и т. д.) нормальное существование данной популяции, то вопрос о длительном существовании группы организмов в условиях такого «перенаселения» автоматически снимается.

Вместе с тем, экологическая и физиологическая пластичность организмов может адаптивно обусловить существование популяции при плотности, значительно превышающей оптимальную, не приводя к вымиранию или сокращению численности. Существенно, что частичное угнетение животных, составляющих такую «перенаселенную» популяцию, как правило, наблюдается при отсутствии соответствующих видов — антагонистов, т. е. наблюдается при отсутствии или, во всяком случае, при снижении интенсивности межвидовой конкуренции. Хорошо известным примером таких популяций являются перенаселенные карасевые озера, заселенные измелъчавшими и, несомненно, угнетенными рыбами. Укажем также, что внутривидовые отношения являются основным регулирующим механизмом, используемым практикой рыбоводства для получения желаемого индивидуального веса у прудовых рыб [35].

Можно привести многочисленные примеры, свидетельствующие о различных и иногда весьма оригинальных толкованиях понятия конкуренции.

Например, Фридерикс [102] как пример пищевой конкуренции приводит следующий факт. Бруэс пишет, что из большого числа яиц, откладываемых *Heliothis obsoleta* на стеблях маиса, как правило, выживает лишь единственная гусеница, находящаяся внутри влагалища листа, остальные погибают. По нашему мнению, этот факт можно толковать по-разному, но отнюдь не как конкуренцию.

Отмечая наличие в процессе конкуренции психологического фактора, Фридерикс ссылается на уход оленей из районов, заселенных людьми. Очевидно, что сопоставление явлений в человеческом обществе и животном мире является серьезной методологической ошибкой.

Как известно, Лысенко высказал предположение о фактическом отсутствии и принципиальной невозможности конкурентных отношений внутри вида. Это предположение разделяется многими биологами, главным образом агробиологами, но вместе с тем подверглось острой критике. Применительно к вопросу, разбираемому в настоящей работе, концепция Лысенко может быть определена следующим образом.

1. Имеются межвидовые противоречивые отношения, которые, в свою очередь, подразделяются на антагонистические и неантагонистические. Лысенко пишет: «Среди видов, хотя, конечно, далеко не между всеми, как уже говорилось, действительно есть, и нередко даже жестокая, межвидовая конкуренция за условия жизни». Следовательно, межвидовые антагонистические отношения, повидимому, могут быть приравнены к понятию о межвидовой конкуренции.

2. Внутривидовые отношения также являются противоречивыми, но никогда не антагонистическими.

Последнее обстоятельство имеет важное эволюционное значение. Межвидовые антагонистические отношения отличаются от внутривидовых тем, что они направлены к подавлению одного вида другим и в результате один из элементов системы оказывается в проигрыше в борьбе за существование.

Внутривидовые противоречия никогда не приводят к ослаблению вида, но наоборот, способствуют его усилению в той же борьбе за существование. «Согласно учению об естественном отборе, для вида никогда не может быть полезно, а, наоборот, было бы вредно закреплять приспособления для внутривидовой конкуренции» (Лысенко). Это положение разграничивает явления внутривидовых и межвидовых отношений.

Следует пояснить и случаи внутривидовых противоречий, возникающих среди особей, принадлежащих к разным расам (с такими случаями мы встретимся в дальнейшем). Лысенко говорит: «Непостоянство видов, образование новых видов из старых в ряде случаев (но, конечно, не всегда) порождает как бы внутривидовую конкуренцию. На самом же деле это уже зачатки межвидовой конкуренции за условия жизни». Следовательно, начавшаяся дифференцировка вида может привести к противоречиям антагонистического порядка внутри вида, коль скоро такая дифференцировка будет началом процесса видообразования.

Поэтому животные внутривидовых таксономических подразделений могут вступать в антагонистические отношения, но по видимому, при принципиальной их однородности с межвидовыми отношениями предполагается, что их напряженность будет ниже, чем противоречия уже достаточно обособившихся видов.

Таким образом, используя в нашей работе термин конкуренция, мы хорошо осознаем его несовершенство и возможность истолкования его не в том смысле, в каком он нами употребляется, тем более, что питание некоторой совокупности организмов иногда протекает более интенсивно, чем питание изолированного животного. Однако мы не вполне уверены, что термин «косвенные пищевые отношения» более удачный, чем термин «конкуренция». Поэтому мы оставляем для ряда случаев широко используемый в экологической литературе термин «конкуренция», с теми оговорками, которые сделаны выше. Термин «конкуренция» мы будем употреблять и при изложении взглядов других исследователей, которые им пользовались.

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ КОСВЕННЫХ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ

Уже из приведенных выше замечаний и цитат видно, что разбираемое явление, как факт серьезного биологического значения, осознано натуралистами достаточно давно. Подобно многим дру-

гим биологическим вопросам, с выходом в свет «Происхождения видов» оно приобрело новое, целеустремленное эволюционное значение. Но затем, в течение длительного времени сколько-нибудь тщательному анализу данное явление не подвергалось<sup>1</sup>.

Лишь в последние три десятилетия наметились два современных направления в учении о взаимоотношениях животных, причем оба они базируются на методах количественного анализа, трактуя проблему с различных теоретических позиций.

Хронологически первым направлением является теория конкуренции, разрабатываемая с позиций динамики численности популяций. К этому направлению относятся, прежде всего, исследования Перла [126—129] над ростом популяций, который хотя и не ставил перед собой задачи анализа конкуренции, но тем не менее изучал факторы, определяющие скорость роста населения в каком-либо замкнутом пространстве. Он оперирует понятиями, непосредственно связанными с разбираемым вопросом. Основным положением Перла и его многочисленных последователей является вывод о том, что рост популяции определяется двумя условиями: запасами пищи во внешней среде данного микрокосмоса и накоплением в ней продуктов обмена. Для некоторых популяций ограничивающим моментом будет не накопление продуктов жизнедеятельности, но иные обстоятельства, однако ведущим фактором во всех случаях являются чисто трофические условия среды.

Закономерность, когда на скорость процесса действуют два противоположно направленных фактора, математически выражается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = \frac{CN(K-N)}{K} = kN(K-N),$$

где:  $K$  — максимально возможное значение численности популяции  $N$ ;

$C, k$  — коэффициенты пропорциональности ( $C/K = k$ ).

Интегрирование данного уравнения приводит к так называемой логистической формуле Фергюльста — Пирла

$$N = A + \frac{K}{1 + e^{B+ct}}.$$

Логистическая кривая представляет правильную, симметричную S-образную линию, с точкой перегиба, расположенной по середине. Многочисленные проверки данного уравнения, проведенные

<sup>1</sup> Характерно заключение Беклемишева [4] в его монографии по экологии малярийного комара. Констатируя большой интерес изучения конкуренции личинок анофелеса с другими животными как в природе, так и в условиях эксперимента, Беклемишев, вместе с тем, подчеркивает незнание основных закономерностей, управляющих данным явлением.

с различными организмами, показали приложимость их к описанию биологической стороны роста популяций [106], однако далеко не во всех случаях.

В 1926 г. математик Вольтерра опубликовал математическую теорию межвидовой конкуренции, исходя из чисто умозрительных предпосылок. Гаузе своими исследованиями придал более общую форму этой теории, которую затем проверил экспериментально на биологическом материале.

Сущность теории Вольтерра-Гаузе заключается в следующем.

Если в замкнутом пространстве конкурируют два вида с численностями  $N_1$  и  $N_2$ , то скорость роста каждого из них определяется потенциальным приростом данного вида, с одной стороны, и неиспользованными возможностями роста для этого же вида — с другой. Неиспользованные возможности показывают, сколько мест «еще не занято» для данного вида при наличии другого, который использует среду в том же направлении, что и первый. Эта неиспользованная возможность выражается отношением

$$\frac{K_1 - (N_1 + m_1)}{K_1},$$

где:  $K_1$  — максимально возможное число особей данного вида при его свободном росте в данных условиях;  
 $m_1$  — число мест этого же вида, но еще не занятых.

Величину  $m_1$  можно выразить через некоторое число особей другого вида, применив соответствующий коэффициент пропорциональности  $\alpha$ .

Тогда

$$m_1 = \alpha N_2,$$

где  $\alpha$  — представляет поправочную величину, которая характеризует неравенство в использовании среды первым и вторым видом и которую Гаузе называет коэффициентом борьбы за существование для второго вида. Подставляя эту величину в вышеприведенное уравнение, получаем.

$$\frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1}.$$

Рассуждая аналогичным образом, для другого вида имеем

$$\frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2},$$

где  $\beta$  — коэффициент борьбы за существование первого вида, который показывает степень влияния последнего на соответствующих соконкурентов.

От этих формул мы можем перейти к следующим, которые в словесной форме выглядят таким образом:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость роста пер-} \\ \text{вого вида в смешан-} \\ \text{ной популяции} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Потенциальный} \\ \text{прирост популя-} \\ \text{ции первого вида} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Степень осуществле-} \\ \text{ния потенциального} \\ \text{прироста} \end{array} \right\}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Скорость роста вто-} \\ \text{рого вида в смешан-} \\ \text{ной популяции} \end{array} \right\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{Потенциальный} \\ \text{прирост популя-} \\ \text{ции второго вида} \end{array} \right\} \times \left\{ \begin{array}{l} \text{Степень осуществле-} \\ \text{ния потенциального} \\ \text{прироста} \end{array} \right\}$$

На математическом языке эта система уравнений выглядит так:

$$\frac{dN_1}{dt} = b_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha N_2)}{K_1};$$

$$\frac{dN_2}{dt} = b_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \beta N_1)}{K_2}.$$

Следовательно процесс конкуренции в замкнутом пространстве подчиняется следующей закономерности. Каждый вид обладает коэффициентом размножения  $b$ , но осуществление потенциальной возможности размножения тормозится одновременно действующими четырьмя процессами: 1) первый вид, возрастая, уменьшает возможность собственного роста (возрастание  $N_1$ ); 2) второй вид, возрастая, уменьшает возможность роста первого  $\alpha N_2$ ; 3) второй вид, возрастая, уменьшает возможность собственного роста ( $N_2$ ) и 4) первый вид, возрастая, уменьшает возможность роста второго ( $\beta N_1$ ).

Когда оба вида приходят в соприкосновение, вопрос о том, какой из двух видов оказывается более активным в процессе конкуренции, решается, с одной стороны, потенциальными коэффициентами размножения ( $b_1, b_2$ ) и максимально возможными численностями в данных условиях ( $K_1, K_2$ ), с другой стороны, коэффициентами борьбы за существование ( $\alpha, \beta$ ), количественно выражающими степень влияния или, вернее, степень эквивалентности одного вида по сравнению с другим.

Биологические исследования Гаузе на простейших и дрожжах экспериментально подтвердили приложимость изложенных рассуждений к анализу живых систем.

Недавно Хатчинсон [113] подверг критике систему Гаузе на том основании, что коэффициенты  $\alpha$  и  $\beta$  не могут оставаться постоянными, а изменяются с изменением численностей популяций. Он предлагает заменить их выражениями типа  $\gamma N_2$  и  $\delta N_1$ , полагая, что величины коэффициентов пропорциональны численностям  $N_2$  и  $N_1$ . Признавая справедливость критических замечаний Хатчинсона по адресу Гаузе, мы, тем не менее, не можем согласиться с тем, что эти коэффициенты изменяются прямо пропорционально численностям популяций. Никаких же фактических доказательств этот автор не приводит.

Характерно, что в специальной сводке, посвященной «внутри-видовой конкуренции», Кромби [89] не дал критического анализа данного явления, повторив все ранее написанное на эту тему,

Статья Кромби является характерным явлением, когда автор, задавшись ответственной задачей подвести итоги по сложному и весьма принципиальному вопросу, не нашел своей собственной точки зрения. Заметим, что статья Кромби опубликована в 1947 г. и, насколько нам известно, является наиболее «современной» сводкой по вопросам конкуренции в зарубежной литературе.

Принципиально иной подход к проблеме мы находим у ихтиологов. Следует особо отметить, что вопросы косвенных пищевых отношений, как и многие другие современные экологические задачи, наиболее совершенное разрешение получили на водных объектах. Причина этого заключается, с одной стороны, в наиболее разработанных методах количественно-экологических исследований, применяемых при оценке населения водоемов, с другой — в огромной хозяйственной важности подобных работ. Именно прикладные задачи привели в конце прошлого столетия Форбса и в начале текущего века Шименца к первой чисто качественной постановке вопроса о косвенных пищевых отношениях среди различных видов рыб.

Форбс [96—99] делит пресноводных рыб по характеру питания на пять групп: 1) питающиеся насекомыми, 2) пожиратели ракообразных, 3) пожиратели моллюсков, 4) питающиеся рыбами, 5) питающиеся растениями и илом.

Аналогичную схему дает Шименц [137—139] причем на основании характера питания делает вывод о том, какие виды рыб конкурируют или могут конкурировать за пищу.

Новая глава в вопросе о пищевых отношениях у рыб начата Шорыгиным и его сотрудниками. Исследования Шорыгина представляют для нас особый интерес, так как, во-первых, объектом его работ, как указывалось, являются рыбы, и, во-вторых, этот автор впервые количественными методами изучения подошел непосредственно к вопросу питания, рассматривая его с точки зрения пищевых отношений.

Не имея возможности излагать даже в краткой форме результирующую часть обширных исследований Шорыгина, остановимся на принципиальной стороне его теории, а также методах количественного анализа явления, поскольку эти моменты представляют для нас наибольший интерес.

Шорыгиным введены следующие понятия:

1. Элективность — отношение относительного значения данного пищевого ингредиента в рационе к относительному значению того же ингредиента в пищевом комплексе.

2. Индекс пищевого сходства, или  $fc$  — коэффициент (food coincidence), представляющий сумму частей общих ингредиентов рационов, каждый из которых принят за 100.

3. Объем конкуренции — отношение той части рациона (его качественного состава) питающихся животных, из-за которой последние конкурируют, к общему их рациону. Количественным по-



казателем объема конкуренции является индекс пищевого сходства.

4. Напряжение конкуренции — отношение потребности питающихся животных в той пище, из-за которой они конкурируют, к ее наличию.

5. Сила конкуренции — результирующий показатель конкуренции, пропорциональный объему ее и напряжению. Эта величина может быть выражена и в относительных единицах, не дающих возможности сравнивать цифры, полученные в различных условиях и в абсолютных единицах с поправкой на плотности питающихся животных и пищи, а также на несовпадение пастбищ конкурирующих видов.

Если принять (символика наша):

- $P_1$  и  $P_2$  — биомасса двух конкурирующих видов;  
 $p_1, p_2, \dots, p_n$  — биомасса отдельных ингредиентов пищи;  
 $r_1, r_2, \dots, r_n$  — ингредиенты рациона первого вида в долях от целого рациона, где  $\Sigma r = 100$ ;  
 $r_1'', r_2'', \dots, r_n''$  — то же для второго вида;  
 $E$  — показатель элективности;  
 $fc$  — степень пищевого сходства (объем конкуренции);  
 $h$  — напряжение конкуренции;  
 $s$  — сила конкуренции в относительных единицах;  
 $S$  — сила конкуренции в абсолютных единицах,

то положения Шорыгина можно дать в виде уравнений

$$E_i = \frac{r_i}{p_i};$$

$$fc = \Sigma r_{\min}^*;$$

$$h = \frac{E_i' P_1 + E_i'' P_2}{P_1 + P_2} = \frac{r_i' P_1 + r_i'' P_2}{p_i (P_1 + P_2)}; \quad **$$

$$s = fc \cdot h = \frac{r_i' P_1 + r_i'' P_2}{p_i (P_1 + P_2)} \Sigma r_{\min};$$

$$S = \frac{s (P_1 + P_2)}{\Sigma p} = \frac{(P_1 + P_2) (r_i' P_1 + r_i'' P_2) \Sigma r_{\min}}{p_i (P_1 + P_2) \Sigma p}$$

Как видно  $S$  представляет собой  $s$ , умноженное на биомассу хищников и деленное на биомассу пищи. Шорыгин справедливо приравнивает это отношение  $F/B$  коэффициенту Альма.

\* То есть если  $r_1' > r_1''$ ;  $r_2' < r_2''$  и т. д., то суммируются все наименьшие значения общих ингредиентов.

\*\* Как видно,  $h$  представляет среднее взвешенное из  $E$ .

Пользуясь в основной своей работе приведенными соотношениями, Шорыгин вместе с тем признает, что более правильным для перехода от  $s$  к  $S$  использовать не коэффициент  $F_1 B$ , а отношение суточного рациона к биомассе пищи, то есть экотрофический коэффициент [33]. Тогда  $S$  будет равно  $\frac{sr}{\Sigma p}$ .

Как видно, количественные показатели Шорыгина, данные в словесной принципиальной форме, и реальные соотношения отдельных элементов, используемые автором для конкретных расчетов, не всегда соответствуют друг другу. Главным образом это касается способа вычисления напряжения конкуренции ( $h$ ), которое в словесной формулировке выглядит совершенно иначе. Поэтому, в дальнейших работах Шорыгин несколько модифицировал свои построения, сведя все расчеты по пищевым отношениям к одной формуле

$$S = \frac{100(r'_i + r''_i)}{p_i} fc.g,$$

где:  $r'_i$  и  $r''_i$  — величины потребления данного ингредиента двумя конкурентами, выраженные в единицах веса с единицы пространства;  
 $g$  — совпадение пастбищ.

Таким образом, напряжение конкуренции  $h = \frac{r'_i + r''_i}{p_i}$ , что достаточно конкретно и формально значительно проще, чем раньше.

Если принять, что  $S_1, S_2 \dots S_n$  — сила конкуренции из-за отдельных ингредиентов, то их сумма ( $S_1 + S_2 + \dots S_n = \Sigma S$ ) представляет общую силу конкуренции, наблюдающуюся между двумя данными видами.

Силу конкуренции Шорыгин предлагает выражать в виде именованных единиц конкалий (от *concurrentia alimentaris*), понимая под одной конкалией (1  $C_o$ ) конкуренцию двух видов из-за  $1/100$  общего состава их пищи, при суточном потреблении последней, равном  $1/100$  ее наличия.

В последней работе Шорыгина распространяет данное уравнение и на внутривидовую конкуренцию, правда, без проверки ее применимости на фактическом материале. В этом случае формула приобретает вид

$$S = \frac{100 r_i}{p_i} fc,$$

причем  $fc$  в этих условиях выражается процентом данного ингредиента от общего рациона.

Количественные показатели интенсивности пищевых отношений, предложенные Шорыгиным, при неоспоримых достоинствах имеют спорные моменты, ограничивающие их применение. Буду-

чи лимитирован спецификой стандартно собранных исходных данных, которые уже после послужили материалом для изучения пищевых отношений рыб, Шорыгин был вынужден и способы количественного выражения интенсивности изучаемого процесса приспособлять к ранее полученным данным, чрезвычайно ограничивающим подобный анализ вообще. Этот отпечаток специфики исходного фактического материала особенно чувствуется на первом варианте показателей. Во втором варианте Шорыгин вводит новую исходную величину — рацион, что бесспорно является значительным шагом вперед. Однако, как нам представляется, и второй вариант не свободен от ряда недостатков.

Во-первых, «объем конкуренции», выражаемый сходством пищевых спектров, не может служить мерой какого-либо процесса, поскольку такое сходство является не следствием напряженности процесса, а его предпосылкой. Вместе с тем очевидно, что мерой любого явления может служить лишь результат последнего, но не условия, влияющие на него. Поэтому применение данного показателя для оценки конкуренции неправомерно, хотя этот показатель безусловно интересен, как один из факторов, влияющих на конкуренцию.

Во-вторых, «напряжение конкуренции», как это видно из приведенных соотношений, идентично предложенному нами экотрофическому коэффициенту, служащему для количественной оценки интенсивности выедания данного ингредиента или всего пищевого комплекса в целом. Мы сомневаемся в том, что и эта величина может служить мерой данного процесса, поскольку величина рациона является функцией многих переменных, ряд которых совершенно не связан с явлением конкуренции. Например, большая или меньшая доступность данных пищевых форм, распространение и пр., будут в значительной степени определять интенсивность их выедания, хотя очевидно, что все эти моменты не имеют непосредственного отношения к конкуренции.

Отсюда и произведение «объема конкуренции» на «напряжение конкуренции», называемое Шорыгиным «сила конкуренции», является интересным экологическим показателем, но не отвечающим своему первоначальному назначению как величины, характеризующей интенсивность пищевых отношений. Особенно нецелесообразно пользоваться одним из этих частных показателей, например объемом конкуренции, дающим лишь представление об одном факторе, влияющем на нее. Это можно показать на простом примере.

Предположим, что имеется настолько избыточное количество пищи, что питающиеся животные даже при абсолютном совпадении рационов не вступают в конкурентные взаимоотношения, т. е. не вынуждены бороться за пищу. Тогда интенсивность конкуренции фактически равна нулю, а «объем конкуренции» достигает максимальной величины. Мы остановились на этом моменте, так как наблюдаются случаи, когда для суждения об интенсивности

конкуренции [27] применяют только один показатель — сходство состава пищи.

В-третьих, существенным недостатком показателей Шорыгина является их свойство выражать лишь интенсивность процесса, возникающего между конкурентами, при отсутствии возможности дифференциальной оценки воздействий, оказываемых данным явлением на характер питания каждого из конкурирующих видов<sup>1</sup>. Тем самым теряется возможность решить для каждой пары конкурентов, который из них обладает большей потенцией в борьбе за пищу. Вместе с этим, сравнительная оценка конкурентной активности вида, по нашему мнению, является первоочередной задачей исследования в данной области.

Наконец, сомнительна возможность применения предложенных показателей для количественного анализа внутривидовых отношений. Ввиду отсутствия конкретных примеров, данное соображение мы высказываем в предположительной форме.

Приведенные критические замечания не умаляют чрезвычайно большого значения исследований Шорыгина, впервые в полном объеме поставившего проблему пищевых отношений на путь количественного анализа и давшего, исходя из своих построений, критический разбор огромного фактического материала<sup>2</sup>.

Работы экологов, занимавшихся изучением динамики численности популяций, в первую очередь Гаузе, при высоком техническом уровне проведенных исследований, имеют для нас побочный интерес, так как наша задача заключается в анализе механизма пищевых отношений, тогда как в названных работах пища служила лишь предпосылкой, а непосредственно регистрируемыми величинами — численность популяций. Вместе с тем, связь между интенсивностью питания и темпом размножения и отмирания организмов настолько сложна и зависит от такого количества привходящих моментов, что найти функциональную зависимость динамики населения от условий его питания в настоящее время не представляется возможным. Поэтому, отправным пунктом являлись для нас работы Шорыгина, и наши исследования мы расцениваем как продолжение их, с применением новых принципов и методов изучения явления косвенных пищевых отношений.

Интересным продолжением анализа косвенных пищевых отношений у рыб являются работы Никольского. На них мы остановимся подробнее при обсуждении полученных нами материалов.

<sup>1</sup> Предложенные Шорыгиным понятия пищевой активности и пищевой пластичности имеют иное содержание и не отвечают сформулированному выше требованию.

<sup>2</sup> Следует указать также на интересную работу Владимировой и Смирнова [12] по конкуренции личинок мух. В работе широко используется метод математической интерпретации полученных данных. Однако, поскольку регистрируемыми величинами в этой работе служат конечные размеры соконкурентов (вернее, их куколок), а также процент наблюдаемого отхода, с нашими данными их сопоставить трудно.

## КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ КОСВЕННЫХ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ

При разработке методов количественной оценки интенсивности косвенных пищевых отношений мы исходим из следующих представлений.

Пищевые отношения, кроме случаев типа хищник → жертва, обычно представляют активную или пассивную борьбу за пищу. Там, где этой борьбы нет, трудно констатировать характер отношений, даже если рационы животных полностью совпадают. Четкое отношение возникает тогда, когда животные начинают оказывать влияние друг на друга, причем это влияние отражается на характере их питания. Другими словами, пищевые косвенные отношения животных есть такой тип отношений, вследствие которых создаются новые условия питания, в свою очередь определяющие интенсивность последнего.

Изменение характера питания, как следствие взаимоотношений питающихся животных, может быть двух видов. С одной стороны, любые условия, осложняющие питание, приведут к снижению абсолютных величин рационов, с другой стороны, в результате естественного стремления животного компенсировать недостаток питания за счет менее излюбленных и менее потребляемых ингредиентов пищевого комплекса (если таковые имеются), произойдет качественное изменение рациона.

Следовательно, непосредственными и наиболее объективными показателями интенсивности и характера пищевых отношений будут те изменения в питании животных, которые произойдут в результате этих отношений.

Поскольку такие изменения могут иметь двоякую природу, чисто количественную, с одной стороны, и качественную, с другой, то для оценки интенсивности процесса необходимо пользоваться двумя типами показателей. Первый тип регистрирует снижение общих значений рационов, второй — сдвиги в качественной характеристике, выражаемой показателями селективности.

Количественное выражение интенсивности любого процесса всегда относительно и возможно лишь при переходе системы из одного состояния в другое. Количественная оценка интенсивности пищевых отношений также относительна и требует в качестве исходного положения выбор некоторого стандартного состояния.

В идеальном случае таким состоянием будет фактическое отсутствие какой-либо конкуренции.

Исходя из этих соображений, мы предлагаем следующие два показателя для оценки различных сторон проявления косвенных пищевых отношений.

1. Показатель количественного эффекта косвенных пищевых отношений, который мы обозначили символом  $\alpha$ .

Этот эффект можно оценить отношением сдвига в величине общего рациона, которое наблюдается в результате возникших

косвенных пищевых отношений, к исходной величине рациона, когда эти взаимоотношения отсутствуют.

$$\alpha = \frac{r_o - r_c}{r_o},$$

где:  $r_o$  — начальная величина рациона;

$r_c$  — величина рациона, наблюдаемая в результате сложившихся условий питания.

Если за исходную величину рациона мы примем его максимальное значение в данных условиях, что практически осуществляется при изолированном питании одного животного, то, обозначив этот максимальный рацион через  $R$ , получаем

$$\alpha = \frac{R - r}{R}.$$

Предельные значения, в которых может изменяться показатель  $\alpha$ , будут 0 и +1. В некоторых случаях наблюдается более интенсивное совместное питание животных при некоторой оптимальной плотности населения последних, чем питание одного изолированного животного. В этих случаях рационы повышаются по сравнению с исходными и величина  $\alpha$  получает отрицательное значение. Это положительное действие агрегатных условий жизни можно рассматривать как явление диаметрально противоположное конкуренции. Отсюда знак показателя  $\alpha$  обратен знаку изменения интенсивности питания.

2. Показатель качественного эффекта косвенных пищевых отношений, обозначаемый нами символом  $\beta$ .

Предположим, что при некотором состоянии экологической системы, наблюдение за животным дает следующий набор показателей элективности<sup>1</sup> (по числу ингредиентов пищи)  $E'_1, E'_2, E'_3 \dots E'_n$ . При переходе системы в новое состояние, определяемое новым условием — возникшими пищевыми отношениями, показатели элективности приобретают новые значения  $E''_1, E''_2, E''_3 \dots E''_n$ . Тогда сдвиги для каждого ингредиента соответственно равняются  $E'_1 - E''_1 = \Delta E_1, E'_2 - E''_2 = \Delta E_2, E'_3 - E''_3 = \Delta E_3 \dots E'_n - E''_n = \Delta E_n$ .

Отсюда сумма всех сдвигов для всех ингредиентов пищи будет величина, равная  $\Sigma \Delta E$ , а средняя величина сдвига для одного ингредиента, при общем их числе, равном  $n$ , будет  $\frac{\Sigma \Delta E}{n}$ .

Эту величину мы и предлагаем использовать как меру качественного эффекта пищевых отношений с той лишь оговоркой, что,

<sup>1</sup> Показатели элективности, как указано выше, вычисляются по формуле  $E_i = \frac{r_i + p_i}{r_i + p_i}$ , где  $r_i$  — относительное значение данного ингредиента в рационе,  $p_i$  — относительное значение того же ингредиента в пищевом комплексе внешней среды.

поскольку указанные сдвиги элективности, определяемые новыми условиями питания, могут быть и в направлении уменьшения и в направлении увеличения избираемости тех или иных пищевых объектов, нам безразличен знак величин  $\Delta E$ , но важны лишь их абсолютные значения. Таким образом, в окончательной форме показатель  $\beta$  выражается следующим образом:

$$\beta = \frac{\sum |\Delta E|}{n},$$

т. е. показатель  $\beta$  равен сумме абсолютных уклонений коэффициентов элективности ( $E$ ) от их первоначального значения, деленной на число составных частей пищи ( $n$ ).

За исходное значение показателей элективности наиболее удобно принимать такое положение, когда данное животное питается исключительно излюбленной частью пищевого комплекса, игнорируя все прочие. Этот гипотетический случай, как правило, не осуществляющийся на практике, удобен в том отношении, что отпадает необходимость ставить дополнительные контрольные опыты. Вместе с тем, принятое положение является идеальным, предельным выражением отсутствия пищевых противоречий.

Величины показателей  $\beta$  следует принимать в двух значениях: если суммы абсолютных значений  $E$  с течением времени или увеличением популяций животных - потребителей уменьшаются ( $\sum_0 |E| > \sum_1 |E| > \sum_2 |E| \dots$ ), то  $\beta$  положительно (случай отрицательного влияния животных-потребителей друг на друга), если суммы абсолютных значений увеличиваются ( $\sum_0 |E| < \sum_1 |E| < \sum_2 |E| \dots$ ), то  $\beta$  отрицательно (случай положительного взаимного влияния потребителей пищи).

Укажем также на следующую возможность при вычислении показателей  $\beta$ . В случае, если один или несколько показателей элективности  $|E|$  имеют в процессе происходящих сдвигов точку перегиба, то  $\Delta E$  равняется величине от исходного значения  $E_0$  до точки перегиба [ $E_{\max}$ ] плюс величина от последней до конечного значения  $E_1$ . Например,

$$\Delta E = (E_{\max} - E_0) + (E_{\max} - E_1) = 2E_{\max} - (E_0 + E_1).$$

В случае двух или нескольких точек перегиба эти рассуждения необходимо продолжить.

Таким образом, величина  $\beta$  в пределе колеблется от 0 до 2. В случае наличия двух или нескольких точек перегиба она может быть больше 2. При положительном воздействии потребителей друг на друга  $\beta$  приобретает отрицательное значение.

Нам кажется, что предлагаемые показатели при простоте их формул наиболее правильно и полно отображают биологическую сущность пищевых отношений. В отличие от индексов Шорыгина, предлагаемые показатели обладают рядом существенных преимуществ.

Во-первых, при помощи показателей  $\alpha$  и  $\beta$  можно измерить степень влияния одного конкурента на каждый из конкурирующих видов в отдельности.

Во-вторых, они одинаково пригодны для межвидовых и внутривидовых отношений.

В-третьих, эти показатели дают возможность измерить интенсивность пищевых отношений для одной формы потребителя.

В-четвертых, наш способ позволяет непрерывно регистрировать напряженность процесса по мере появления изменений как в наблюдаемой системе, так и в окружающей среде.

Наконец, как мы увидим в дальнейшем, эти показатели могут служить универсальными мерами условий питания, частным случаем которых являются косвенные пищевые отношения.

### ФОРМЫ КОСВЕННЫХ ПИЩЕВЫХ ОТНОШЕНИИ

Отличительной особенностью нашего подхода к разбираемой проблеме является то, что пищевые отношения нами рассматриваются в первую очередь не как фактор эволюции вида, но, главным образом, как экологический процесс, выражаемый в определенных, количественно измеряемых категориях.

Эволюционное значение пищевых отношений может стать объектом научного анализа лишь на основании четкого понимания следующего звена процесса — функциональной зависимости интенсивности размножения и, в равной степени, скорости вымирания животных от характера их питания. В настоящее время последний вопрос находится в состоянии почти полной неизученности, особенно в отношении выяснения количественных зависимостей. Поэтому ведущим принципом наших исследований явилось изучение действия, оказываемого пищевыми отношениями на характер и интенсивность питания различных животных одного или нескольких видов.

Последнее обстоятельство, как указывалось выше, является наиболее типичной чертой, отличающей наш подход к данной проблеме от основных положений исследователей, оперирующих величинами численности популяций, и оно же определило выбор принципа классификации форм косвенных пищевых отношений.

Признаками, которые легли в основу для деления различных форм косвенных отношений, являются особенности, характеризующие состав питающихся совместно животных, особенности пищи, за которую борются животные, и те изменения в характере питания, которые являются следствием косвенных отношений. Все эти моменты, естественно, находятся в тесной взаимосвязи, поэтому принятая схема различных форм отношений приобретает несколько искусственный характер, обычный для классификаций любых биологических понятий или явлений.



Очевидно, что одним из наиболее существенных моментов при анализе форм косвенных пищевых отношений является состав экологической системы, в которой разворачивается данное явление. Сосредоточив наши исследования на вопросах анализа механизма явления, мы пришли к необходимости при изложении фактического материала не употреблять без оговорок понятия межвидовые и внутривидовые отношения. В данном случае важным обстоятельством для нас является факт неравнозначности (в трофическом отношении) животных, вступающих между собой в косвенные пищевые отношения. Вопрос о том, чем же определяется данная неравнозначность, принадлежностью ли к различным систематическим группам или другими моментами, является фактом, который будет приниматься во внимание лишь при обсуждении полученных результатов.

Поэтому мы пользуемся при классификации косвенных отношений следующими определениями: 1) гомоконкуренция — отношения в системе, характеризующейся практической однородностью всех питающихся особей и 2) гетероконкуренция — отношения, наблюдаемые при составе животных, отличающихся между собой в пищевой потенции. Очевидно, что межвидовые косвенные отношения, как правило, являются гетероконкуренцией. Однако логически возможно допустить случай, когда животные, относящиеся к различным видам, настолько соответствуют по особенностям питания друг другу, что возникающий между ними характер косвенных отношений может быть определен как гомоконкуренция. Реально же ожидать такого совпадения трофических возможностей у животных различных видов, повидимому, нельзя.

Наоборот, внутривидовые косвенные отношения весьма часто можно рассматривать как гетероконкуренцию. Достаточно указать на возрастные различия в характере питания, неравенство отдельных особей данной популяции в физиологическом состоянии, половые различия<sup>1</sup> и пр., чтобы убедиться в необходимости анализировать подобную систему как комплекс весьма гетерогенный по своему составу. Следовательно, и методы его анализа должны быть соответственно иными, чем при изучении гомогенных систем. В свою очередь, гомоконкуренция, как правило, будет осуществляться при условии одновидового состава животных. Однако, как видно из предыдущих рассуждений, разворачивающийся среди этих животных процесс для целей, поставленных в настоящей работе, следует назвать не внутривидовой конкуренцией, а гомоконкуренцией.

С точки зрения анализа процессов видообразования замена понятия «межвидовая конкуренция» понятием «гетероконкуренция» невозможна. Но эта замена правильна и необходима при

---

<sup>1</sup> Половые различия в питании рыб известны по работам Никольского [57], Воробьева [15] и других.

анализе механизма косвенных отношений, как некоторого биологического процесса.

Не меньшее значение имеет характер пищи, за обладание которой разворачивается соревнование. Здесь мы также можем наметить два принципиально отличных положения. При одном — состав пищи представляется совершенно однородным, при втором — пищевой комплекс складывается из ингредиентов, часть которых избираемо поглощается с большей интенсивностью, чем другие.

Принципиальная разница этих двух кардинальных условий осуществления косвенных пищевых отношений заключается, следовательно, в том, что в первом случае ухудшение условий питания, являющееся естественным результатом конкуренции, не может быть компенсировано хотя бы частичным переходом данного животного на качественно иной рацион. Во втором случае такая перемена неизбежно осуществляется. Переход же на иной рацион вызовет изменение показателей элективности, следовательно, и весь анализ процесса потребует привлечения иного аппарата исследования.

Питание конкурирующих животных в условиях моно- или полифагии органически связано с характером сдвигов в их рационах, которые мы условились выражать показателями  $\alpha$  и  $\beta$ . Действительно, если процесс строго монофагичен, то тем самым исчезает возможность качественного сдвига рационов. С другой стороны, при полифагии возможны сдвиги в абсолютных величинах рационов и в их качественном составе. Следовательно, в этом случае будут налицо обе формы изменений, измеряемых показателями  $\alpha$  и  $\beta$ .

Забегая вперед, укажем еще на одно подразделение косвенных пищевых отношений: на простые и осложненные. Разграничение этих понятий относится непосредственно к механизму осуществления отношений и будет разобрано в следующей главе.

Таким образом, формы косвенных пищевых отношений мы различаем по составу питающихся животных (гомоконкуренция и гетероконкуренция), по характеру пищи (монофагия и полифагия<sup>1</sup>), по характеру изменения рационов (качественные и количественные изменения), по механизму осуществления отношений (отношения простые и осложненные).

Нам кажется, что перечисленные формы пищевых отношений достаточно полно охватывают различные случаи изучаемого явления. С другой стороны, как будет показано ниже, они доступны для конкретного анализа, который в конечном счете и является основной задачей наших исследований.

<sup>1</sup> Рассуждая строго формально, данное подразделение относится не столько к формам отношений, сколько к условиям их осуществления. Однако, учитывая принципиальное значение этих понятий, мы также считаем возможным дать их определение и разобрать одновременно с формами пищевых отношений.

## ГОМОКОНКУРЕНЦИЯ ПРИ МОНОФАГИИ

Анализ любого сложного и многогранного явления, каковым, в частности, являются пищевые отношения, должен производиться путем естественного перехода от наиболее простых систем к постепенно и последовательно усложняющимся. Этот очевидный принцип в применении к разбираемой проблеме диктует необходимость найти основные количественные закономерности в системе, состоящей из практически однородных животных, питающихся однородной же пищей. По принятой терминологии этот случай относится к гомоконкуренции, осуществляющейся в условиях монофагии.

Неизбежной предпосылкой для нахождения путей конкретного анализа данного процесса является хотя бы априорное представление о механизме осуществления анализируемого факта. Можно наметить два основных фактора, определяющих интенсивность и направленность гомоконкуренции.

Во-первых, наличие нескольких животных, использующих данные запасы пищи, приводит к очевидному положению, что на долю каждого отдельного индивидуума будет приходиться тем меньше пищи, чем выше число питающихся животных. Следовательно, в этом случае действующим началом будет уменьшение пищевых ресурсов, находящихся в обратной зависимости к численности популяций животных.

Во-вторых, в результате совместного пребывания и одновременного питания в пределах одного общего ареала неизбежно должны возникнуть более или менее активные воздействия одной особи на другую.

Следствием этих обоих моментов и будет та или иная напряженность отношений.

Ранее мы рассмотрели закономерности, определяющие интенсивность питания животного в зависимости от концентрации пищевого материала. Мы исходили из предположения, что скорость питания пропорциональна разности между максимально возможным для данного животного рационом ( $R$ ) и рационом ( $r$ ), реально получаемым этим животным в соответствующих экологических условиях при некоторой степени концентрации пищевого материала ( $p$ ). Отсюда дифференциальным выражением искомой зависимости является уравнение

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

где:  $k$  — соответствующий коэффициент пропорциональности.

Интегрируя данное уравнение, получаем

$$r = R(1 - e^{-kp}),$$

что дает возможность рассчитать интенсивность питания как функцию степени концентрации пищи.

Это теоретическое предположение, как показано выше, было подвергнуто тщательной экспериментальной проверке, давшей хорошее подтверждение представлениям, изложенным выше.

Отсюда легко перейти к нахождению зависимости количественных изменений показателя конкуренции  $\alpha$  от концентрации пищи. Если мерой количественных изменений показателя  $\alpha$  является, как нами принято, выражение

$$\alpha = \frac{R-r}{R},$$

то, подставляя соответствующее значение  $r$  и сделав надлежащее преобразование, получаем:

$$\alpha = \frac{R-r}{R} = \frac{R - R(1 - e^{-kp})}{R} = e^{-kp}.$$

Следовательно, в простейшем случае, когда пищевые отношения определяются исключительно запасами пищи, приходящейся на каждого отдельного животного, их количественной мерой служит указанная функция.

Экспериментальная проверка данной зависимости может быть осуществлена лишь при изолированном содержании и кормлении подопытного животного. Только в этом случае полностью элиминируется второй фактор — воздействия, оказываемые животными друг на друга.

Однако при достаточно большом ареале питания и небольших группах подопытных рыб с обязательным условием, что величина этих групп в отдельных опытах одной серии абсолютно одинакова, возможно получить мало искаженные показатели этого типа отношений.

Используя материалы, полученные для определения интенсивности питания в зависимости от концентрации пищи (см. главу III), мы вычислили значение показателей  $\alpha$  для трех систем (табл. 36).

1. Карп → неживой корм.
2. Вобла → личинки хирономид.
3. Уклея → *Daphnia pulex*.

В каждом опыте было по пять рыб.

Размеры максимальных рационов рыб были найдены эмпирически: для первой системы  $R_1 = 292,0$  мг, для второй —  $R_2 = 198,0$  мг, для третьей —  $R_3 = 90,0$  мг.

Таким образом, в окончательной форме искомые зависимости с подстановкой вычисленных коэффициентов выразятся уравнениями:

$$\alpha_1 = 10^{-0,1688 p}$$

$$\alpha_2 = 10^{-0,2113 p}$$

$$\alpha_3 = 10^{-0,1917 p}$$

Для удобства расчетов основания натуральных логарифмов нами заменены на основания десятичных. Следовательно, соответственно изменились и численные значения коэффициентов.

Таблица 36

Изменения показателя количественного эффекта простых отношений ( $\alpha$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ )

Концентрация пищи ( $p$ )	Карп→неживой корм		Вобла→личин- ки хирономид		Уклея→ <i>D.</i> <i>pulex</i>	
	$r_1$	$\alpha_1$	$r_2$	$\alpha_2$	$r_3$	$\alpha_3$
1	96,8	0,67	75,8	0,62	35,1	0,72
2	150,0	0,49	121,4	0,39	47,2	0,48
3	203,1	0,30	143,7	0,27	64,4	0,28
4	229,3	0,22	171,8	0,13	77,0	0,14
5	254,1	0,16	183,2	0,07	76,2	0,15
6	265,4	0,09	191,9	0,03	81,5	0,09
7	264,8	0,09	178,8	0,10	92,3	-0,03
8	281,9	0,03	190,0	-0,04	89,3	0
9	292,0	0	201,6	-0,02	90,2	0
10	291,3	0	198,9	0	83,0	0,08

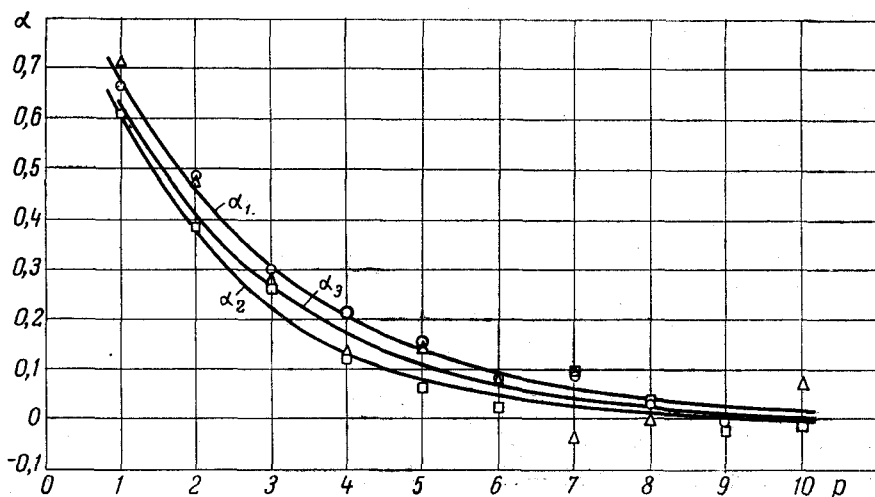


Рис. 31. Изменения показателя количественного эффекта простых отношений ( $\alpha$ ) в зависимости от степени концентрации пищи ( $p$ ):

$\alpha_1$ —карп→неживой корм;  $\alpha_2$ —вобла→личинки хирономид;  $\alpha_3$ —уклея→*Daphnia pulex*.

В соответствии с этими уравнениями построены кривые (рис. 31), а также нанесены эмпирические точки. Как видно, степень совпадения теоретически найденной зависимости и эксперимен-

тальных данных не оставляет сомнения в правильности общего принципа расчетов.

Аналогичные опыты были затем поставлены специально для определения величин показателей  $\alpha$  на ином материале, в иной обстановке и при точном соблюдении исходного условия — содержания рыб в изолированном состоянии.

Рыб помещали в большие кристаллизаторы — аквариумы площадью около  $1200 \text{ см}^2$ . Пищей служили личинки хирономид и неживой корм (пшено). Корм по дну аквариума распределяли возможно равномерно.

За единицу концентрации пищи принимался  $1 \text{ мг}$  пищи на  $1 \text{ см}^2$  дна аквариума. Температура в различных сериях колебалась от  $11$  до  $14^\circ$ , но в каждой серии во всех отдельных аквариумах она была совершенно одинакова. Всего было изучено четыре комбинации:

4. Карп → личинки хирономид.
5. Карп → неживой корм.
6. Золотая рыбка → неживой корм.
7. Амиурус → личинки хирономид.

Размеры подопытных рыб в каждой серии были также одинаковыми: карп в первом случае весил  $14 \text{ г}$ , во втором —  $11 \text{ г}$ , золотая рыбка —  $18 \text{ г}$ , амиурус —  $3,5 \text{ г}$ . В зависимости от особенностей питания подопытных рыб варьировалась длительность кормления: для карпа она составила  $20 \text{ мин.}$ , для золотой рыбки —  $30 \text{ мин.}$  и для амиуруса —  $2 \text{ час.}$

Специальными опытами при избыточной пище были установлены размеры максимальных рационов. Коэффициенты пропорциональности ( $\alpha$ ) вычислены методом наименьших квадратов. Таким образом мы получили следующие величины параметров для каждой системы:

- |                         |                   |
|-------------------------|-------------------|
| 4. $R = 700 \text{ мг}$ | $\alpha = 0,1702$ |
| 5. $R = 545 \text{ ,}$  | $\alpha = 0,1711$ |
| 6. $R = 1230 \text{ ,}$ | $\alpha = 0,0990$ |
| 7. $R = 380 \text{ ,}$  | $\alpha = 0,1106$ |

Результаты опытов приведены в табл. 37. На основании найденных параметров, пользуясь приведенным выше уравнением, построены кривые, устанавливающие связь показателей  $\alpha$  со степенью концентрации пищевого материала. Как видно, и в этом случае мы имеем достаточно надежное совпадение теоретических кривых с наблюдаемыми величинами (рис. 32, А, Б, В).

Разобранный случай лишь условно может быть отнесен к явлению косвенных пищевых отношений, поскольку в каждом опыте находилось лишь одно изолированное животное. Однако необходимость найти количественную оценку рациона заставила прибегнуть к решению задачи именно таким путем, ибо разграничить влияние обеих охарактеризованных выше форм конкуренции (простой и осложненной) при одновременном действии их не представляется возможным.

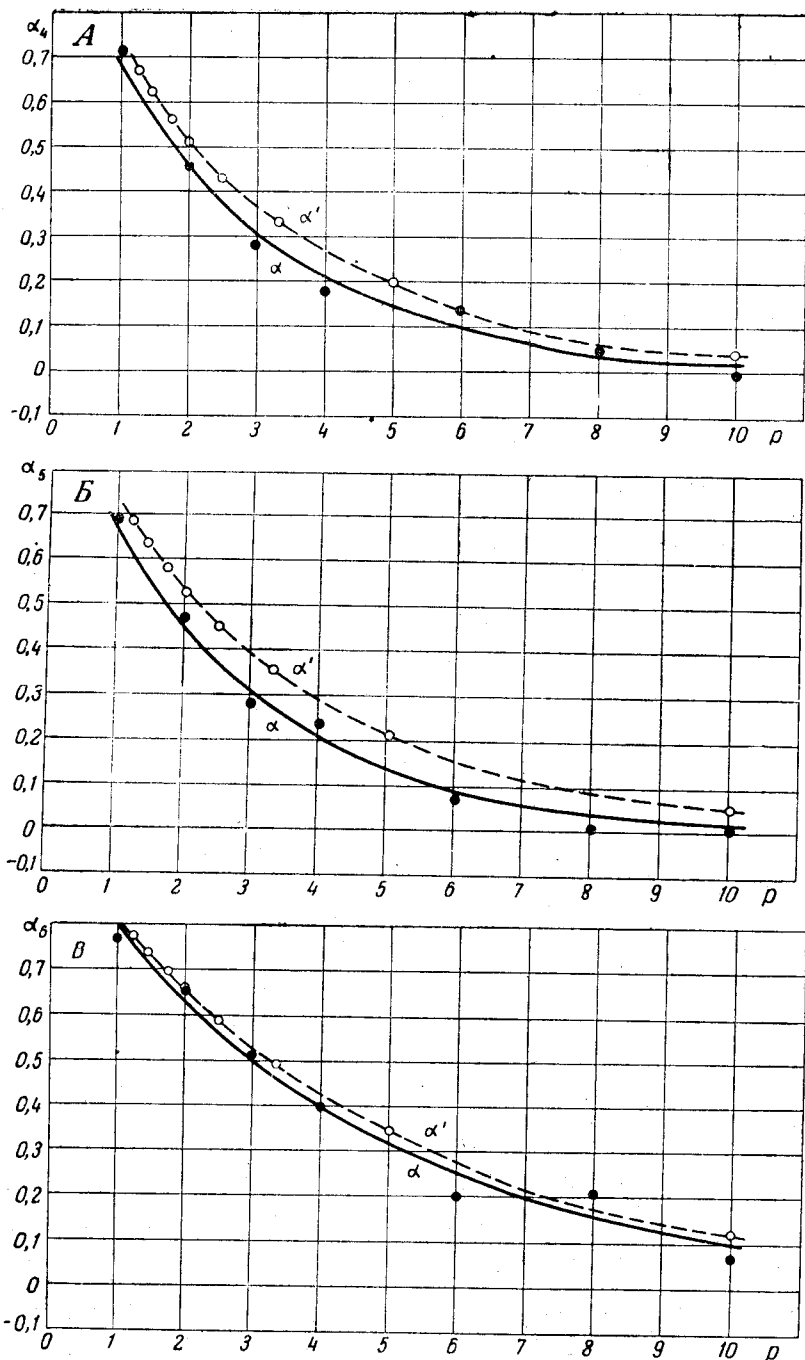


Рис. 32. Сопоставление вычисленных ( $\alpha$ ) и наблюдаемых ( $\alpha_1$ ) показателей количественного эффекта простых отношений в зависимости от степени концентрации пищи ( $p$ ):

А—система карп → личинки хирономид; Б—система карп → неживой корм; В—система золотая рыбка → неживой корм.

Установление же только что найденных закономерностей позволяет подойти к решению второй задачи—количественной оценке влияния, оказываемого на интенсивность питания совместным пребыванием животных.

Уже ориентировочные опыты показали, что при прочих равных условиях, и в том числе при равном количестве пищи на одного потребителя, рационы рыб при совместном питании, как правило, несколько ниже, чем при питании изолированной особи. Другими словами вместо равенства  $r = R(1 - e^{-kp})$  и  $\alpha = e^{-kp}$  мы будем иметь неравенства типа  $r' \neq R(1 - e^{-kp})$  и  $\alpha' \neq e^{-kp}$ , где  $r'$  и  $\alpha'$  соответственно величины рационов и показатели пищевых отношений, наблюдаемые при групповом питании подопытных животных. Связь между этими величинами будем принимать, как и прежде, в виде выражения.

$$\alpha' = \frac{R - r'}{R}.$$

Следовательно, для количественной оценки этих новых отношений, интенсивность которых определяется не удельной концентрацией пищи, а новым качеством, возникающим при групповом питании, должен быть найден соответствующий показатель. Этот показатель (условимся обозначать его символом  $\nu$ ) должен удовлетворять следующим требованиям.

1. Его абсолютные размеры во всей амплитуде возможных изменений должны соответствовать порядку величин показателя  $\alpha$ , колеблющегося в пределах от 0 до 1.

2. Быть естественно связанным с принятыми выше показателями ( $r$  и  $\alpha$ ).

3. Быть достаточно простым и удобным для вычисления.

Всем этим требованиям отвечает выражение

$$\nu = \frac{r - r'}{r}$$

т. е. разность, наблюдаемая при равной удельной концентрации пищи, между рационами изолированно питающегося животного и питающегося в присутствии других особей, отнесенная к рациону изолированного животного. Как видно, это выражение аналогично уравнению, принятому для вычисления  $\alpha$ , с той лишь разницей, что вместо максимального рациона ( $R$ ) берется величина  $r$ , найденная при помощи изолированного содержания единичного подопытного животного. Следовательно, и размах возможных изменений  $\nu$  заключается в пределах от 0 до 1, причем, когда в результатах совместного пребывания животных размеры рациона  $r'$  становятся равными нулю, показатель превращается в единицу, когда же  $r'$  остается равным  $r$ , то  $\nu$  равно нулю.

Отсюда легко найти все необходимые соотношения. Если

$$\nu = \frac{r - r'}{r}, \text{ то } r' = r(1 - \nu).$$



Подставляя значение  $r$ , получаем:

$$r' = R(1 - e^{-\kappa p})(1 - \nu).$$

Таким образом, величина  $1 - \nu$  является той поправкой, которую нужно ввести в приведенное выше неравенство, чтобы превратить его в равенство.

Так как

$$\alpha' = \frac{R - r'}{R}, \text{ то } \alpha' = \nu + \alpha(1 - \nu).$$

Подставляя опять-таки значение  $\alpha$ , имеем:

$$\alpha' = \nu + e^{-\kappa p}(1 - \nu).$$

Отсюда можно получить также значение  $\nu$  на основании величин  $\alpha$  и  $\alpha'$ .

Поскольку

$$\alpha = \frac{R - r}{R} \text{ и } \alpha' = \frac{R - r'}{R}, \text{ то } r = R(1 - \alpha) \text{ и } r' = R(1 - \alpha').$$

Следовательно,

$$\nu = \frac{r - r'}{r} = \frac{R(1 - \alpha) - R(1 - \alpha')}{R(1 - \alpha)} = \frac{\alpha' - \alpha}{1 - \alpha}.$$

Экспериментально значения  $\nu$  определены в тех же системах, которые служили для нахождения величин  $\alpha$  при изолированном питании животных. Техника опытов для каждой системы была совершенно идентична описанной выше с той лишь разницей, что вместо одного животного в ряд аквариумов помещали последовательно возрастающие группы рыб. Общее количество пищи равнялось 20 р, т. е. 20 мг на 1 см<sup>2</sup>. Количество потребленного корма

Таблица 37

Изменения показателя количественного эффекта простых отношений ( $\alpha$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ )

Концентрация пищи ( $p$ )	Карп → личинки хирономид		Карп → неживой корм		Золотая рыбка → неживой корм		Амиурус → личинки хирономид	
	$r_4$ в мг	$\alpha_4$	$r_5$ в мг	$\alpha_5$	$r_6$ в мг	$\alpha_6$	$r_7$ в мг	$\alpha_7$
1	202	0,71	160	0,69	283	0,77	80	0,79
2	378	0,46	289	0,47	430	0,65	137	0,64
3	504	0,28	392	0,28	603	0,51	224	0,41
4	574	0,18	414	0,24	738	0,40	224	0,41
6	602	0,14	507	0,07	985	0,20	301	0,21
8	664	0,05	545	0,01	971	0,21	334	0,12
10	698	0	545	0,01	1083	0,12	361	0,05

определяли на основании разницы между заданным и оставшимся несъеденным количеством пищи. Визуальным наблюдением устанавливалось, что все подопытные рыбы питаются более или менее равномерно.

Поскольку данная концентрация пищи в этих опытах является суммарной величиной, используемой не одним животным, но некоторой группой, состоящей из  $N$  особей, то на долю каждого отдельного индивидуума приходится не величина  $p$ , а отношение  $p/N$ , названное нами «удельная концентрация». Поэтому для вычисления  $r$  следовало пользоваться несколько видоизмененным выражением

$$r = R(1 - e^{-\frac{kp}{N}}).$$

В табл. 38, 39, 40 приводятся величины  $\alpha$  и  $\alpha'$ , полученные описанным выше способом для трех систем: карп  $\rightarrow$  Chironomidae, карп  $\rightarrow$  неживой корм и золотая рыбка  $\rightarrow$  неживой корм. На основании этих величин вычислены показатели  $\gamma$  для групп рыб разной численности и соответственно для разных удельных плотностей пищи. На рис. 32 найденные величины  $\alpha'$  изображены пунктирными кривыми, величины  $\alpha$  — сплошными, в простейшем примере отсутствия взаимных воздействий питающихся животных. Как видно, во всех этих случаях мы имеем положительную разность между  $\alpha$  и  $\alpha'$ , причем эта разность неодинакова и на протяжении одной кривой, характеризующей данную систему, и, тем более, при сравнении разных систем. Так как согласно приведенным выше соотношениям указанная разность определяет значение показателя  $\gamma$ , то возможно представить величину  $\gamma$  как функцию от численности животных в данной группе.

Таблица 38

Изменения показателей количественного эффекта  
осложненных отношений ( $\gamma$ ) в зависимости от числа  
питающихся рыб ( $N$ ) в системе  
ка р п  $\rightarrow$  личинки хирономид

$p$  — концентрация пищи,  $\alpha$  и  $\alpha'$  — показатели количественного эффекта простых отношений

$N_1$	$p/N$	$\alpha$ (вычисленное)	$\alpha'$ (наблюдаемое)	$\gamma$
2	10,00	0,020	0,0435	0,024
4	5,00	0,147	0,200	0,062
6	3,33	0,271	0,335	0,088
8	2,50	0,375	0,431	0,090
10	2,00	0,460	0,514	0,100
12	1,67	0,511	0,561	0,103
14	1,43	0,572	0,624	0,122
16	1,25	0,623	0,669	0,122

Таблица 39

Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ) в системе карп  $\rightarrow$  неживой корм

$N$	$p/N$	$\alpha$ (вычисленное)	$\alpha'$ (наблюденное)	$\nu$
2	10,00	0,018	0,068	0,051
4	5,00	0,138	0,212	0,098
6	3,33	0,272	0,359	0,119
8	2,50	0,372	0,452	0,128
10	2,00	0,450	0,525	0,155
12	1,67	0,500	0,584	0,169
14	1,43	0,562	0,633	0,163
16	1,25	0,615	0,684	0,180

Таблица 40

Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ) в системе золотая рыбка  $\rightarrow$  неживой корм

$N$	$p/N$	$\alpha$ (вычисленное)	$\alpha'$ (наблюденное)	$\nu$
2	10,00	0,101	0,121	0,022
4	5,00	0,319	0,347	0,041
6	3,33	0,464	0,491	0,051
8	2,50	0,560	0,583	0,055
10	2,00	0,631	0,653	0,060
12	1,67	0,671	0,693	0,066
14	1,43	0,717	0,738	0,075
16	1,25	0,757	0,775	0,076

Пытаясь найти тип связи в функции  $\nu = f(N)$ , мы исходили из предпосылки, что скорость изменения  $\nu$  в зависимости от числа питающихся животных ( $N$ ) пропорциональна этому числу. Общий вид такой зависимости выражается уравнением

$$\frac{d\nu}{dN} = bN^a,$$

где  $a$  и  $b$  — коэффициенты.

Интегрируя данное уравнение, получаем

$$\nu = b \int N^a dN = \frac{bN^{a+1}}{a+1} + C.$$

В пределах найденная формула должна удовлетворять следующим требованиям. При  $N = \infty$   $\nu$  должно достигать максимальной величины, т. е. быть равной единице. При  $N = 1$  пищевая конкуренция отсутствует, следовательно  $\nu$  превращается в 0.

Если принять, что  $a = -(b+1)$  и сделать соответствующую подстановку, будем иметь

$$\nu = C - \frac{bN^{-b}}{b} = C - N^{-b}.$$

Исходя из предельных условий, легко найти значение интегральной константы  $C$ , оказывающейся равной 1. Следовательно, окончательной формой искомой зависимости будет уравнение

$$\nu = 1 - N^{-b} = 1 - \frac{1}{N^b}.$$

Как легко убедиться, это выражение полностью удовлетворяет основным требованиям, изложенным выше.

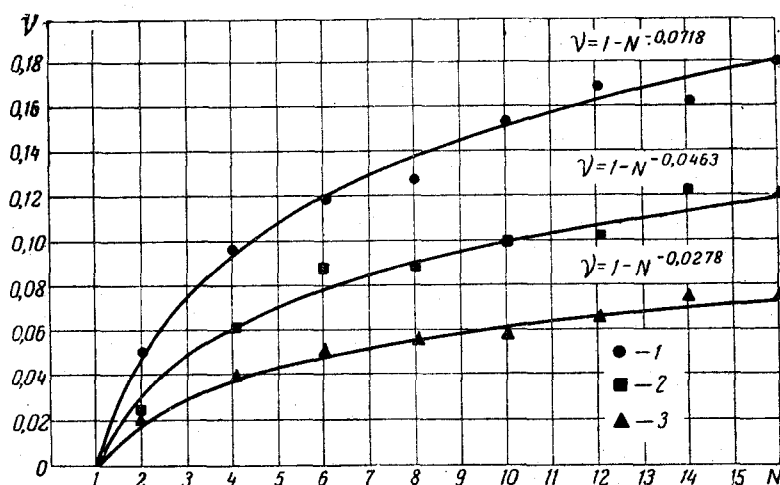


Рис. 33. Изменение показателя количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ): 1—система карп → неживой корм, 2—карп → личинки хирономид, 3—золотая рыбка → неживой корм.

На рис. 33 нанесены значения  $\nu$  для трех рассмотренных систем в зависимости от соответствующей численности питающихся рыб. В соответствии с последним уравнением построены кривые, причем для каждой из них на рисунке дана формула с вычисленными коэффициентами  $b$ . Совпадение кривых и эмпирических данных достаточно убедительно.

Иной характер зависимости мы нашли для системы амиур → личинки хирономид. В этой системе по мере увеличения численности питающихся совместно рыб размеры рационов повышаются и соответственно понижаются показатели  $\alpha$  (табл. 41).

При еще большем увеличении  $N$  рационы начинают понижаться согласно выше разобранным случаям.

Таблица 41

Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ) в системе амиурус  $\rightarrow$  Chironomidae

$N$	$p/N$	$\alpha$ (вычисленное)	$\alpha'$ (наблюденное)	$\gamma$
2	10,00	0,078	0,076	-0,002
4	5,00	0,283	0,259	-0,034
6	3,33	0,426	0,406	-0,034
8	2,50	0,527	0,547	0,047
10	2,00	0,602	0,636	0,085
12	1,67	0,650	0,684	0,096
14	1,43	0,702	0,735	0,112
16	1,25	0,748	0,779	0,124
18	1,11	0,769	0,799	0,128
20	1,00	0,790	0,817	0,130

Способ вычисления  $\gamma$  позволяет учесть и такие примеры, когда  $r$  оказывается меньше  $r'$  и, следовательно,  $\alpha > \alpha'$ . В этом случае  $\gamma$  приобретает отрицательное значение и появляется возможность говорить о положительном групповом эффекте питания в пределах популяции.

Положительное значение группового существования животных широко разрабатывается в современной экологии, главным образом школой Олли. В частности, наблюдаемая нами на примере амиуруса повышенная интенсивность питания при групповом содержании отмечена Никольским и Кукушкиным [58] для того же объекта и Велти [150] для золотой рыбки, *Brachidanio rerio* и *Macropodus venestrus*. Относительно двух последних видов мы не имеем возможности делать какие-либо заключения, но золотая рыбка в наших опытах, равно как и в опытах Никольского, показала иную, диаметрально противоположную зависимость, чем в опытах Велти.

Приведенные в табл. 41 значения показателей  $\gamma$  для популяции амиурусов, как видно, имеют сперва отрицательное значение, причем по мере увеличения численности рыб до некоторого оптимума величины  $\gamma$  имеют тенденцию уменьшаться. При еще более высокой концентрации рыб показатели  $\gamma$  увеличиваются в соответствии с описанными выше примерами. Отсюда и кривые (рис. 34), изображающие изменения показателей  $\alpha$  и  $\alpha'$ , в некоторой точке пересекаются.

Нанеся в системе координат значения  $\gamma$  в зависимости от численности групп, мы имеем специфический вид кривой (рис. 35) с ярко выраженным минимумом, приходящимся на группу в 4—5 экземпляров. С другой стороны, верхняя часть кривой, соответ-

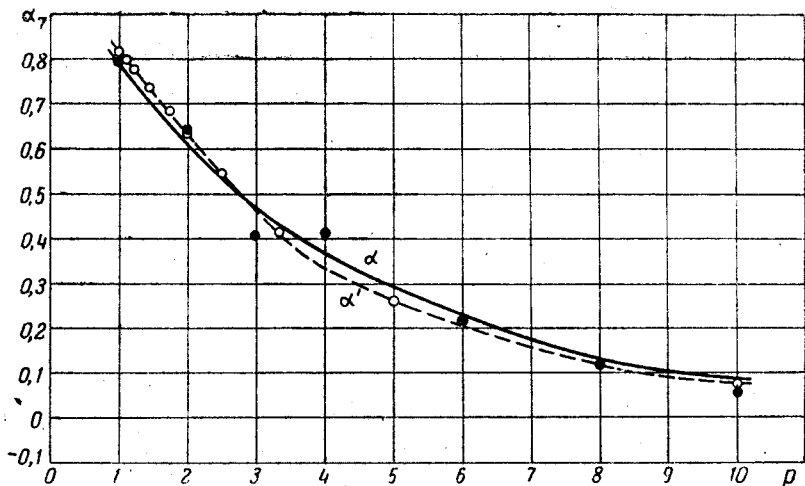


Рис. 34. Изменения показателя количественного эффекта простых отношений ( $\alpha$  и  $\alpha'$ ) от степени концентрации пищи ( $\rho$ ) в системе амиурус  $\rightarrow$  личинки хирономид.

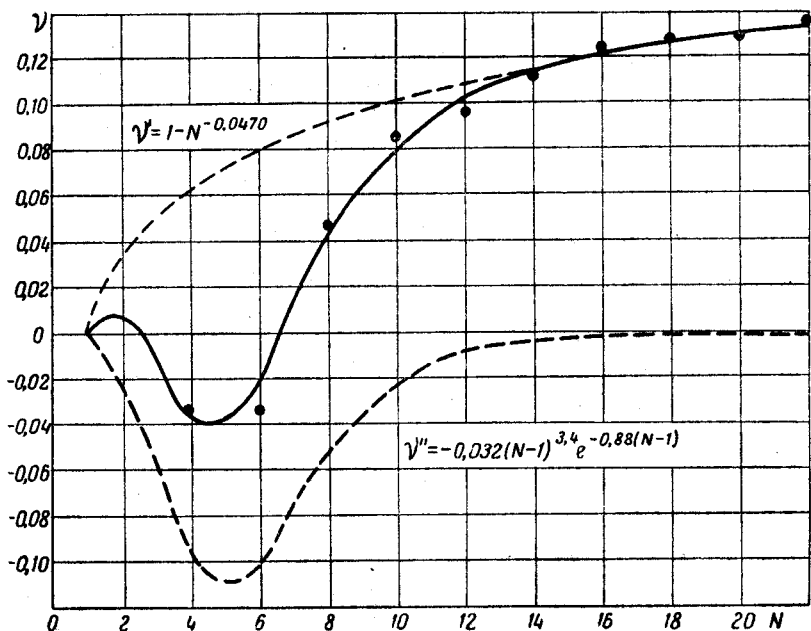


Рис. 35. Изменения показателя количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ) в системе амиурус  $\rightarrow$  личинки хирономид.

Обозначения см. в тексте.

ствующая относительно высоким концентрациям питающихся совместно рыб, представляет картину, сходную с теми, которые мы наблюдали для других систем, и которая хорошо выражается найденным уравнением.

Естественно было предположить, что в данном случае мы имеет пример, когда, кроме фактора, влияющего отрицательно на интенсивность питания рыб и являющегося общим для всех систем, имеется другой фактор, действующий в обратном направлении. Следовательно, кривая, полученная нами эмпирически, является результирующей этих двух, противоположно направленных тенденций.

Приняв, что первый фактор подчиняется найденной и обоснованной выше закономерности, легко найти его количественную форму. Для этого по последним пяти точкам определяем значение коэффициента в уравнении  $v_a = 1 - N^{-b}$  и строим кривую на всем протяжении значений  $N$  (от 1 до 22). Отрезки ординат, заключенные между этой кривой и найденной эмпирически, представляют величины, характеризующие интенсивность действия второго, противоположно направленного начала. Строя по ним кривую (см. рис. 35, нижняя пунктирная линия), мы убеждаемся, что последняя по своей абсолютной величине сперва увеличивается, достигает максимума и затем уменьшается, постепенно приближаясь к нулю.

Найти аналитическое уравнение этой второй кривой оказалось затруднительным. Вместе с тем, она хорошо уложилась в эмпирическую формулу общего вида  $v_b = u(N-1)^w e^{v(N-1)}$ .

На графике эта формула дана с численными коэффициентами. Как видно, и это уравнение является, повидимому, выражением двух процессов, в свою очередь противоположно направленных и выраженных различными математическими зависимостями. Нетрудно заметить, что уравнение

$$v_b = u(N-1)^w e^{v(N-1)}$$

является произведением параболы и экспоненциальной функции, т. е.

$$v_b = v_1 v_2, \text{ где } v_1 = g(N-1)^w, v_2 = h e^{v(N-1)} \text{ и } u = gh.$$

Следовательно, общий вид зависимости величин показателей  $v$  от численности животных в группе, как это следует из полученных нами данных, выражается уравнением

$$v = v_a + v_b = 1 - N^{-b} + u(N-1)^w e^{v(N-1)}.$$

В примерах, разобранных выше, второе слагаемое равно нулю и общая зависимость выражается первым числом. В примере с *Aptinigus nebulosus* налицо оба элемента. Следует полагать, что эта особенность данного вида определяется склонностями, присутствующими многим животным, в особенности наземным хищникам. Неоднократно наблюдалось в вольерных условиях зоопарков и даже

у домашних хищников (кошек и собак), что интенсивность питания резко возрастает, если поблизости появляются другие особи того же вида. Такая же картина наблюдается даже при заготовке животным корма впрок. Свириденко [64] наблюдал в экспериментальных условиях, как мышь *Apodemus flavicollis* резко увеличивала скорость сбора запаса желудей, если в садок подсаживали другую особь. Совершенно, с нашей точки зрения, правильно Свириденко это влияние относит к области пищевой конкуренции.

Настоящий хищник — амиурус, повидимому, следует общей тенденции хищников — скорее захватить и использовать наличные запасы пищи.

При выводе уравнения  $\nu = 1 - N^{-b}$  мы приняли, что  $a = -(b+1)$ .

Эта связь двух параметров предусматривает, что  $\nu$  зависит только от  $N$  и совершенно не связано с концентрацией пищи ( $p$ ). Если данное предположение правильно, то меняя в опыте численность питающихся рыб при константной удельной концентрации пищи ( $p/N$ ), мы должны получить ту же зависимость, что и найденная выше, при изменяющемся соотношении  $p$  и  $N$ .

Первая серия опытов такого типа была поставлена с карпом при кормлении последнего неживым кормом. И концентрация пищи, и численность рыб изменялась от 1 до 10, при постоянном соотношении  $p/N$ , равном 1. В табл. 42 приведены полученные рационы, на основании которых затем были вычислены показатели  $\nu$ , причем за  $r$  в этом случае принят рацион изолированно содержащейся рыбы, за  $r'$  — все прочие рационы.

Таблица 42

Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в зависимости от числа питающихся рыб ( $N$ ) при постоянной удельной концентрации пищи ( $p/N$ ) в системе карп → неживой корм

$N$	$p$	$r$ в мг	$\nu$
1	1	401	0
2	2	384	0,043
3	3	374	0,076
4	4	364	0,096
5	5	362	0,099
6	6	351	0,125
7	7	350	0,126
8	8	347	0,135
9	9	342	0,148
10	10	340	0,152

Основываясь на найденных значениях  $\nu$ , вычислен коэффициент в принятом нами уравнении, которое приобретает в данном случае вид

$$\nu = 1 - N^{-0,0706}$$



В соответствии с этой формулой построена кривая (рис. 36), достаточно убедительно свидетельствующая, что найденная зависимость  $\nu$  как функции только  $N$  подтверждается и этими, специально организованными опытами.

Кроме данной серии опытов, проводившихся в лаборатории, где рыба, как описано выше, содержалась в аквариумах стандартного размера, была сделана попытка получить аналогичные результаты при иной технике постановки экспериментов. В этом

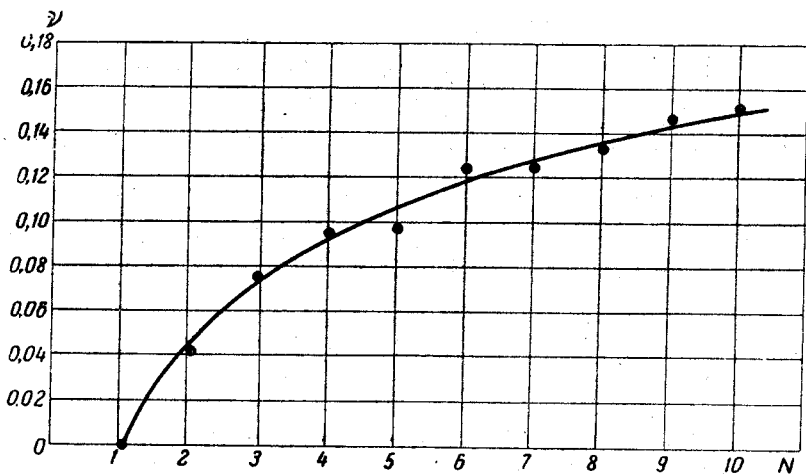


Рис. 36. Изменения показателя количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в зависимости от числа рыб в группе ( $N$ ) при постоянной удельной концентрации пищи.

случае рыбы и их корм (карпы  $\rightarrow$  личинки хирономид) содержались в низкорботных ящиках-корытах, помещенных непосредственно в водоем. Ставя в этих садках перегородки, возможно было изменить по желанию размеры ареала питания в каждом отдельном опыте.

Вес подопытных рыб в данных опытах равнялся примерно 5 г, длительность питания в каждом опыте—1 час. Температура в продолжении всех опытов этой серии колебалась в пределах 21—28°. За единицу плотности пищи принималась величина, равная 2 мг/см<sup>2</sup>, за единицу площади ( $S$ )—1000 см<sup>2</sup>.

Первая половина опытов проведена при постоянной площади и изменяющемся количестве населяющих ее животных. Следовательно, в этом случае относительная концентрация питающихся рыб, равная отношению  $N/S$ , изменялась в зависимости от численности группы рыб, фигурировавших в каждом отдельном опыте. Другими словами, здесь были соблюдены те же условия, что и в опытах, описанных выше. Поэтому естественно, что полу-

ченные результаты полностью отвечали найденной зависимости при соответственно иной величине параметра (табл. 43, рис. 37).

Таблица 43

Изменения показателя количественного эффекта осложненных пищевых отношений ( $\gamma$ ) в зависимости от числа ( $N$ ) и концентрации ( $n$ ) рыб и ареала охоты ( $S$ ) в системе карп  $\rightarrow$  личинки хирономид

$N$	$S$	$n=(N/s)$	$r$	$\gamma$
1	1,00	1	102,0	0
2	1,00	2	98,6	0,033
4	1,00	4	94,6	0,072
6	1,00	6	93,1	0,087
8	1,00	8	92,1	0,097
10	1,00	10	90,5	0,112
10	10,00	1	100,4	0,016
10	5,00	2	97,5	0,044
10	2,50	4	94,5	0,074
10	1,67	6	92,0	0,088
10	1,25	8	92,1	0,097
10	1,00	10	90,6	0,112

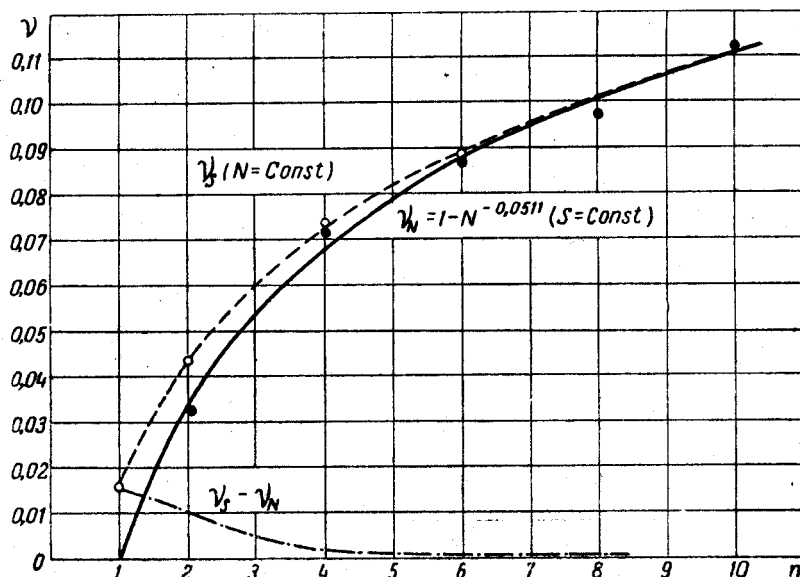


Рис. 37. Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) в зависимости от концентрации питающихся животных ( $n$ ). Сплошная линия — при постоянной площади акватории ( $S$ ), пунктирная — при постоянном числе рыб ( $N$ ).

На рис. 37 нанесена кривая (сплошная линия), а также уравнение в численной форме.

Очевидно, что получить желаемую концентрацию питающихся рыб можно или принятым выше способом, путем изменения их числа при постоянной акватории, или, наоборот, изменением площади акватории при константном числе рыб. Истинным выражением концентрации питающихся животных является отношение  $n=N/S$ .

Следовательно, если аргументом в нашей зависимости является величина  $n$ , то для результата, выражаемого значением  $\gamma$ , безразлично, каким из двух путей достигнута желаемая концентрация подопытных животных.

Этот момент был проверен следующим способом. В опытах с теми же объектами и в совершенно идентичных условиях изменяли площадь садков при постоянной численности групп питающихся рыб. Площади были подобраны такого размера, что ряд полученных концентраций оказался равен таковому в опытах, описанных выше.

В табл. 43 наряду с результатами первой части опытов приведены данные, характеризующие влияние, оказываемое новой комбинацией условий на величину  $\gamma$ . Эти же данные представлены в виде кривой на рис. 37 (пунктирная линия). Как видно, в зависимости от того, каким образом достигается некоторый градиент концентрации питающихся животных, наблюдается или полное совпадение с найденной выше зависимостью  $\gamma$  от численности животных  $N$ , или довольно значительное отклонение от нее.

Обозначив символом  $\gamma_s$  величину показателя, изменяющегося при постоянном  $N$ , и символом  $\gamma_N$  ту же величину, где константой является площадь  $S$  и, следовательно, независимой от переменной  $N$ , мы можем расхождения, наблюдаемые между обеими

Таблица 44

Изменения показателей количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) при постоянной концентрации питающихся животных ( $n$ ) и при изменении или числа рыб ( $N$ ), или площади охотничьего ареала ( $S$ )

$n=N/S$	$\gamma_N (S = \text{Const})$	$\gamma_s (N = \text{Const})$	$\gamma_s - \gamma_N$
1	0	0,016	0,016
2	0,033	0,044	0,011
4	0,072	0,074	0,002
6	0,087	0,088	0,001
8	0,097	0,097	0
10	0,112	0,112	0

разновидностями показателя  $\gamma$ , выразить в виде соответствующей разности. Эта разность в связи с различными величинами  $n$  дана в табл. 44 и графически на рис. 37. Можно видеть, что несоответствие ожидаемых значений  $\gamma$  с наблюдаемыми тем больше, чем обширнее ареал обитания данной группы животных. Следовательно, значения  $\gamma$  до некоторой степени определяются абсолютной величиной  $S$ . Если полученные разности  $\gamma_s - \gamma_N$  представить как функцию от  $S$ , то мы получим

кривую, изображенную на рис. 38<sup>1</sup>. Количество точек, полученных путем наблюдений, не позволяет данную зависимость выразить даже в виде эмпирической формулы, в которую неизбежно вошло бы не менее трех коэффициентов.

Вместе с тем, по общему виду данная кривая напоминает симметричную логистическую кривую Фергюльст-Пирля [106], широко применяемую для интерпретации различных биологических процессов.

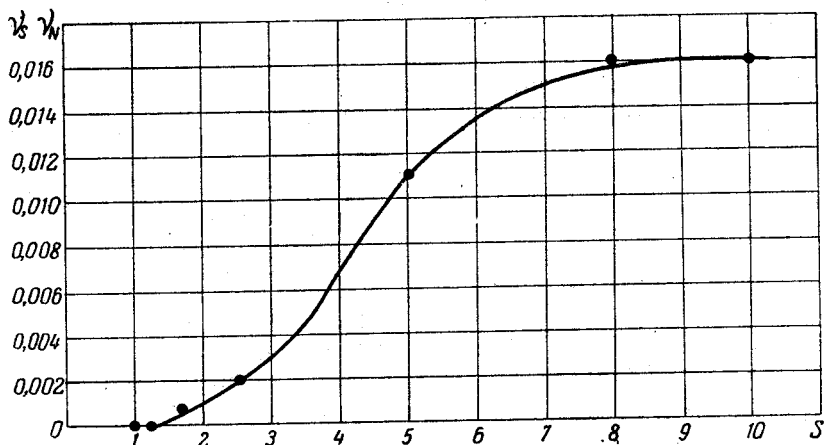


Рис. 38. Влияние, оказываемое площадью акватории (S) на показатель количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ).

Найденная зависимость может быть истолкована следующим образом. При постоянной площади концентрации питающихся животных прямо пропорциональны их численности. Поэтому какой-либо разницы между зависимостью показателей отношений типа  $\nu$  от этих равнозначных элементов быть не может.

Если же мы будем изменять концентрацию путем увеличения или уменьшения пространства обитания, то наблюдается расхождение, причем величины  $\nu$  будут несколько больше, чем это следовало бы из найденной раньше зависимости.

Другими словами, увеличение ареала обитания не снижает параллельно степени воздействия животных друг на друга, которое как бы отстает от соответственного уменьшения концентрации.

Кроме того, наблюдается следующий факт. При еще большем увеличении пространства зависимость показателей  $\nu$  от S останавливается на некотором постоянном уровне. Это явление, повидимому, объясняется тем, что при достаточно большой акватории средняя концентрация на величину пространства становится

<sup>1</sup> Точки для  $\nu=8$  в табл. 44 нет, так как для данной величины мы не имели соответственной парной величины при ином способе достижения желаемой концентрации животных.

абстракцией, лишенной биологического смысла, поскольку рыбы держатся стаей с некоторой постоянной реальной плотностью населения. Поэтому дальнейшее увеличение общего ареала обитания после некоторого предела не приводит к пропорциональному разрежению животных, и степень взаимного воздействия рыб друг на друга останавливается на постоянном уровне.

Подытоживая результаты анализа гомоконкуренции, складывающейся в условиях монофагии, можно сделать следующий общий вывод.

Имеются два ряда факторов, определяющих сдвиги рационов в данных условиях, причем факторы и того и другого ряда, как правило, снижают интенсивность питания.

Во-первых, размеры рационов и, следовательно, интенсивность конкуренции будут функцией концентрации пищи. Увеличение численности питающихся животных пропорционально уменьшает количество пищевого материала, приходящегося на данное животное, что влечет за собой ухудшение условий питания. Этот тип косвенных отношений условимся называть простыми отношениями.

Во-вторых, существуя и питаясь одновременно в данном ограниченном пространстве, животные, в нашем случае рыбы, оказывают друг на друга определенное влияние путем помех, отлучивания и иногда прямой борьбы за пищевой объект. Это влияние, как правило, также приводит к снижению рационов, накладываясь на действие, оказываемое первым фактором, снижением концентрации пищи.

Данный тип косвенных отношений будем обозначать как отношения сложные.

В природе пищевые отношения могут осуществляться только в сосуществовании обеих форм, ибо трудно предположить, что животные, существуя и питаясь совместно, совершенно бы не оказывали друг на друга никакого влияния. Как мы видели, даже в экспериментальных условиях для получения величин, характеризующих только простые отношения, требовалось содержание животных в изолированном состоянии. Следовательно, простые отношения являются понятием, которое никогда в чистом виде не может иметь адекватного отображения в природе, и если мы вводим и анализируем его, то делаем это с единственной целью — количественно оценить различные элементы в общем механизме явления.

Количественной мерой взаимодействия организмов являются показатели  $\gamma$ , величины которых в основном являются функцией численности питающихся животных и непосредственно не связа-

ны с концентрацией пищи. В случае с амиурусом наблюдается факт отрицательных значений показателей  $\chi$ , что позволяет разложить полученную зависимость на две исходных, из которых одна следует закономерности общей с другими видами, другая — является специфической особенностью данного вида, заключающейся в положительном влиянии на интенсивность питания некоторой оптимальной плотности популяции.

Анализ зависимости показателей от плотности питающихся животных показал также, что определенное влияние оказывает абсолютная величина акватории, в которой обитает и питается данная группа животных.

### ГОМОКОНКУРЕНЦИЯ ПРИ ПОЛИФАГИИ

Разобранные примеры косвенных пищевых отношений, протекающих в условиях полной монофагии, при всей своей кажущейся искусственности, имеют достаточно широкое распространение в природе. В наиболее чистом виде монофагия присуща отдельным стадиям насекомых, главным образом растительноядных, реже хищных. Но и другие животные, даже высокопластичные в выборе пищи, часто сталкиваются с условиями, когда питание происходит в основном за счет одной, более или менее узкой категории пищевых объектов. Убедительным примером такого рода является питание воблы, рацион которой почти на половину составлен моллюсками *Dreissena polymorpha* (Желтенкова [28], Шорыгин [73]). Вместе с тем, анализ тенденции элективности, произведенный Шорыгиным для естественных условий и подтвержденный нами экспериментально, показал, что для воблы данный вид моллюсков не является предпочитаемым в комплексе других пищевых форм.

Подавляющее значение в природе имеют случаи питания смешанной пищей, причем, как указал Илтон, чем выше положение животного в трофической цепи, тем универсальнее становятся привычки питания и разнообразнее пища. Вместе с тем такая потенциальная универсальность, как правило, ограничивается более или менее ярко выраженной элективностью, определяющейся, с одной стороны, неодинаковым предпочитанием тех или иных составных частей пищи, с другой — разной степенью их доступности.

Анализ элективного питания у рыб на большом фактическом материале дан Шорыгиным и нами. Было показано, насколько количественные показатели элективности находятся в связи и определяются различными условиями как внешнего порядка, так и присущими данному состоянию питающегося организма. В частности найдено, что основным фактором элективности является степень концентрации пищевого материала, т. е. тот элемент, который представляет основной интерес при изучении явления пищевых отношений.

Отношения противоречивого характера в условиях полифагии приводят, как указывалось выше, к сдвигу питания в двух направлениях. Во-первых, наблюдается уменьшение общей величины рационов, что выражается соответствующими значениями показателей  $\alpha$ . Во-вторых, в результате стремления животного компенсировать уменьшение рациона за счет других, менее изблюбленных объектов питания, происходит смещение качественного состава пищи, что количественно может быть выражено в изменениях показателей элективности и в вычисляемых на их основе показателях  $\beta$ . Мы условились количественно оценивать качественные сдвиги в питании, происходящие в результате пищевых отношений, следующим выражением

$$\beta = \frac{\sum |\Delta E|}{n},$$

где числитель является суммой абсолютных изменений показателей элективности и знаменатель ( $n$ ) — количеством учитываемых ингредиентов пищи. В отличие от показателей  $\alpha$  данный индекс труднее оценить физически и требуются определенные напряжения и навык, чтобы представить положение вещей, характеризуемых тем или иным значением показателя.

Вследствие некоторой громоздкости вычисления показателя  $\beta$ , мы ограничимся одним примером такого вычисления, опуская при дальнейшем изложении материала все предварительные манипуляции.

Предположим, что имеется система, состоящая из хищника (карпа) и комплекса жертв, слагающегося из четырех групп: личинок хирономид, бокоплавов, водяных осликов и моллюсков. Все эти группы находятся в равном количестве, т. е.  $p_i = 25\%$ . В рационе наблюдается следующая картина: личинки хирономид составляют 50%, бокоплавов — 30%, водяные ослики — 15% и моллюски — 5%. Следовательно, элективность, вычисляемая по формуле

$$E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i},$$

равна: для личинок хирономид  $E_1 = 0,33$ , для бокоплавов  $E_2 = 0,09$ , для водяных осликов  $E_3 = -0,25$  и для моллюсков  $E_4 = -0,67$ . В качестве исходного положения мы условились брать случай, когда из данного комплекса питающееся животное выбирает только наиболее изблюбленную составную часть, совершенно игнорируя прочие. Излюбленным объектом в разбираемом примере являются личинки хирономид, дающие наиболее высокое значение показателя элективности ( $E_1 = 0,33$ ). Следовательно, исходными значениями  $E$  будут: для личинок хирономид  $+1$ , для других пищевых групп  $-1$ . Отсюда абсолютные величины сдвигов элективности выразятся следующими числами. Для личинок хирономид  $|\Delta E_1| = 1 - 0,33 = 0,67$ ; для бокоплавов  $|\Delta E_2| = -1 - 0,09 = 1,09$ ;

для водных осликов  $|\Delta E_3| = -1 + 0,25 = 0,75$  и для моллюсков  $(\Delta E_4) = -1 + 0,67 = 0,33$ . Таким образом, сумма этих сдвигов  $(\Sigma|\Delta E|)$  равна 2,84 и искомый показатель

$$\beta = \frac{\Sigma(\Delta E)}{n} = \frac{2,84}{4} = 0,71.$$

Эти выкладки легче представить, расположив все цифры в таблице (табл. 45).

Таблица 45

Пример вычисления показателя качественного эффекта простых отношений ( $\beta$ )

$p_i$  — состав пищевого комплекса в аквариуме,  $r_i$  — состав рациона,  $E_i$  — показатель элективности,  $|\Delta E|$  — абсолютное значение сдвига элективности.

	$p_i$ в %	$r_i$ в %	$E_i$	$E_i$ исходное	$ \Delta E $	Примечания
Личинки хирономид . . . . .	25	50	0,33	+1	0,67	$\Sigma \Delta E  = 2,84$ $\beta = \frac{2,84}{4} = 0,71$
Бокоплавы . . . . .	25	30	0,09	-1	1,09	
Водяные ослики . . . . .	25	15	-0,25	-1	0,75	
Моллюски . . . . .	25	5	-0,67	-1	0,33	

В соответствии с принятой ранее очередностью изложения экспериментального материала покажем изменение показателей  $\beta$  при простых пищевых отношениях.

Прежде чем приводить результаты специально поставленных опытов, воспользуемся данными, полученными для анализа явления элективности, но одинаково пригодными и для вычисления показателей  $\beta$ .

Были изучены две системы:

Карп → { Личинки хирономид  
Бокоплавы  
Неживой корм  
Водяные ослики  
Моллюски

Уклея → { Cladocera (Daphnia)  
Cladocera (Bosmina)  
Copepoda (Diaptomus)  
Ostracoda (Cypris)

Подробности постановки опытов даны выше.

В табл. 46 приведены результаты опытов, причем на основании показателей элективности, заимствованных из указанных



ОПЫТОВ, ВЫЧИСЛЕННЫМИ СООТВЕТСТВУЮЩИМИ ВЕЛИЧИНАМИ ИНТЕНСИВНОСТИ ОТНОШЕНИЙ.

Таблица 46

Изменения показателей качественного эффекта простых отношений ( $\beta$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ ) в двух системах

	$p$	$2p$	$3p$	$4p$	$5p$	$6p$
Карп → бентос	0,872	0,808	0,720	0,628	0,576	0,560
Уклея → планктон . . . . .	0,862	0,847	0,812	0,787	0,777	—

Как видно (рис. 39), характер зависимости от плотности пищи в обеих системах дал сходную картину, выраженную S-образной,

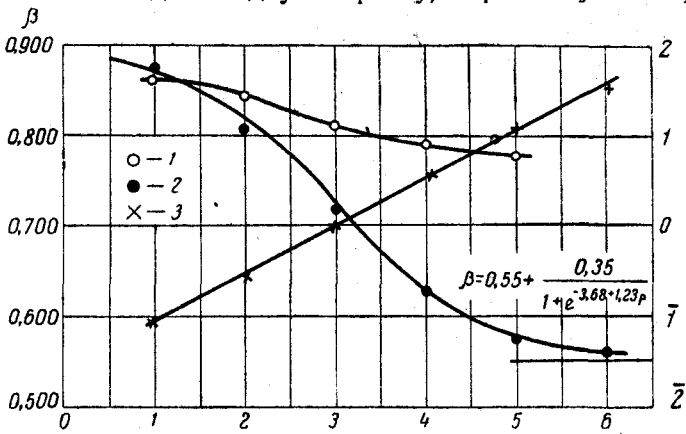


Рис. 39. Изменение показателей качественного эффекта простых отношений ( $\beta$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ ): 1—карпы; 2—уклея; 3—выпрямленная кривая для первой системы. Пра-

вая шкала  $\lg \left[ \frac{k - (\beta - D)}{\beta - D} \right]$ .

более или менее симметричной, кривой. Естественно было предположить, что искомая зависимость может быть выражена уравнением логистической кривой Фергюльста-Пирля в высшей степени универсальной и удобной для математического описания различных биологических явлений.

Общий вид уравнения логистической кривой

$$\beta = D + \frac{K}{1 + e^{A + Bp}}$$

где  $D$  — положение нижней асимптоты,  $K$  — расстояние между верхней и нижней асимптотами,  $A$  и  $B$  — коэффициенты показателя.

Правильность сделанного предположения о возможности выразить полученную нами зависимость логистической кривой была проверена в первой системе, имеющей большее число эмпирических точек. Для этой цели в системе координат откладываются точки  $p$  и  $\frac{K - (\beta - D)}{\beta - D}$ .

Расположение эмпирических точек на одной прямой свидетельствует о возможности искомого функциональную связь выразить данным уравнением.

На рис. 39 показана выпрямленная описанным способом кривая зависимости  $\beta$  от  $p$ . Расположение точек по прямой удовлетворительное. На том же рисунке приведена формула логистической кривой с вычисленными параметрами для данного случая.

Как указано выше, для получения показателей простых отношений в чистом виде необходимо получить соответствующие величины рационов при содержании животного в изолированном состоянии. Кроме того, очевидно, что для получения математической зависимости в виде уравнения, в которое входят четыре константы шести эмпирических точек, как в разобранным примере, недостаточно.

Наконец, представляет интерес анализ данной зависимости для различных видов рыб. Эти соображения заставили поставить три серии опытов. Объектами служили карп, золотая рыбка и амиурус. Пища состояла из равного количества личинок хирономид (живых), олигохет (убитых нагреванием), кусочков мяса размерами около 2 мм в диаметре и пшена. Таким образом, пищевой комплекс состоял из четырех ингредиентов, каждый из которых составлял 25%. Опыты ставились в больших кристаллизаторах-аквариумах. За единицу принята плотность пищи, равная 1 мг на 1 см<sup>2</sup> дна аквариума. Размеры рыб колебались в пределах 9—10 см. Каждый отдельный опыт дублировался.

Таблица 47

Изменение показателей качественного эффекта простых отношений ( $\beta$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ ). В качестве пищи предлагались личинки хирономид, олигохеты, кусочки мяса и пшено

Потребитель	$p$	$2p$	$3p$	$4p$	$5p$	$6p$	$7p$	$8p$	$9p$	$10p$
Карп . . . . .	0,887	0,855	0,739	0,639	0,520	0,493	0,491	0,478	0,485	0,476
Золотая рыбка .	0,964	0,950	0,938	0,899	0,867	0,808	0,766	0,743	0,716	0,716
Амиурус . . . . .	0,484	0,457	0,442	0,424	0,339	0,300	0,236	0,237	0,228	0,215

<sup>1</sup> Способы выпрямления логистической кривой и определения констант подробно изложены в статье Гаузе и Алпатова [106]. Там же даны многочисленные примеры приложения этой функции к биологическим процессам. Предложен также графический метод вычисления параметров логистической кривой [155].

В табл. 47 приведены полученные цифры показателей  $\beta$  как функции концентрации пищи. Эмпирические значения  $\beta$ -показателей и кривые, построенные в соответствии с уравнениями, полученными в частной форме, показаны на рис. 40 А, Б, В. Эти уравнения для каждого из объектов имели следующий вид:

### Карп

$$\beta = 0,48 + \frac{0,44}{1 + e^{-3,88 + 1,18 p}};$$

### Золотая рыбка

$$\beta = 0,69 + \frac{0,31}{1 + e^{-2,77 + 0,54 p}};$$

### Амиурус

$$\beta = 0,22 + \frac{0,26}{1 + e^{-4,99 + 1,02 p}}.$$

Попытка биологически интерпретировать полученные результаты в первую очередь заставляет обратить внимание на следующую особенность. Как указывалось выше, в случае изменяющегося соотношения ингредиентов пищи предельными значениями показателей  $\beta$  будут 0 и 2, при постоянном их соотношении — 0 и 1. Опыты же показали, что каждая экологическая система характеризуется более узкими пределами и значения асимптот никогда не достигают величин, теоретически возможных. Это обстоятельство следует толковать следующим образом.

Положение верхней асимптоты определяется наличием некоторой селективности даже при предельно низкой концентрации пищевого материала. Другими словами, даже при высокой разреженности пищи полного безразличия в выборе того или иного ингредиента не наблюдается. Это положение достаточно очевидно и без эмпирического доказательства.

Нижняя асимптота характеризует некоторую селективность и при предельно высокой концентрации пищи. В этом случае возможно было ожидать полного переключения данного животного на питание одним, наиболее излюбленным видом пищи. Однако наличие в рационах и других ингредиентов, свидетельствует о том, что переход к полной монофагии не происходит даже при подавляющем избытке излюбленной пищи. Этот вывод менее очевиден, но соответствие эмпирических данных вычисленным кривым и устойчивое положение нижних асимптот убедительно свидетельствуют о правильности сделанного заключения.

На основании этих общих соображений возможно объяснить и различия, наблюдаемые для трех испытанных систем.

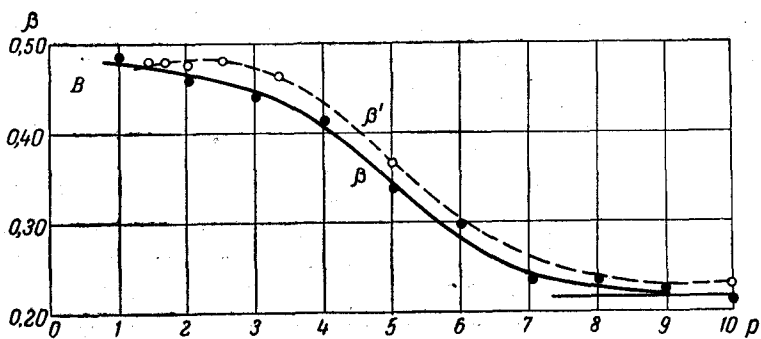
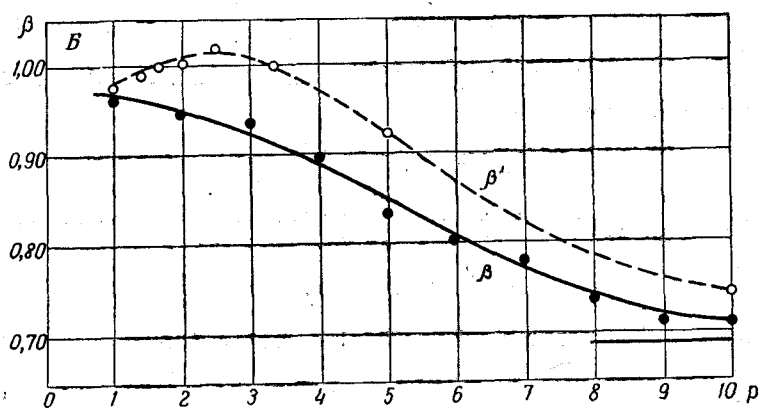
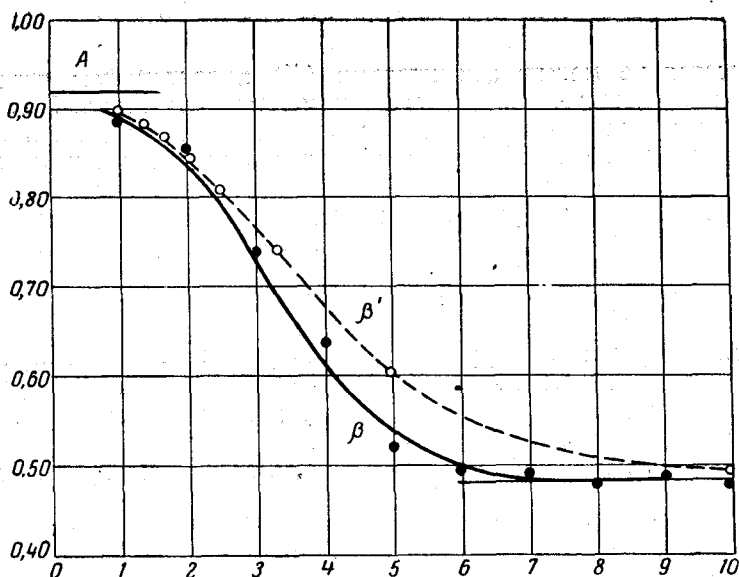


Рис. 40. Изменение вычисленных ( $\beta$ ) и определенных путем наблюдений ( $\beta'$ ) показателей качественного эффекта простых отношений в зависимости от степени концентрации пищи ( $\rho$ ):

A—каarp; B—золотая рыбка; B—амнурус

Расстояние между асимптотами ( $K$ ) характеризует чувствительность показателей  $\beta$  к изменениям плотности пищи. Как видно, наибольшее значение эта величина принимает у карпа, что свидетельствует о наиболее тесной связи элективности и концентрации пищевого материала. Четко выраженная элективность проявляется в данном случае и при высокой разреженности пищи и при большей концентрации ее, причем нижний предел достигается скорее, чем у двух других испытанных видов. Последнее обстоятельство приводит к тому, что точка перегиба сдвинута влево и приходится на концентрацию пищи, равную примерно  $3,3 p^1$ .

Золотая рыбка обнаруживает меньшую элективность при высокой и низкой концентрации пищи. Отсюда кривая приобретает более отлогий вид, будучи заключена между асимптотами, расположенными в верхней части шкалы.

Характер изменений показателей  $\beta$ , в зависимости от степени концентрации пищи у амиурса, имеет противоположную тенденцию. В этом случае также наблюдаются узкие рамки значений  $\beta$ , но сдвинуты они вниз, что свидетельствует о высокой элективности уже при низкой концентрации пищи, причем увеличение последней относительно мало сказывается на данной форме пищевых отношений.

Укажем также на следующее обстоятельство. Уравнение логистической кривой

$$\beta = D + \frac{K}{1 + e^{A + Bp}}$$

является интегральной формой дифференциальной функции

$$\frac{d\beta}{dp} = s\beta(K - \beta),$$

где  $s$  — коэффициент пропорциональности, равный отношению  $B/K$ . Следовательно, скорость изменения показателей  $\beta$  в зависимости от изменения концентрации пищи обусловлена наличием двух противоположно направленных тенденций.

С одной стороны, эта скорость пропорциональна соответствующим значениям  $\beta$ , с другой — ограничивается некоторой предельно возможной интенсивностью пищевых отношений, характеризующихся величиной  $K$ . Если биологический смысл последнего обстоятельства ясен, то пропорциональность первого типа менее понятна и найти достаточно удовлетворительное объяснение данной зависимости оказалось для нас невозможным.

Заметим, что настоящий анализ приложим лишь к постоянно соотношению составных частей пищи подопытных животных. При отступлении от этого условия могут наблюдаться самые неожиданные изменения показателей элективности, а отсюда и величин показателей  $\beta$ .

<sup>1</sup> Точка перегиба представляет отношение  $A/B$ .

Опыт изучения показателей  $\alpha$  заставил предполагать, что совместное пребывание питающихся животных, кроме изменений общих размеров рациона, приведет также к некоторому сдвигу его качественного состава. Другими словами, и при полифагии следует ожидать дополнительного эффекта в результате возникающих взаимных влияний совместно питающихся животных, эффекта, который мы условились называть осложненными отношениями.

Для проверки этого предположения были поставлены три серии опытов, организованных аналогично описанным выше и с теми же экологическими системами. Результаты даны в табл. 48, 49 и 50, где в первых двух столбцах приведены величины числен-

Таблица 48

Изменения показателей качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа ( $N$ ) карпов

$p/N$  — удельная концентрация пищи;  
 $f\beta'$  — показатели качественного эффекта простых отношений

$N$	$p/N$	$\beta$ (вычисленное)	$\beta'$ (наблюдённое)	$\mu$
2	10,00	0,4812	0,4936	0,0124
4	5,00	0,5384	0,6049	0,0665
6	3,33	0,6925	0,7432	0,0507
8	2,50	0,7944	0,8102	0,0158
10	2,00	0,8418	0,8467	0,0049
12	1,67	0,8641	0,8693	0,0052
14	1,43	0,8785	0,8798	0,0013
16	1,25	0,8848	0,8867	0,0019
18	1,11	0,8903	0,8905	0,0002
20	1,00	0,8940	0,8942	0,0002

Таблица 49

Изменения показателей качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа ( $N$ ) золотых рыбок

$N$	$p/N$	$\beta$ (вычисленное)	$\beta'$ (наблюдённое)	$\mu$
2	10,00	0,7113	0,7428	0,0315
4	5,00	0,8510	0,9226	0,0716
6	3,33	0,9161	0,9977	0,0816
8	2,50	0,9398	1,0187	0,0789
10	2,00	0,9523	1,0045	0,0522
12	1,67	0,9587	0,9995	0,0408
14	1,43	0,9650	0,9913	0,0263
16	1,25	0,9662	0,9907	0,0245
18	1,11	0,9695	0,9837	0,0142
20	1,10	0,9704	0,9794	0,0090

Изменения показателей качественного эффекта  
осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа  
( $N$ ) амиуров

$N$	$p/N$	$\beta$ (вычисленное)	$\beta'$ (наблюдаемое)	$\mu$
2	10,00	0,2214	0,2327	0,0113
4	5,00	0,3429	0,3668	0,0239
6	3,33	0,4360	0,4650	0,0290
8	2,50	0,4577	0,4828	0,0251
10	2,00	0,4662	0,4773	0,0111
12	1,67	0,4700	0,4811	0,0111
14	1,43	0,4729	0,4789	0,0060
16	1,25	0,4735	0,4777	0,0042
18	1,11	0,4748	0,4766	0,0018
20	1,00	0,4751	0,4781	0,0030

ностей групп подопытных рыб и удельных концентраций пищи и в столбце « $\beta'$  наблюдаемое» — соответствующие значения показателей отношений. На основании этих данных на рис. 40, А, Б, В построены кривые.

Как видно и по табличным данным, при сопоставлении величин  $\beta'$  с показателями  $\beta$ , найденными для соответствующих концентраций пищи, и, особенно наглядно, путем сравнения каждой пары кривых на рис. 40, наблюдается закономерность, сходная с разобранный при рассмотрении гомоконкуренции при монофагии. Следовательно, наличие осложненных косвенных пищевых отношений является неизбежным следствием совместного питания рыб во всех испытанных системах, усиливая интенсивность отношений, определяемую только концентрацией пищи.

Исходными элементами при вычислении показателей количественного эффекта осложненных отношений были соответствующие сдвиги  $r$ . Соответственно для вычисления показателей качественного эффекта при осложненных отношениях исходными величинами должны служить сдвиги элективности, являющиеся следствием группового питания животных при данной концентрации пищи.

Принимая, что

$$|\Delta E'_i| = |\Delta E_i| + |\Delta_\mu E_i|,$$

где  $|\Delta E'_i|$  — сдвиг избирания данной составной части пищи при групповом питании,  $|\Delta E_i|$  — то же при изолированном питании и  $\Delta_\mu E_i$  — разница, обусловленная групповым питанием, можно написать

$$\beta' = \frac{\sum |\Delta E'_i|}{n} = \frac{\sum |\Delta E_i| + \sum \Delta_\mu E_i}{n}.$$

Поскольку  $\frac{\Sigma |\Delta E'_i|}{n} = \beta$ , и, обозначив второе слагаемое суммы символом  $\mu$  (т. е.  $\mu = \frac{\Sigma |\Delta \mu E_{il}|}{n}$ ), получаем  $\beta' = \beta + \mu$ , откуда  $\mu = \beta' - \beta$ .

Подставляя значения  $\beta$  и  $\beta'$ , находим окончательный вид формулы для вычисления показателя качественного эффекта осложненных пищевых отношений.

$$\mu = \frac{\Sigma (\Delta E'_i)}{n} - \frac{k}{1 + e^{A + Bp}} - D.$$

В табл. 48, 49 и 50 в последнем столбце даны величины, вычисленные по этой формуле.

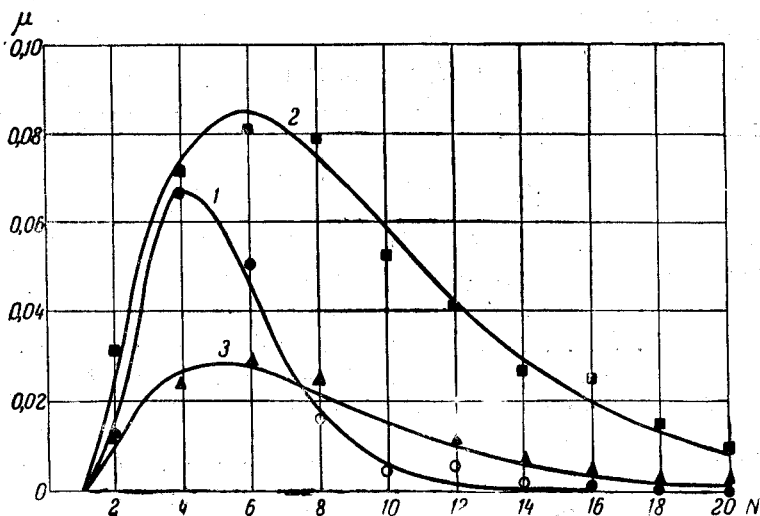


Рис. 41. Изменение показателей качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа рыб ( $N$ ):  
1—карп; 2—золотая рыбка; 3—амиурус.

Поскольку интенсивность осложненных отношений является функцией сортового питания большей или меньшей группы животных, естественно было предположить, что чем выше численность группы, тем напряженнее сложатся косвенные пищевые отношения, давая более высокие значения показателя  $\mu$ .

Однако анализ полученного материала показал иное (рис. 41). По мере увеличения численности питающихся рыб, интенсивность осложненных отношений стремительно возрастает, достигает некоторой максимальной величины и затем более или менее постепенно падает. Если прямая пропорциональность между интенсивностью конкуренции и численностью животных в системе яв-



ляется очевидной, не требующей дополнительных объяснений, то падение величин  $\mu$  при дальнейшем увеличении  $N$  нуждается в расшифровке.

Выше было показано, что верхний предел показателей  $\beta$  является определенной биологической константой, характеризующей данную экологическую систему. Уменьшение плотности пищи не способно изменить положение этого предела. Как следует из анализа материалов по осложненным отношениям, другие отрицательные факторы, в частности увеличение численности питающихся рыб, также практически не в состоянии сдвинуть предельные значения показателей  $\beta$ . Следовательно, по мере приближения показателей напряженности отношений к асимптоте, значения  $\mu$  неизбежно должны уменьшаться, стремясь в пределе к нулю.

Наиболее убедительно подтверждает это объяснение полученных фактов математическая проверка предельных значений показателей  $\mu$ . Не отыскав путей для аналитического разрешения функциональной связи  $\mu$  и  $N$ , мы нашли эмпирическое уравнение, удовлетворительно описывающее искомую зависимость. Общий вид найденной формулы

$$\mu = a_1 (N - 1)^{a_2} e^{-a_3(N - 1)},$$

где  $a_1, a_2, a_3$  — константы, определив которые мы получили три уравнения в численной форме, характеризующие испытанные системы:

Карп . . . . .	$\mu = 0,0427 (N - 1)^{3,06} e^{-0,97 (N - 1)}$
Золотая рыбка . . . . .	$\mu = 0,0373 (N - 1)^{1,47} e^{-0,31 (N - 1)}$
Амиур . . . . .	$\mu = 0,0158 (N - 1)^{1,53} e^{-1,38 (N - 1)}$

На основании этих уравнений построены кривые (см. рис. 41), показывающие степень совпадения найденной зависимости с эмпирическими величинами.

Отсюда можно найти предельные значения  $N$  и  $\mu$ . При  $N=1, \mu=0$ , что свидетельствует об отсутствии осложненных отношений, являющихся результатом взаимодействия питающихся рыб, при изолированном положении каждого индивидуума. При  $N=\infty \mu$  также превращается в нуль. Этот вывод и требовалось подтвердить соответствующими рассуждениями. Как видно, найденная зависимость целиком согласуется с приведенным выше объяснением наблюдаемых фактов.

Основываясь на найденной эмпирической зависимости легко определить также концентрацию питающихся рыб, дающую максимальные величины показателей  $\mu$ , а отсюда и численные значения этих максимумов. Задача решается нахождением первой производной вышеприведенной функции, приравниванием ее к нулю и решением относительно  $N$ . Пределав соответствующие

манипуляции, мы находим, что максимальное значение  $\mu$  отвечает следующей величине  $N$

$$N = \frac{a_2}{a_3} + 1^*$$

Подставляя найденные значения коэффициентов  $a_2$  и  $a_3$ , получаем для трех испытанных систем следующие искомые значения  $N$  и соответствующие им максимальные величины  $\mu$ :

Карп . . . . .	$N = 4,15,$	$\mu_{max} = 0,0678;$
Золотая рыбка . . . . .	$N = 5,74,$	$\mu_{max} = 0,0844;$
Амиурус . . . . .	$N = 5,03,$	$\mu_{max} = 0,0290;$

Выше было показано, что амиурус в противоположность двум другим видам при некоторой оптимальной плотности дает отрицательные величины показателей  $\alpha$ . Естественно было ожидать, что и качественная сторона питания, характеризующаяся показателями  $\mu$ , также следует этой тенденции. Однако, как видно из приведенных данных, в этом случае все три вида дают качественно однородную картину. Вместе с тем, наиболее низкое значение  $\mu_{max}$ , найденное для амиуруса и резко отличающееся от максимальных значений  $\mu$  двух других видов, безусловно определяется той же закономерностью, не достигающей, правда, в этом случае такого самодовлеющего значения, как при исследовании пищевых отношений в условиях монофагии.

Полученная зависимость показателей  $\mu$  от численности групп животных, как показано, в значительной степени ограничена предельно возможным для данной системы интервалом показателей  $\beta$ . Очевидно, что принципиально иной тип зависимости будет наблюдаться в том случае, если границы, являющиеся функцией степени концентрации пищи, будут сняты и величины показателей  $\mu$  станут определяться исключительно концентрацией питающихся животных.

Экспериментальное решение этого вопроса несложно и уже было применено при изучении простых пищевых отношений.

В серии опытов, где подопытными животными служили карпы, параллельно увеличивались концентрация пищи и численность рыб в группе, причем соотношение этих элементов, другими сло-

\* Логарифмируя уравнение  $\mu = a_1(N-1)a_2e^{-a_3(N-1)}$ , получаем  $\ln \mu = \ln a_1 + a_2 \ln(N-1) - a_3(N-1)$ .

Производная этой функции по  $N$  равна  $\frac{1}{\mu} \cdot \frac{d\mu}{dN} = \frac{a_2}{N-1} - a_3$ , откуда  $\frac{d\mu}{dN} = \mu \left( \frac{a_2}{N-1} - a_3 \right)$ .

Приравнявая производную нулю, получаем  $\mu \left( \frac{a_2}{N-1} - a_3 \right) = 0$ , или  $\frac{a_2 \mu}{N-1} = a_3 \mu$ ; отсюда  $N = \frac{a_2}{a_3} + 1$ .

вами, удельная концентрация пищи ( $p/N$ ), во всех опытах оставалась постоянной и равнялась  $3 \text{ мг}$  на  $1 \text{ см}^2$ . Следовательно, в этом случае концентрация пищи не влияла на показатели  $\beta$  и все изменения в составе рационёв происходили вследствие совместного питания животных и воздействий, оказываемых ими друг на друга (табл. 51).

Таблица 51

Изменение показателей качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа рыб ( $N$ ) при постоянной удельной концентрации пищи ( $p/N$ )

$N$	$p$	$\mu$	$N$	$p$	$\mu$
1	1	0	12	12	0,095
2	2	-0,102	14	14	0,123
4	4	-0,038	16	16	0,110
6	6	0,023	18	18	0,118
8	8	0,080	20	20	0,122
10	10	0,096			

Попытка аналитически установить найденную зависимость, имеющую совершенно иной характер, чем рассмотренные выше, не имела успеха. Поэтому, мы ограничились подбором эмпирического уравнения, достаточно точно соответствующего экспериментальным величинам. Найденное уравнение имеет следующий вид

$$\mu = c_1 - \frac{c_2}{N} + \frac{c_3}{N^2}$$

и с численным значением коэффициентов  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $c_3$  изображено на рис. 42 вместе с кривой, построенной на его основании, а также эмпирическими точками.

Наиболее характерной особенностью этой новой зависимости является неожиданный факт отрицательного значения показателей  $\mu$  при относительно низких концентрациях питающихся животных. Несомненно, что причина данного явления кроется не в наличии положительно агрегатных тенденций, аналогичных случаю с амиурусом при изменении показателей  $\nu$ . Во-первых, карпы ни разу не обнаружили способности увеличивать или улучшать рацион при совместном питании. Во-вторых, величина группы, состоящая из двух экземпляров, даже при ограниченной аква-

тории экспериментальной установки слишком незначительна, чтобы дать такое резкое падение кривой<sup>1</sup>.

Повидимому, наиболее вероятное объяснение этого явления заключается в следующем. Увеличение абсолютной плотности пищи, распределенной на ограниченной площади экспериментального сосуда, создает более благоприятные условия питания в силу сокращения ареала охоты. При незначительном (в два раза) уве-

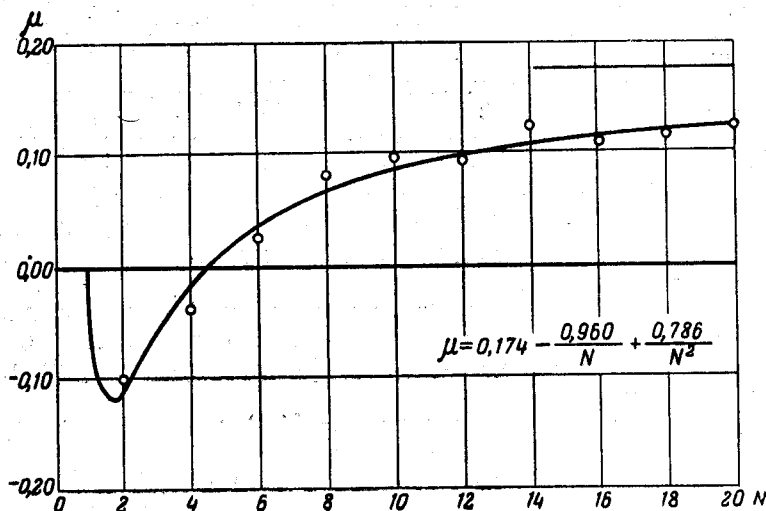


Рис. 42. Изменение показателей качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu$ ) в зависимости от числа ( $N$ ) карпов при постоянной удельной концентрации пищи.

личении численности рыб, этот положительный фактор превалирует над отрицательным влиянием совместного питания подопытных животных. Дальнейшее увеличение численности групп приводит к обратной зависимости, подавляющей положительное действие дальнейшего уменьшения ареала питания, и кривая  $\mu$  приобретает естественный, а priori ожидаемый вид.

Заметим, что согласно найденному уравнению возрастание показателей осложненных отношений  $\mu$  имеет предел, равный первому коэффициенту ( $c_1$ ); для данной системы он равен 0,174.

<sup>1</sup> Аналитическое определение значения  $N_1$  при  $\mu_{\min}$  дает близкую (1,64) к экспериментально полученной и имеющей биологический смысл величину (2). Минимум вычисляется описанным выше способом, т. е. определяется первая производная функции  $\mu = c_1 - \frac{c_2}{N} + \frac{c_3}{N^2}$ , приравнивается к нулю и ре-

шается относительно  $N$ . Получается уравнение  $N = \frac{2c_3}{c_2}$ . Отсюда искомое значение  $N_1 = 1,64$  (см. величины коэффициентов  $c_2$  и  $c_3$  на рис. 42). Подставляя значение  $N$  в основную формулу, находим  $\mu_{\min} = -0,12$ .

Как мы указывали, изменение качественного состава рационов, происходящее в результате ухудшения условий питания, вносимых совместным питанием, является реакцией животного на уменьшение общего количества получаемой пищи. Легко представить такое положение, когда в результате переключения на менее излюбленную пищу животное полностью компенсирует уменьшение валового рациона, в результате чего конкуренция будет ограничена изменением только показателей  $\beta$  при постоянных значениях  $\alpha$ . Однако, как правило, переход на более или менее вынужденную пищу приводит также и к уменьшению общих величин рационов, т. е. наблюдается одновременно возрастание показателей  $\alpha$  и  $\beta$ .

Это вызывает необходимость иметь количественные показатели интенсивности пищевых отношений, суммирующие обе стороны ее проявления, ибо, в противном случае исчезает возможность сравнивать напряженность явления в различных случаях, характеризующихся разнообразным сочетанием двух основных принятых нами показателей.

Единственно возможным разрешением этой задачи является вскрытие количественной эквивалентности показателей  $\alpha$  и  $\beta$ , т. е., другими словами, установление функциональной связи между указанными показателями.

Искать характер зависимости  $\alpha = f(\beta)$  нетрудно, исходя из данных, полученных и изложенных выше. Для этого удобно анализируемую функцию выразить в параметрической форме, взяв в качестве аргумента степень концентрации пищи. В этом случае мы имеем  $\alpha = \varphi(p)$  и  $\beta = \psi(p)$ , где  $p$  и является избранным параметром. Последние функции известны:

$$\alpha = e^{-Kp} \text{ и } \beta = D + \frac{K}{1 + e^{A+Bp}}.$$

Решив последнее уравнение относительно  $p$  и подставив его значение в первую формулу, получаем

$$\alpha = e^{-\frac{K}{B} \left[ \ln \left( \frac{K}{\beta - D} - 1 \right) - A \right]}$$

или в десятичных логарифмах

$$\alpha = 10^{-\frac{x}{B} \left[ \log \left( \frac{K}{\beta - D} - 1 \right) - A_1 \right]}$$

Если в результате данных отношений происходит одновременно смещение валовых величин рационов и изменение соотношения составных частей данного рациона, то итоговим выражением интенсивности отношений будет некоторая величина  $\gamma$ , являющаяся суммой двух слагаемых:  $\alpha$  - выражающего смещение валовых величин гетерогенного рациона и  $\alpha_3$  - представляющего эквивалентное значение показателя  $\beta$ .

Так как

$$\alpha_3 = 10^{-\frac{x}{B}} \left[ \log \left( \frac{K}{\beta - D} - 1 \right) - A_1 \right],$$

то общий эффект отношений равен

$$\gamma = \alpha + \alpha_\beta = \alpha + 10^{-\frac{x}{B}} \left[ \log \left( \frac{K}{\beta - D} - 1 \right) - A_1 \right].$$

С другой стороны, если мы имеем случай отношений, характеризующихся некоторым смещением валовых рационов, т. е. соответствующей величиной показателя  $\alpha$  при одновременном изменении качественного состава рациона, что выражается показателями  $\beta$  или эквивалентными величинами  $\alpha_\beta$ , то можно написать

$$\alpha = \alpha_x - \alpha_\beta,$$

где  $\alpha_x$  представляет данную интенсивность отношений при условии абсолютного монотонного состава пищи (монофагии) и равную эффекту отношений  $\gamma$ .

Подставив соответствующие значения  $\alpha_x$  и  $\alpha_\beta$ , получаем

$$\alpha = 10^{-x_1 p} - 10^{-\frac{x_2}{B}} \left[ \log \left( \frac{K}{\beta - D} - 1 \right) - A_1 \right],$$

где  $x_1$  и  $x_2$  — коэффициенты, неравные друг другу<sup>1</sup>.

Отсюда следуют два вывода.

Во-первых, величины  $\alpha$  могут не выражаться показательной функцией  $\alpha = 10^{-x p}$ , обязательно справедливой лишь для случаев монофагии.

Во-вторых, второй член правой части уравнения обязательно будет выражаться показательной функцией, типа  $\alpha_\beta = 10^{x_2 p}$ , что является неизбежным следствием характера соотношений  $\alpha$  и  $\beta$ . Следовательно, смещение величин показателей  $\alpha$ , вызванное переходом на качественно иной рацион, также представляет показательную функцию от  $p$ .

В качестве примера приложимости этих рассуждений к эмпирическим материалам приведем результаты серий опытов, поставленных по обычному типу, с той лишь разницей, что учитывались элементы питания, необходимые для вычисления и  $\alpha$  и  $\beta$ . Подопытными рыбами были карпы. Пищевой комплекс состоял из тех же составных частей, что и в других опытах.

В табл. 52 в первом столбце приведена заданная концентрация пищи, во втором и третьем — найденные эмпирические величины показателей  $\alpha$  и  $\beta$ . На основании последних четырех величин  $\alpha$

<sup>1</sup>  $x_1 < x_2$ , ибо в противном случае, первое слагаемое правой части уравнения было бы меньше второго и величины  $\alpha$  получили отрицательное значение.

вычислен коэффициент  $x_1 = 0,168$ . Эти величины взяты на том основании, что соответствующие значения показателей  $\beta$  практически достигли нижнего предела и не могли повлиять на ход кривой  $\alpha$ .

Таблица 52

Влияние качественного эффекта ( $\beta$ ) простых отношений на показатели количественного эффекта ( $\alpha$ ) простых отношений в популяции карпов (объяснение обозначений в тексте)

$p$	$\alpha$ (наблюденное)	$\beta$ (наблюденное)	$\alpha_x$ (вычисленное)	$\alpha_\beta$ (вычисленное)	$\alpha$ (вычисленное)
1	0,252	0,862	0,679	0,446	0,233
2	0,253	0,851	0,461	0,199	0,262
3	0,209	0,750	0,313	0,089	0,224
4	0,188	0,563	0,212	0,039	0,173
5	0,110	0,533	0,144	0,018	0,126
6	0,099	0,471	0,098	0,008	0,090
7	0,057	0,478	0,066	0,003	0,063
8	0,61	0,446	0,045	0,002	0,043
9	0,018	0,451	0,031	0	0,031
10	0,033	0,472	0,020	0	0,020

Найденный коэффициент позволяет экстраполировать величины  $\alpha_x$  и построить кривую на всем участке от  $p = 1$  до  $p = 10$ .

Эта кривая (рис. 43) выражается уравнением  $\alpha_x = 10^{-0,168p}$  и представляет изменение интенсивности отношений в зависимости от степени концентрации пищи в однородных единицах  $\alpha$ , т. е. описывает ход процесса, который осуществился, если бы группа животных питалась однородной пищей. Относящиеся сюда цифры даны в четвертом столбце табл. 52.

На основании найденных величин показателей  $\beta$  вычислены параметры и в соответствии с полученным уравнением в числовой форме построена кривая  $\beta$ . Указанное уравнение с подставленными значениями коэффициентов имеет следующий вид:

$$\beta = 0,46 + \frac{0,45}{1 + 10^{-1,67 + 0,52 p}}$$

Отрезки ординат, заключенные между эмпирической кривой  $\alpha$  и экстраполированной —  $\alpha_x$  (заштрихованная часть графика) представляет те изменения в  $\alpha$ -показателях, которые вносят  $\beta$ -показатели. Построив по этим отрезкам ординат новую кривую  $\alpha_\beta$ , легко убедиться, что она представляет правильную показательную функцию ожидаемого типа, с величиной коэффициента  $x_2 = 0,351$ . Следовательно, вид этой функции будет  $\alpha_\beta = 10^{-0,351 p}$ ,

а значения отдельных точек приведены в предпоследнем столбце табл. 52.

Для контроля определяем величины  $\alpha$  на базе всех найденных параметров. Общий вид уравнения, на основании которого можно сделать данную проверку, имеет следующий вид:

$$\alpha = 10^{-0,168 p} - 10^{-\frac{0,351}{0,52} \left[ \log \left( \frac{0,45}{\beta - 0,46} - 1 \right) + 1,67 \right]}$$

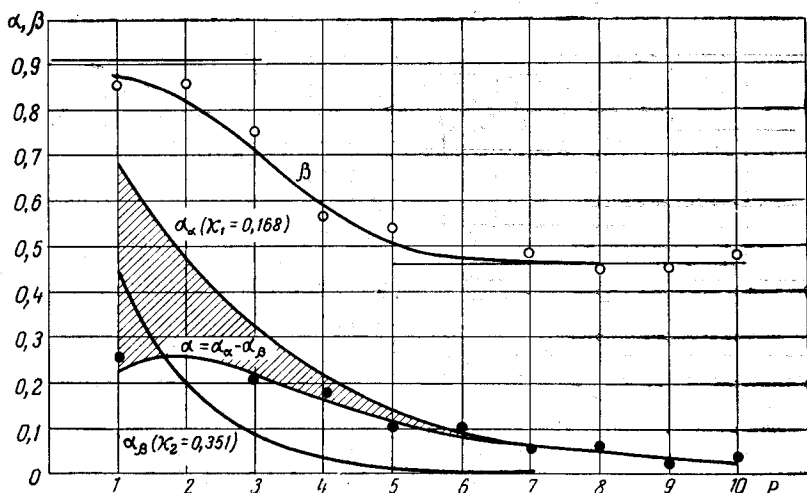


Рис. 43. Влияние качественного эффекта ( $\beta$ ) простых отношений на показатели количественного эффекта ( $\alpha$ ) простых отношений. Объяснение в тексте.

В последнем столбце таблицы приведены вычисленные по этой формуле значения  $\alpha$ . По ним же вычерчена кривая  $\alpha$  на рис. 43. Степень совпадения вычисленных величин с полученными эмпирически убеждает в правильности как общих положений, так и метода математического анализа явления.

Если бы величина  $\alpha$  при ухудшении условий питания, вызванном соответствующими отношениями, оставалась постоянной и результаты этих отношений свелись бы исключительно к изменениям показателей элективности, т. е. к сдвигам показателей  $\beta$ , то мы получили бы чистый вид заменяемости одной формы отношений другой. Используя коэффициенты уравнений  $\alpha$  и  $\beta$ , можно вычислить и построить гипотетическую кривую (рис. 44), показывающую форму связи основных количественных показателей пищевых отношений. Заметим однако, что указанный баланс может измениться в результате постепенного адаптирования животного к менее излюбленной пище, что может осуществиться в сравнительно короткий отрезок времени.



Подведем краткие итоги вышесказанному об анализе гомоконкуренции, складывающейся в условиях полифагии.

Недостаток питания, являющийся следствием совместного существования, животное стремится компенсировать за счет менее излюбленных составных частей пищи, что выражается в смещении индексов элективности. Количественным показателем этой формы отношений может служить среднее из абсолютных изменений показателей элективности (показатель  $\beta$ ).

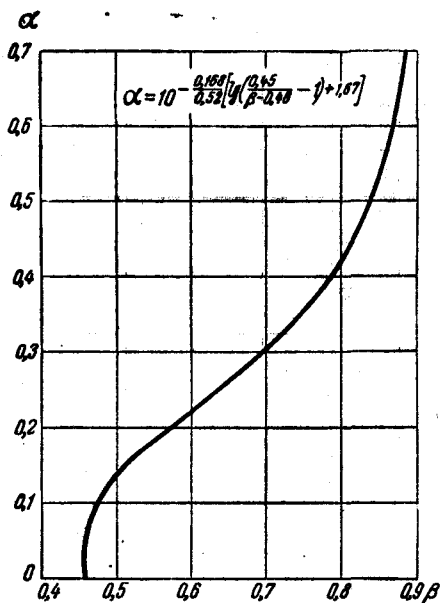


Рис. 44. Кривая эквивалентности показателей количественного ( $\alpha$ ) и качественного ( $\beta$ ) эффекта простых отношений.

Зависимость этих показателей от концентрации пищи, при полном отсутствии дополнительных воздействий, оказываемых рыбами друг на друга, т. е. в условиях простых конкурентных отношений, выражается логистической кривой. Следствием этой эмпирической зависимости является вывод, что каждая экологическая система имеет два предела, соответствующие асимптотам этой кривой и более сближенные, чем пределы математически возможные. Верхний биологический предел характеризует наличие некоторой элективности при минимальной концентрации пищи, нижний — при ее высокой концентрации. Другими словами, ни разрежение пищевого материала, ни его предельное сгущение не приводит ни к полному безразличию выбора животным того или иного пищевого объекта, ни к такому же пол-

ному переходу на питание одним, наиболее излюбленным ингредиентом.

Совместное питание группы рыб той или иной численности приводит к увеличению показателей  $\beta$ . Вместе с тем, наличие указанных пределов создает следующее положение. По мере увеличения численности животных, при одновременном уменьшении концентрации пищи, осложненные отношения, выражаемые показателями  $\mu$ , сперва возрастают, а затем вновь снижаются, стремясь в пределе к нулю.

В том случае, когда удельная концентрация пищи остается константной и осложненные отношения являются функцией только концентрации питающихся животных, наблюдается иной вид зависимости. Постепенное нарастание численности животных при-

водит сперва к отрицательным значениям показателей осложненных отношений, что объясняется, повидимому, уменьшением ареала питания, способного удовлетворить потребности животного, и лишь при более высокой численности рыб наблюдается обычная положительная пропорциональность между численностью и интенсивностью отношений.

Наличие функциональной зависимости показателей  $\alpha$  и  $\beta$  от степени концентрации пищи позволило найти количественную связь между этими показателями, что дает возможность изменения одного из них выражать через соответствующие изменения другого. Кроме того, установление таких эквивалентов позволяет различные случаи косвенных пищевых отношений, характеризующиеся их обеими формами, выразить в суммарных итоговых показателях, определяющих явление в целом и названных нами эффектом косвенных пищевых отношений.

### ГЕТЕРОКОНКУРЕНЦИЯ ПРИ МОНОФАГИИ

При рассмотрении с точки зрения изучения пищевых отношений некоторого биологического комплекса, необходимо разграничивать группы организмов, слагающиеся в экологически однородные категории, т. е. занимающие определенное положение в системе трофических взаимоотношений. Характерной особенностью таких категорий или уровней, по терминологии Хатчинсона<sup>1</sup>, является использование для питания практически одинакового пищевого материала и отсутствие внутри уровня отношений типа хищник → добыча.

По принятой нами терминологии под понятием «гетероконкуренция» подразумеваются пищевые отношения как животных, относящихся к различным видам одного трофического уровня, так и особей одновидовой популяции, не равнозначных по каким-либо свойствам, находящим отражение в борьбе за пищу.

В настоящее время известны примеры, когда животных, составляющих данный трофический уровень и населяющих некоторое пространство, можно рассматривать как комплекс практически равнозначных в трофическом отношении особей. Скопление рыб, удовлетворяющих данным условиям, Лебедев [47] предложил называть «элементарными популяциями».

Возникающее в таком комплексе соревнование за пищу исчерпывается понятием гомоконкуренции и подчиняется закономерностям, разобранным выше. Однако в подавляющем большинстве случаев животное население гетерогенно даже внутри одного уровня, причем гетерогенность может быть систематического характера, возрастного, полового и т. д. Следовательно, анализ отношений, возникающих в большинстве природных биологических комплексов, должен строиться на принципах, отличных от изложенных в предыдущих разделах.

<sup>1</sup> Оценка взглядов Хатчинсона дана нами в сводке по продуктивности [33].

Явление косвенных пищевых отношений и результат, который они приносят в процесс питания данного животного, можно рассматривать применительно к последнему, как свойство внешней среды, изменяющееся, чаще ухудшающееся, условия питания. Если при гомоконкуренции каждый питающийся индивидуум испытывает воздействие любого другого животного той же интенсивности, которое оно оказывает на него само, то при гетероконкуренции, в зависимости от тех или иных особенностей, степень такого взаимовлияния будет неодинаковой, что должно привести к соответственно различным сдвигам в интенсивности питания.

Выше, говоря о механизме гомоконкуренции, мы констатировали два основных фактора, определяющих интенсивность питания: 1) количество пищи, приходящееся на одно животное, и 2) влияние, оказываемое взаимным отпугиванием, взаимными пометами и т. д. Если особи неравнозначны, то влияние степени концентрации пищи сведется к различной скорости питания или, другими словами, на долю каждой из групп однородных особей достанется количество пищи, обратно пропорциональное скорости питания составляющих ее животных. Ничего принципиально нового это положение не вносит. С другой стороны, характер взаимодействий в гетерогенных животных комплексах может и должен быть совершенно иного типа, чем в популяциях, состоящих из особей экологически равнозначных. Следовательно, основным элементом, подлежащим изучению при анализе гетероконкуренции в условиях монофагии, будет функция типа  $v = f(N_1, N_2, \dots, N_n)$ , где  $N_1, N_2, \dots, N_n$  — численности «чистых» популяций, составляющих данную систему.

Заметим, что как это следует из вышеприведенных рассуждений понятия простые отношения и гетероконкуренция взаимно исключают друг друга.

Простейшим случаем гетероконкуренции при монофагии является схема, состоящая из двух чистых популяций. Показатели  $v$ , являющиеся мерой интенсивности гетероконкуренции, зависят, следовательно, от числа животных, составляющих эти популяции. В отличие от гомоконкуренции условимся в случае гетероконкуренции символ  $v$  изображать со значком «штрих». Следовательно, искомыми функциями будут выражения

$$v'_1 = f(N_1, N_2) \text{ и } v'_2 = \varphi(N_1, N_2).$$

Известно, что дифференциальный вид функции от двух или нескольких переменных выражается при помощи частных дифференциалов. Отсюда искомая нами зависимость может быть дана в виде системы уравнений:

$$\left. \begin{aligned} dv'_1 &= \frac{\partial v'_1}{\partial N_1} dN_1 + \frac{\partial v'_1}{\partial N_2} dN_2 \\ dv'_2 &= \frac{\partial v'_2}{\partial N_2} dN_2 + \frac{\partial v'_2}{\partial N_1} dN_1 \end{aligned} \right\}$$

Интегрируя по частям эти уравнения, получаем:

$$\left. \begin{aligned} v_1' &= \int_1^{N_1} \frac{\partial v_1'}{\partial N_1} dN_1 + \int_0^{N_2} \frac{\partial v_2'}{\partial N_2} dN_2 \\ v_2' &= \int_1^{N_2} \frac{\partial v_2'}{\partial N_2} dN_2 + \int_0^{N_1} \frac{\partial v_1'}{\partial N_1} dN_1 \end{aligned} \right\}.$$

Как видно, второй интеграл берется в иных пределах, чем первый. Смысл этого заключается в том, что первый интеграл, представляющий величину показателя  $v$ , когда численность животных во второй популяции равна нулю, т. е. когда гетероконкуренция превращается в гомоконкуренцию, должен быть равен нулю при численности первой популяции, равной единице. Другими словами, при  $N_2 = 0$  и  $N_1 = 1$ ,  $v_1' = 0$ . Вместе с тем влияние, оказываемое второй популяцией, будет иметь некоторое значение даже при численности последней, равной единице, и отсутствие этого влияния предусматривает абсолютное отсутствие животных, входящих в ее состав. Следовательно, нижним пределом второго интеграла будет не единица, как для первой популяции, а нуль. Аналогичные рассуждения справедливы и для второго уравнения.

При анализе зависимости величин  $v$  от численности чистой популяции мы исходим из общего вида уравнения типа

$$\frac{dv}{dN} = bN^a,$$

которое при интегрировании в указанных пределах дает следующее выражение

$$\int_1^N bN^a dN = \frac{bN^{a+1}}{a+1} + 1.$$

Было сделано предложение, проверенное и подтвержденное эмпирически, что коэффициент  $a$  можно принять равным  $-(b+1)$ . Тогда искомая величина  $v$  в случае гомоконкуренции будет равна  $1 - N^{-b}$ .

Очевидно, что такое же соотношение величин коэффициентов для второго слагаемого системы уравнений при гетероконкуренции не будет иметь места.

Поэтому, если для показателя  $N$  мы примем то же соотношение ( $a+1 = -b$ ), то коэффициент при  $N$ , равный  $\frac{b}{a+1}$ , где  $b$  будет иметь иное численное значение, следует принять как новую величину, которую мы условимся обозначать символом  $\lambda$ .

Таким образом, второе слагаемое наших уравнений равняется

$$\int_0^N \frac{\partial v}{\partial N} dN = \int_0^N b N^a dN = \frac{b N^{a+1}}{a+1} = \lambda N^{-b}.$$

Отсюда в окончательной форме система уравнений для гетероконкуренции двух разнородных популяций приобретает следующий вид:

$$\left. \begin{aligned} v'_1 &= 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} \\ v'_2 &= 1 - N_2^{-b_2} + \lambda_1 N_1^{-b_1} \end{aligned} \right\}.$$

Каждое из этих уравнений представляет сумму двух слагаемых. Первое слагаемое  $(1 - N^{-b})$  ничто иное, как величина осложненных отношений данной чистой популяции при отсутствии животных другого типа. Второе слагаемое  $(\lambda N^{-b})$  представляет величину, на которую увеличивается напряженность гетероконкуренции в результате влияния, оказываемого второй популяцией. Это влияние пропорционально, с одной стороны, численности этой популяции и, с другой, — коэффициенту, характеризующему активность воздействия животных одной популяции на животных другой. Следовательно, величины  $\lambda$  являются объективной мерой интенсивности влияния разнородных животных друг на друга, рассматриваемого в аспекте пищевых противоречивых отношений.

A priori очевидно, что степень такого влияния никогда не будет равной, так как в противном случае гетероконкуренция превратилась бы в гомоконкуренцию. Очевидно также, что чем больше величина  $\lambda$ , тем большее влияние оказывают животные данной популяции на животных другой популяции. Абсолютные же величины  $\lambda$  не выражают еще степень преобладания одних животных над другими и лишь отношение  $\frac{\lambda_1}{\lambda_2}$  дает полное представление о том, насколько влияние одной популяции на другую превалирует над влиянием второй популяции на первую. Эту степень превалирования мы будем называть отношением трофических валентностей. Таким образом, трофическая валентность является качеством, присущим данной категории животных, но количественное выражение ее выявляется лишь во взаимоотношении, в каждом данном биологическом окружении по-разному. Следовательно, количественное выражение трофической валентности всегда относительно.

Если питаются совместно только два животных, не равные по своим воздействиям друг на друга, то, как это следует из вышеприведенной системы уравнений,

$$v'_1 = \lambda_2 \text{ и } v'_2 = \lambda_1,$$

следовательно,

$$\frac{\lambda_1}{\lambda_2} = \frac{v_2}{v_1},$$

т. е. отношение валентностей, или степень превалирования одного животного над другим, обратно пропорционально величинам осложненных отношений.

Экспериментальная проверка изложенных теоретических положений проводилась при соблюдении следующих правил.

Животные одной чистой популяции подбирались, насколько было возможным, совершенно однородные, причем предварительные наблюдения позволяли учитывать и индивидуальные особенности активности питания животных. Уклоняющиеся от нормы особи в опыте не фигурировали. Размеры рыб разных популяций были подобраны с таким расчетом, что скорость их питания при данной концентрации пищи была примерно равной. Этим приемом было элиминировано влияние концентрации пищи, т. е. возможное неравенство величин простых отношений.

Коэффициенты  $b$  вычислялись на основании данных гомоконкуренции, когда отсутствовали особи другой популяции. Величины трофической валентности  $\lambda$  были определены сопоставлением сдвигов рационов при совместном питании двух экземпляров — представителей разных популяций. Значения показателей  $v$  на-

ходили по формуле  $v = \frac{r - r'}{r}$ , где  $r$  — рационы одной особи данной популяции, питающейся изолированно при соответственно равной относительной плотности пищи,  $r'$  — рацион той же особи питающейся в присутствии других рыб. При совместном питании разнородных рыб рационы их возможно было определить только вскрытием и анализом содержимого кишечника.

Прочие условия экспериментов не отличались от описанных выше.

Первая серия опытов была поставлена с карпами и золотыми рыбками. Серия состояла из двух последовательных операций. Сперва были определены искомые элементы отношений для обеих популяций в отдельности, причем количество рыб в каждой популяции возрастало от 1 до 10. Затем рыб помещали совместно, с таким расчетом, что в каждом отдельном опыте сумма особей всегда равнялась 10. Величину  $\lambda$ , как указывалось выше, определяли дополнительно, путем анализа интенсивности питания двух рыб, находящихся в одном сосуде.

Полученные данные приведены в табл. 53. На основании последних найдены частные значения уравнений, которые имеют следующий вид

для карпа —

$$v_1 = 1 - N_1^{-0,0722}; \quad v_1' = 1 - N_1^{-0,0722} + 0,078 N_2^{-0,0314};$$

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) при гомо- и гетероконкуренции в зависимости от числа и соотношения животных-потребителей двух видов: карпов и золотых рыбок

$N_1$  и  $N_2$ —число рыб,

$\nu_1$  и  $\nu_2$ —показатели эффекта отношений при гомоконкуренции,

$\nu_1'$  и  $\nu_2'$ —то же при гетероконкуренции

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
карпы		золотые рыбки		$N_1+N_2$	$\nu_1'$	$\nu_2'$
$N_1$	$\nu_1$	$N_2$	$\nu_2$			
0	—	10	0,073	—	—	—
1	0	9	0,060	1+9	0,063	0,246
2	0,043	8	0,067	2+8	0,119	0,254
3	0,083	7	0,063	3+7	0,150	0,207
4	0,094	6	0,057	4+6	0,158	0,204
5	0,103	5	0,047	5+5	0,171	0,211
6	0,129	4	0,037	6+4	0,191	0,187
7	0,133	3	0,039	7+3	0,222	0,190
8	0,141	2	0,022	8+2	0,218	0,170
9	0,141	1	0	9+1	0,215	0,161
10	0,149	0	—	—	—	—

для золотой рыбки

$$\nu_2 = 1 - N_2^{-0,0314}; \nu_2' = 1 - N_2^{-0,0314} + 0,174N_1^{-0,07}$$

На рис. 45,А изображены кривые, построенные в соответствии с этими уравнениями, а также нанесены эмпирические точки.

Анализ этих данных позволяет сделать заключение, во-первых, о достаточно удовлетворительном совпадении эмпирических величин с теоретически ожидаемыми, хотя рассеяние точек  $\nu'$  больше, чем в случае гомоконкуренции; во-вторых, о превышении в 2,2 раза валентности карпов над валентностью золотых рыбок и, в-третьих, о том, что величины показателей гетероконкуренции для обоих видов значительно превосходят аналогичные величины гомоконкуренции. Существенно, что даже присутствие одного животного другого вида заметно повышает напряженность отношений у первого вида, несмотря на то, что их численность выше в 9 раз.

Вторая серия опытов, поставленных аналогично первой, проводилась с двумя породами карпов — зеркальным и чешуйчатым. Результаты опытов приведены в табл. 54 и на рис. 45,Б. На этом же рисунке вычерчены теоретические кривые на основании урав-

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) при гомо- и гетероконкуренции в зависимости от числа и соотношения двух пород животных-потребителей: зеркальных и чешуйчатых карпов

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
зеркальный карп		чешуйчатый карп		$N_1 + N_2$	$\nu'_1$	$\nu'_2$
$N_1$	$\nu_1$	$N_2$	$\nu_2$			
0	—	10	0,153	—	—	—
1	0	9	0,137	1+9	0,101	0,182
2	0,056	8	0,133	2+8	0,143	0,184
3	0,077	7	0,136	3+7	0,171	0,182
4	0,083	6	0,113	4+6	0,185	0,154
5	0,101	5	0,109	5+5	0,215	0,147
6	0,124	4	0,096	6+4	0,210	0,140
7	0,126	3	0,072	7+3	0,231	0,092
8	0,127	2	0,039	8+2	0,234	0,100
9	0,145	1	0	9+1	0,254	0,040
10	0,143	0	—	—	—	—

нений с подставленными значениями коэффициентов. Эти уравнения в данном случае приобретают следующий вид:  
для зеркального карпа

$$\nu_1 = 1 - N_1^{-0,0695}, \quad \nu'_1 = 1 - N_1^{-0,0695} + 0,107 N_2^{-0,0702};$$

для чешуйчатого карпа

$$\nu_2 = 1 - N_2^{-0,0702}, \quad \nu'_2 = 1 - N_2^{-0,0702} + 0,054 N_1^{-0,0695}.$$

Зависимость величин показателя  $\nu$  от численности рыб в обеих чистых популяциях почти полностью совпадает. Совершенно иная картина наблюдается в случае гетероконкуренции: чешуйчатый карп получает ярко выраженное преобладание и его валентность в два раза выше, чем у зеркального карпа. Этот пример является убедительным свидетельством того, что характер гетероконкуренции принципиально отличен от гомоконкуренции и что привычки питания, определяющие его интенсивность в чистой популяции, ни в какой мере не предрешают результат, получаемый при смешении разнородных популяций.

Эти же опыты позволяют сделать еще один существенный вывод. Степень валентности зависит от трудно улавливаемых мелких особенностей животных и только конкретный эмпирический анализ данной системы может дать ответ на то, какая популяция и в какой мере будет доминировать.



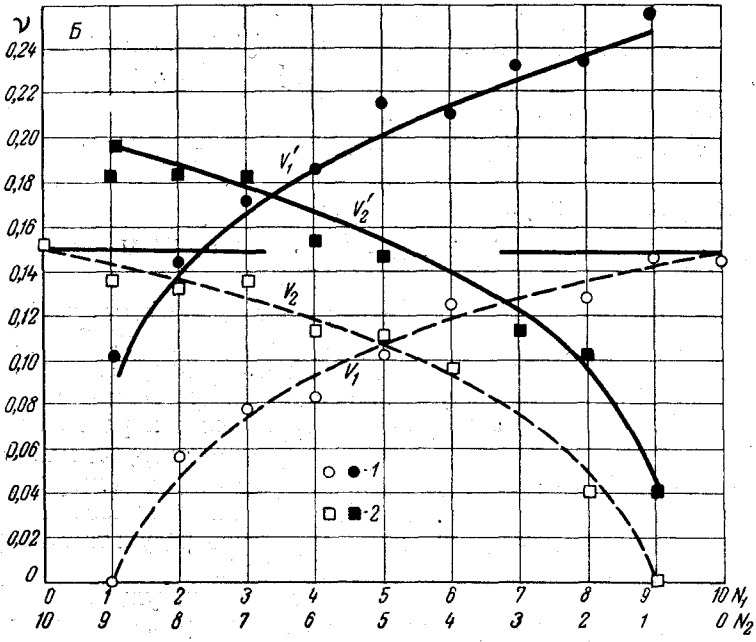
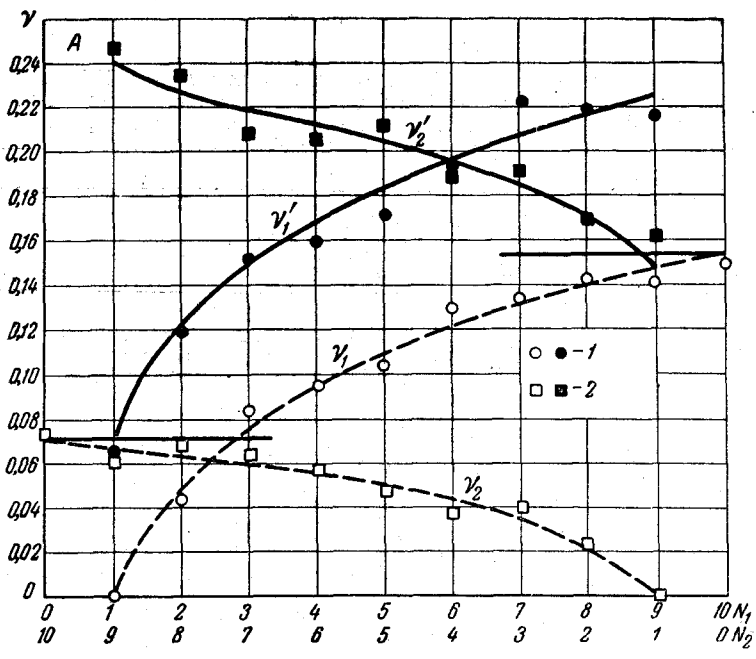
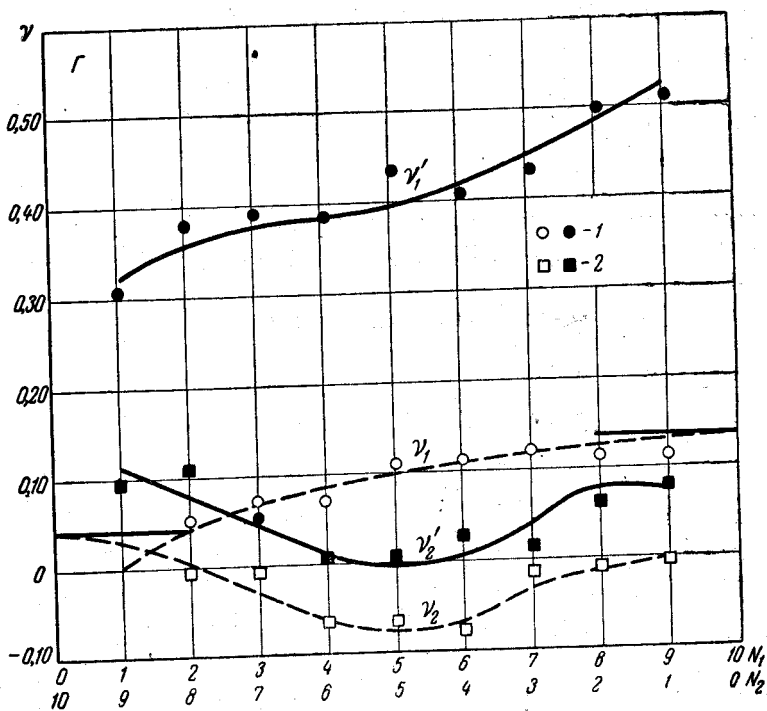
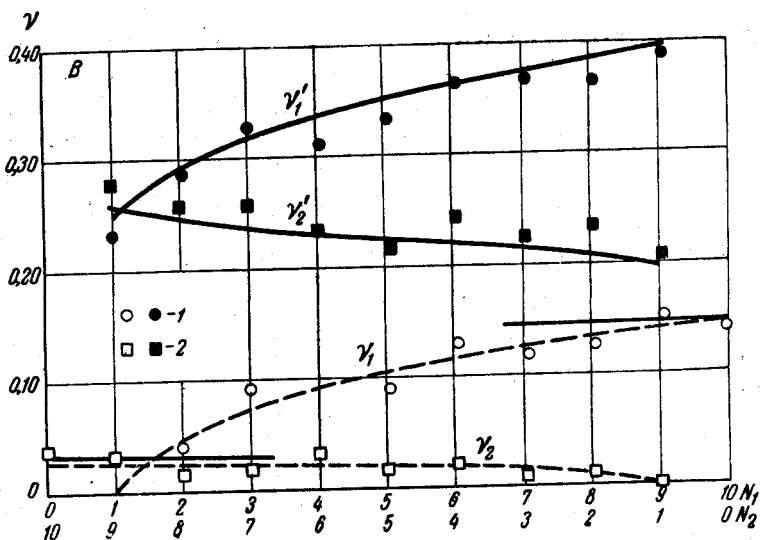


Рис. 45. Зависимость количественного эффекта осложненных отношений и от различных сочетаний двух смешанных популяций (сплошь отношений при гомоконкуренции;  $\gamma_1'$  и  $\gamma_2'$  — то же при гетероконку

А. Система карп + золотые рыбки:  
 1—карпы; 2—золотые рыбки.  
 Б. Система зеркальный карп + чешуйчатый карп:  
 1—зеркальные карпы; 2—чешуйчатые карпы.



шений ( $\gamma$ ) от плотности чистых популяций рыб (пунктирные кривые линии).  $N_1$  и  $N_2$  — число рыб;  $\gamma_1$  и  $\gamma_2$  — показатели эффекта ренци:

В. Система карпы — голубые окуни:  
1 — карпы; 2 — голубые окуни.

Г. Система карпы — амиурусы: 1 — карпы, 2 — амиурусы.

Следующей системой, подвергшейся изучению, была смешанная популяция, состоявшая из карпов и голубых окуней. Данные, характеризующие результаты этой серии опытов, приведены в табл. 55. На рис. 45,В, как и для двух предыдущих примеров,

Таблица 55

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) при гомо- и гетероконкуренции в зависимости от числа и соотношения животных-потребителей двух видов: карпов и голубых окуней

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
каarp		голубой окунь		$N_1 + N_2$	$\nu'_1$	$\nu'_2$
$N_1$	$\nu_1$	$N_2$	$\nu_2$			
0	—	10	0,035	—	—	—
1	0	9	0,033	1+9	0,231	0,277
2	0,041	8	0,015	2+8	0,285	0,255
3	0,092	7	0,019	3+7	0,324	0,258
4	0,094	6	0,031	4+6	0,309	0,232
5	0,087	5	0,015	5+5	0,331	0,215
6	0,128	4	0,022	6+4	0,362	0,242
7	0,118	3	0,009	7+3	0,366	0,224
8	0,128	2	0,011	8+2	0,362	0,233
9	0,150	1	0	9+1	0,386	0,207
10	0,139	0	—	—	—	—

нанесены эмпирические точки и кривые, вычерченные согласно найденным уравнениям, которые в данном случае равны: для карпов

$$\nu_1 = 1 - N_1^{-0,0686}, \quad \nu'_1 = 1 - N_1^{-0,0686} + 0,254 N_2^{-0,0137},$$

для голубых окуней

$$\nu_2 = 1 - N_2^{-0,0137}, \quad \nu'_2 = 1 - N_2^{-0,0137} + 0,228 N_1^{-0,0686}.$$

Отличительным свойством данной популяции является резкое преобладание величин гетероконкуренции над показателями гомоконкуренции. Любые сочетания рыб в смешанной популяции дают значения показателей  $\nu'$  несравненно более высокие, чем в чистых, одновидовых популяциях. Это свойство тем более замечательно, что величины валентности обоих видов весьма близки между собой ( $\lambda_1=0,228, \lambda_2=0,254$ ). Можно предполагать, что именно совпадение величин, характеризующих активность данных животных, при столь различных биологических особенностях, как это наблюдается в данной системе, приводит к высокому значению показателей гетероконкуренции.

Анализ системы карпы + амиурусы потребовал несколько иного подхода при попытке математической интерпретации получаемых результатов.

Как было показано выше, специфические особенности амиурусов не укладываются в общую для других испытанных видов формулу зависимости показателей  $\nu$  от численности животных  $N$ . Найдена, чисто эмпирически, другая зависимость

$$\nu = 1 - N^{-b} + u(N-1)^w e^{\nu(N-1)}.$$

Оставив ход рассуждений при анализе функции  $\nu' = f(N_1, N_2)$  прежним и лишь используя приведенное эмпирическое уравнение, мы получаем для системы, где в качестве одного слагаемого являются амиурусы, следующие формулы, характеризующие зависимость  $\nu'$  от плотности популяции питающихся животных:

$$\nu'_1 = 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 [N_2^{-b_2} + u(N_2 - 1)^w e^{\nu(N_2 - 1)}];$$

$$\nu'_2 = 1 - N_2^{-b_2} + u(N_2 - 1)^w e^{\nu(N_2 - 1)} + \lambda_1 N_1^{-b_1}.$$

На основании данных, полученных при анализе отношений, возникающих в системе карпы + амиурусы (см. табл. 56), вы-

Таблица 56

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) при гомо- и гетероконкуренции в зависимости от числа и соотношения животных-потребителей: карпов и амиуросов

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
карпы		амиурусы		$N_1 + N_2$	$\nu'_1$	$\nu'_2$
$N_1$	$\nu_1$	$N_2$	$\nu_2$			
0	—	10	0,039	—	—	—
1	0	9	0,043	1+9	0,305	0,092
2	0,053	8	-0,006	2+8	0,376	0,107
3	0,070	7	-0,007	3+7	0,386	0,054
4	0,070	6	-0,065	4+6	0,385	0,003
5	0,107	5	-0,065	5+5	0,431	0,007
6	0,114	4	-0,076	6+4	0,406	0,028
7	0,121	3	-0,014	7+3	0,427	0,017
8	0,114	2	-0,011	8+2	0,495	0,062
9	0,110	1	0	9+1	0,508	0,076
10	0,142	0	—	—	—	—

числены все коэффициенты, входящие в приведенные уравнения. В результате были получены следующие частные значения уравнений:

для карпов

$$v_1 = 1 - N_1^{-0,0635};$$

$$v'_1 = 1 - N_1^{-0,0635} + 0,372 [N_2^{-0,041} - 0,037 (N_2 - 1)^{3,22} e^{-0,795 (N_2 - 1)}];$$

для амиурусов

$$v_2 = 1 - N_2^{-0,0411} - 0,037 (N_2 - 1)^{3,22} e^{-0,795 (N_2 - 1)};$$

$$v'_2 = 1 - N_2^{-0,0411} - 0,037 (N_2 - 1)^{3,22} e^{-0,795 (N_2 - 1)} + 0,078 N_1^{-0,0635}.$$

Совпадение величин, вычисленных в соответствии с данным уравнением, и эмпирически найденных значений показателей пищевых отношений достаточно удовлетворительно (рис. 45, Г). Отмеченное выше рассеяние точек  $v'$  по сравнению с величинами  $v$  при гомоконкуренции наблюдается и в этом примере. Однако порядок вычисленных и полученных путем наблюдений величин и общие тенденции зависимости совпадают.

Знаменательно соотношение величин трофической валентности. Приведенные выше материалы характеризуют карпа как вид весьма активный, обычно доминирующий над другими рыбами. Эта активность подтверждается многочисленными наблюдениями и в естественных условиях (см. ниже). Вместе с тем в системе данного состава валентность амиуруса в 10 раз превышает валентность карпа. Найти достаточно убедительное разъяснение этому факту на основании имеющихся в нашем распоряжении данных не представляется возможным. Можно лишь предполагать, что хищники вообще обладают высокой трофической валентностью.

Нами сделана попытка анализа отношения, возникающего в системе, состоящей из трех компонентов. Соображения, подробно изложенные выше, привели в данном случае к следующей форме математического выражения ожидаемой зависимости.

Требуется найти значение функции типа

$$v' = f(N_1, N_2, N_3).$$

Исходя из принципа зависимости  $v'$  от численностей смешанной популяции, состоящей из двух компонентов, можно написать:

$$\left. \begin{aligned} v'_1 &= 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} + \lambda_3 N_3^{-b_3} \\ v'_2 &= 1 - N_2^{-b_2} + \lambda_1 N_1^{-b_1} + \lambda_3 N_3^{-b_3} \\ v'_3 &= 1 - N_3^{-b_3} + \lambda_1 N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} \end{aligned} \right\}.$$

Данная система уравнений представляет наиболее простое решение задачи. Очевидно, что правильно отображать действительность эти уравнения будут лишь при строго аддитивных связях отдельных элементов, т. е. при отсутствии функциональной связи между входящими в формулы параметрами.

Возможно, однако, ожидать, что в результате совместного действия двух видов на третий, количественный эффект этого действия будет выше или ниже простого суммирования эффектов, вызываемых каждым видом в отдельности. В этом случае можно было бы говорить о синергическом или антагонистическом влиянии компонентов, входящих в данную систему.

Таким образом, в случае аддитивности мы будем иметь

$$v'_1 = 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} + \lambda_3 N_3^{-b_3},$$

в случае синергизма

$$v'_1 > 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} + \lambda_3 N_3^{-b_3},$$

в случае антагонизма

$$v'_1 < 1 - N_1^{-b_1} + \lambda_2 N_2^{-b_2} + \lambda_3 N_3^{-b_3}.$$

Экспериментальному анализу была подвергнута система, состоящая из трех видов: карп, золотая рыбка и голубой окунь. Серия опытов состояла из 19 отдельных сочетаний животных, причем во всех случаях общее число питающихся совместно рыб было равным 12. Все замечания по поводу техники проведения опытов, данные выше, остаются в силе и в этом случае.

Результаты опытов сведены в табл. 57. На основании полученных эмпирических величин и путем сопоставления последних с вычисленными значениями  $v'_i$  можно сделать некоторые выводы.

1. Численные значения уравнений с подставленными коэффициентами приобретают следующий вид:

для карпов

$$v'_1 = 1 - N_1^{-0,0748} + 0,096 N_2^{-0,0308} + 0,189 N_3^{-0,0153};$$

для золотых рыбок

$$v'_2 = 1 - N_2^{-0,0308} + 0,173 N_1^{-0,0748} + 0,189 N_3^{-0,0153};$$

для голубых окуней

$$v'_3 = 1 - N_3^{-0,0153} + 0,173 N_1^{-0,0748} + 0,096 N_2^{-0,0308}.$$

2. Разница величин, характеризующих гомоконкуренцию и гетероконкуренцию при одинаковой общей концентрации животных, еще больше, чем в примерах, разобранных выше.

3. Ввиду сравнительно небольших изменений величин  $v'$ , наблюдающихся при различных сочетаниях рыб различных видов, возможно сопоставлять лишь порядок величин, характеризующих результат отношений для каждого вида в отдельности. Как следует из приведенных цифр, этот порядок величин, вычисленных и найденных экспериментально, более или менее совпадает. Вместе с тем, как правило, найденные величины  $v'$  несколько выше, чем

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) при гетероконкуренции в системе из трех видов в зависимости от различных сочетаний их численностей

$N_1$ —число карпов;  
 $N_2$ —число золотых рыбок;  
 $N_3$ —число голубых окуней.

$N_1+N_2+N_3$	Карпы		Золотые рыбки		Голубые окуни	
	$\nu_1$ вычисленные	$\nu_1$ найденные	$\nu_2$ вычисленные	$\nu_2$ найденные	$\nu_3$ вычисленные	$\nu_3$ найденные
2+ 5+5	0,326	0,348	0,397	0,424	0,380	0,412
4+ 4+4	0,376	0,366	0,383	0,412	0,269	0,304
6+ 3+3	0,404	0,398	0,370	0,396	0,261	0,272
8+ 2+2	0,425	0,460	0,356	0,378	0,253	0,260
10+ 1+1	0,443	0,460	0,335	0,380	0,242	0,272
12+ 0+0	0,170	0,164	—	—	—	—
5+ 2+5	0,391	0,404	0,358	0,368	0,272	0,300
3+ 6+3	0,356	0,408	0,399	0,384	0,267	0,304
2+ 8+2	0,328	0,348	0,413	0,444	0,265	0,264
1+10+1	0,278	0,300	0,430	0,464	0,262	0,292
0+12+0	—	—	0,082	0,078	—	—
5+ 5+2	0,391	0,416	0,389	0,408	0,255	0,268
3+ 3+6	0,356	0,360	0,376	0,364	0,279	0,292
2+ 2+8	0,328	0,328	0,368	0,396	0,289	0,332
1+ 1+10	0,278	0,312	0,355	0,372	0,304	0,296
0+ 0+12	—	—	—	—	0,041	0,044
6+ 6+0	0,216	0,220	0,205	0,212	—	—
6+ 0+6	0,309	0,312	—	—	0,178	0,192
0+ 6+6	—	—	0,238	0,224	0,118	0,120

вычисленные на основании приведенных уравнений. Следовательно, налицо случай синергического влияния двух видов на третий, когда одновременное действие оказывается более интенсивным, чем можно было ожидать на основании простого суммирования отдельных воздействий тех же видов.

Все описанные опыты по гетероконкуренции строились таким образом, что в каждом опыте данной серии всегда создавалась некоторая постоянная концентрация животных и варьировалось лишь соотношение представителей различных чистых популяций. Представляла несомненный интерес попытка найти влияние, оказываемое на интенсивность гетероконкуренции плотностью смешанной популяции при постоянном соотношении животных различных видов.

Для решения этого вопроса поставлена серия опытов с системой, состоящей из двух видов: карп и золотая рыбка. Во всех опытах соотношение этих рыб равнялось 1:1, причем в каждом последующем опыте абсолютное число рыб возрастало. Столь же последовательно увеличивалось и количество пищи.

Таблица 58

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) в случае гомо- и гетероконкуренции в зависимости от концентрации чистых и смешанных популяций животных-потребителей при их постоянном соотношении

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
карпы		золотые рыбки		$N_1 + N_2$	$\nu_1'$	$\nu_2'$
$N_1$	$\nu_1$	$N_2$	$\nu_2$			
1	0	1	0	1+1	0,072	0,163
2	0,054	2	0,023	2+2	0,106	0,166
3	0,081	3	0,025	3+3	0,148	0,180
4	0,085	4	0,040	4+4	0,161	0,195
5	0,105	5	0,043	5+5	0,184	0,190
6	0,128	6	0,058	6+6	0,189	0,204
7	0,121	7	0,058	7+7	0,215	0,213
8	0,140	8	0,055	8+8	0,211	0,203
9	0,140	9	0,071	9+9	0,223	0,216
10	0,152	10	0,061	10+10	0,229	0,213

Полученные результаты приведены в табл. 58. Частные значения уравнений в этом случае равны:  
для карпов

$$\nu_1 = 1 - N_1^{-0,0706}; \nu_1' = 1 - N_1^{-0,0706} + 0,072 N_2^{-0,0298};$$

для золотых рыбок

$$\nu_2 = 1 - N_2^{-0,0298}; \nu_2' = 1 - N_2^{-0,0298} + 0,163 N_1^{-0,0706}.$$

Сопоставляя полученные эмпирические значения напряженности отношений с их величинами, вычисленными по приведенным уравнениям (рис. 46), можно убедиться, что и в системе, состоящей из двух чистых популяций, также возможно говорить о синергических или антагонистических тенденциях применительно уже не к популяции, а к отдельным индивидуумам. Так в разобранным случае совершенно очевидно, что по мере увеличения суммарной плотности смешанной популяции эмпирические точки располагаются выше теоретически вычисленной кривой. Это свиде-



тельствует о том, что синергические тенденции, скрытые при малых концентрациях животных, при более высоких — выявляются достаточно отчетливо.

Мы не располагаем достаточными материалами, чтобы количественно оценить подмеченную особенность. Обычная при постановке опытов подобного рода рассеянность эмпирических точек потребовала бы огромного количества параллельных опытов, чтобы достаточно надежно оценить столь слабые отклонения от той простой зависимости, которой мы оперируем.

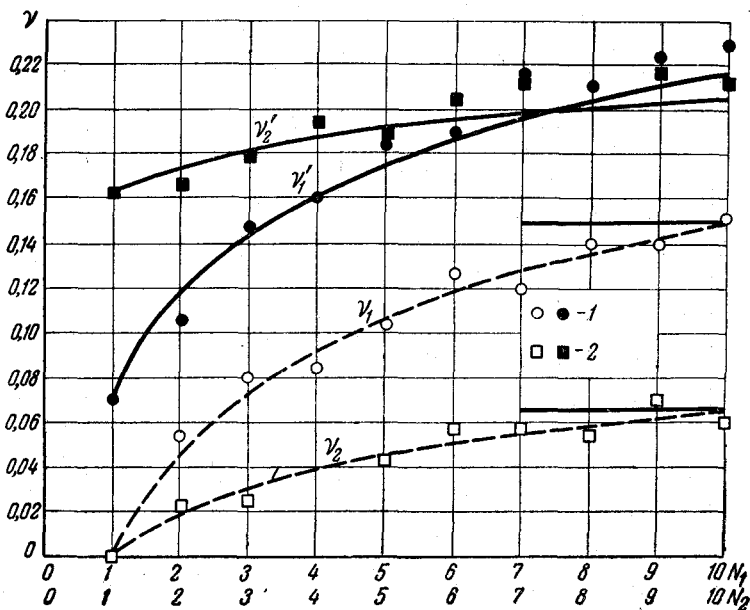


Рис. 46. Зависимость количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) от плотности чистых популяций рыб (пунктирные кривые) и от плотности смешанной популяции при равном соотношении в последней различных животных—потребителей (сплошные линии): 1—карпы; 2—золотые рыбки. Прочие обозначения те же, что и на рис. 45.

Эта же серия опытов позволила обнаружить следующий факт. При низких значениях  $N_1$  и  $N_2$  интенсивность отношений для золотых рыбок более чем в два раза выше таковых для карпов. По мере же роста численности обеих популяций, величины  $\gamma_1$  и  $\gamma_2'$  сравниваются и при еще большей плотности популяций — интенсивность отношений для карпов становится выше, чем для золотых рыбок.

Следует отметить, что эта особенность целиком вытекает из соотношения величин, входящих в уравнение коэффициентов; пересечение кривых, характеризуя по интенсивности воздействий, **перемену мест рыбами** двух категорий, будет наблюдаться, если  $v_1 > b_2$  и  $\lambda_1 > \lambda_2$ .

При анализе явления гомоконкуренции было показано, что величины осложненных отношений  $\nu$ , являясь функцией численности питающихся животных, не зависят от степени концентрации пищи.

Нами поставлены опыты с целью проверки той же зависимости в случае гетероконкуренции. Подопытными объектами являлись карпы и золотые рыбки, взятые во всех отдельных опытах в соотношении 5:5. В опытах изменялась только концентрация пищи (пшено), причем за единицу ( $p$ ) принята концентрация, равная 1 мг на 1 см<sup>2</sup> дна сосуда.

Таблица 59

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\nu$ ) и величины отклонения ( $\nu'$ ) от средних значений ( $\bar{\nu}'$ ) в зависимости от концентрации пищи ( $p$ ) в смешанной популяции карпы + золотые рыбки

	$p$	$3p$	$5p$	$7p$	$10p$	$\frac{\Sigma \nu'}{5}$
$\nu'_1$	0,202	0,194	0,178	0,172	0,178	0,185
$\nu'_2$	0,235	0,216	0,194	0,194	0,190	0,206
$\Delta \nu'_1$	0,017	0,009	-0,007	-0,013	-0,007	—
$\Delta \nu'_2$	0,029	0,010	-0,012	-0,012	-0,016	—

Результаты опытов приведены в табл. 59, где кроме значений  $\nu'$  для каждого вида и разных плотностей пищи в последнем столбце приведены средние величины  $\bar{\nu}'$ . Кроме того, в двух нижних строчках приведены отклонения от этих средних величин ( $\Delta \nu'$ ).

Как видно, сколько-нибудь значительного влияния концентрация пищи на величины гетероконкуренции не оказывает, по крайней мере в пределах испытанных десятикратных значений  $p$ . Вместе с тем некоторая слабая количественно, но выявленная тенденция к увеличению показателей  $\nu'$  по мере снижения  $p$  все же наблюдается. Этот вывод основывается на закономерно распределенных отклонениях от средних значений  $\nu'$ : при плотностях  $< 4$  величины отклонений ( $\Delta \nu'$ ) положительны, при  $p > 4$  они отрицательны. Следовательно, в противоположность гомоконкуренции при гетероконкуренции показатели  $\nu$  возрастают при снижении количества пищи, т. е. при более затрудненных условиях питания.

Все описанные выше опыты проводились с различными видами или различными породами. Другими словами, отличительными признаками животных в смешанных популяциях служили конституционные или иные особенности, связанные с систематической неоднородностью подопытного материала. Вместе с тем принцип, легший в основу обоснования понятия гетероконкуренции, предус-

матривает возникновение пищевых взаимоотношений особого типа в системе, где животные отличаются по любому признаку, вне зависимости, связан или нет данный признак с систематическим положением.

Наиболее общим случаем гетероконкуренции, возникающей в систематически чистой популяции, является межвозрастные или, правильнее, межразмерные отношения. Ниже приводятся результаты серии опытов, поставленных с целью подтвердить и количественно охарактеризовать интенсивность таких отношений.

Подопытными животными являлись карпы двух размерных категорий: крупные — 11—12 г (один экземпляр) и мелкие — 3—4 г. Пища (пшено) распределялась следующим образом. Для одного крупного карпа величина  $p$  равнялась 1 мг/см<sup>2</sup>, для мелкого — 0,4 мг/см<sup>2</sup>.

На основании полученных величин найдены частные значения уравнений:

для мелких карпов

$$v_1 = 1 - N_1^{-0,0764}, \quad v'_1 = 1 - N_1^{-0,0764} + 0,318 N_2^{-0,0738};$$

для крупных

$$v_2 = 1 - N_2^{-0,0738}, \quad v'_2 = 1 - N_2^{-0,0738} - 0,006 N_1^{-0,0764}.$$

Как видно из приводимых в табл. 60 и на рис. 47 данных, при межразмерной гетероконкуренции наблюдается следующее. По-

Таблица 60

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $v$ ) при гомо- и гетероконкуренции в зависимости от числа и соотношения двух размерных групп карпов

Гомоконкуренция				Гетероконкуренция		
мелкие		крупные		$N_1 + N_2$	$v'_1$	$v'_2$
$N_1$	$v_1$	$N_2$	$v_2$			
0	—	10	0,162	—	—	—
1	0	9	0,153	1+9	0,250	0,115
2	0,048	8	0,128	2+8	0,344	0,123
3	0,088	7	0,119	3+7	0,361	0,135
4	0,107	6	0,128	4+6	0,358	0,095
5	0,103	5	0,098	5+5	0,402	0,122
6	0,126	4	0,105	6+4	0,389	0,082
7	0,147	3	0,086	7+3	0,466	0,054
8	0,131	2	0,069	8+2	0,458	0,018
9	0,162	1	0	9+1	0,433	0,010
10	0,162	0	—	—	—	—

пуляции мелких карпов чрезвычайно сильно реагируют на присутствие животных того же вида, по размерам значительно превышающих рыб первой категории. В этом случае проявляется обычная картина гетероконкуренции. Наоборот, на крупных особей почти не оказывают влияние мелкие животные того же вида. Более того, присутствие мелких особей оказалось даже положительным моментом в питании крупных, следствием чего явилось отрицательное значение параметра  $\lambda$ . Причиной данного обстоятельства

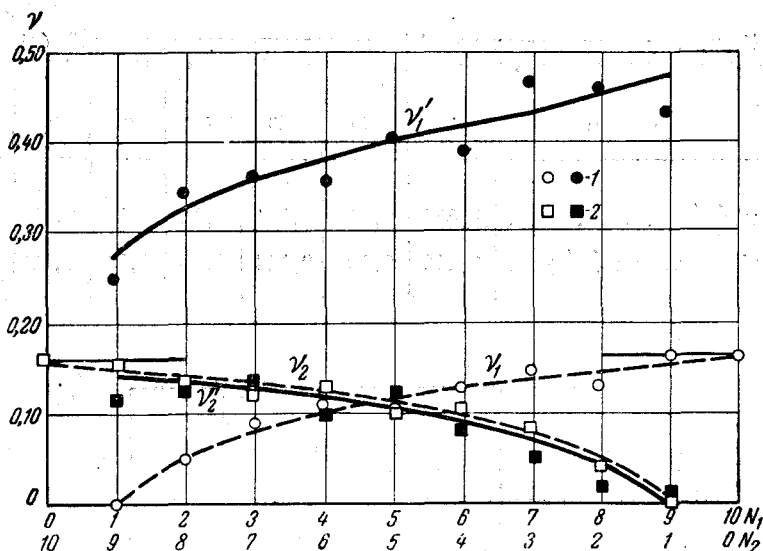


Рис. 47. Зависимость количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma$ ) от плотности чистых популяций рыб (пунктирные кривые) и от плотности смешанной популяции при равном соотношении в последней различных животных-потребителей (сплошные линии): 1—мелкие карпы; 2—крупные карпы.

является, повидимому, факт увеличения общего количества пищи, что, как показано выше, в слабой степени может изменить интенсивность гетероконкуренции и соответственно снизить величины  $\gamma_2$ .

Заметим, что ни в одном случае межвидовых отношений мы не имели расхождения показателей трофической валентности.

Если в основе гетероконкуренции, как мы предполагали, лежат элементы оборонительных рефлексов, присущих животным, в какой-то мере отличающихся друг от друга, то можно ожидать, что длительное вынужденное совместное пребывание должно уничтожить или во всяком случае снизить степень этого действия. Уменьшение боязни должно найти отражение в снижении взаимных помех, возникающих при питании, что в свою очередь скажется на величинах показателей.

Нами вычислены значения этих показателей для смешанной популяции, состоящей из 4 экземпляров карпа и 4 экземпляров голубого окуня, обитавших совместно 2 месяца. Измерения производились через каждые 10 дней. Плотность пищи в каждом опыте равнялась  $4 \text{ мг/см}^2$  для всей популяции. В промежутках между измерениями пища находилась в избытке. За 24 часа до опыта кормление прекращалось.

Таблица 61

Изменения количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma'$ ) в зависимости от времени совместного обитания карпов и голубых окуней

Время в сутках	1	10	20	30	40	50	60
Карпы ( $\gamma'_1$ ) . . . . .	0,336	0,248	0,204	0,188	0,164	0,168	0,160
Голубые окуни ( $\gamma'_2$ ) . . . . .	0,218	0,190	0,148	0,136	0,140	0,132	0,136

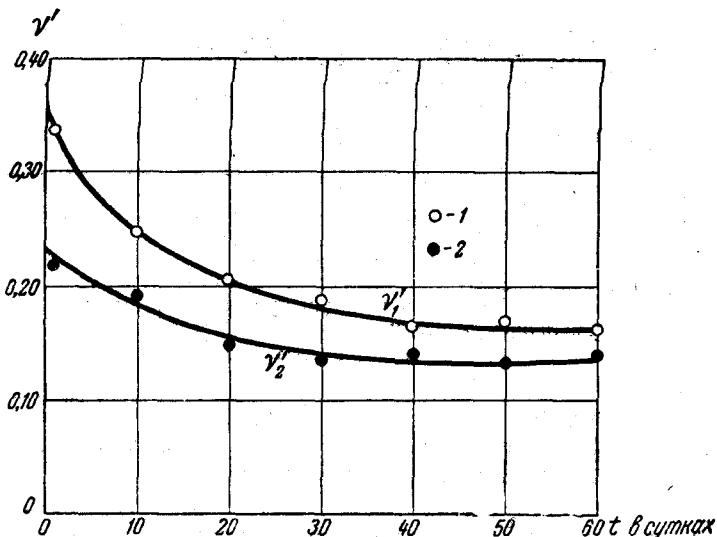


Рис. 48. Зависимость количественного эффекта осложненных отношений ( $\gamma'$ ) от времени ( $t$ ) при совместном обитании карпов  $\gamma'_1$  и голубых окуней  $\gamma'_2$ .

В табл. 61 и на рис. 48 приведены результаты этих опытов, из которых следует, что взаимное «привыкание» даже у рыб столь различных видов действительно наблюдается. С другой стороны, даже двухмесячный контакт, значительно снизив напряжение ге-

тероконкуренции, все же не привел к нивелировке взаимоотношений. Форма кривых, характеризующих изменения показателей гетероконкуренции в зависимости от длительности совместного пребывания, позволяет видеть тенденцию к достижению некоторого постоянного состояния во взаимоотношениях этих видов, уже не зависящего от дальнейшего продолжения эксперимента. Другими словами, если результаты данных опытов толковать как общую закономерность, присущую совместно питающимся животным, то можно сделать вывод, что взаимная адаптация животных различных видов, рассматриваемая в аспекте пищевых отношений, имеет некоторый предел, не изменяющийся от дальнейшего совместного обитания. Отсюда вытекает следующее положение: единственными путями реального снижения напряженности отношений является пространственная дифференциация ареала питания, приводящая к несовпадению пастбищ, или в меньшей степени, как будет показано ниже, переход животных на питание различной пищей.

Основной вывод, вытекающий из материалов, изложенных в настоящем разделе, следует из сопоставления величин гомо- и гетероконкуренции. Ввиду значительной принципиальной важности этого вывода, мы позволим себе привести некоторые дополнительные расчеты для более наглядной демонстрации полученных результатов.

В табл. 62 приведены величины показателей  $v'$  для пяти смешанных популяций, т. е. для всех испытанных нами бинарных систем. Цифры заимствованы из табл. 53, 54, 55, 56 и 60. В послед-

Таблица 62

**Изменения среднего значения количественного эффекта осложненных отношений ( $v'$ ) в зависимости от соотношения рыб в смешанных популяциях**

Система	1+9	2+8	3+7	4+6	5+5	6+4	7+3	8+2	9+1	Среднее
Карп+золотая рыбка . . . . .	0,228	0,277	0,190	0,186	0,191	0,189	0,212	0,208	0,210	0,205
Карп чешуйчатый+карп зеркальный	0,174	0,176	0,179	0,166	0,179	0,182	0,189	0,207	0,233	0,187
Карп+голубой окунь . . . . .	0,272	0,261	0,278	0,263	0,273	0,314	0,323	0,336	0,368	0,299
Карп+амиурус	0,113	0,161	0,154	0,156	0,219	0,255	0,304	0,408	0,465	0,248
Карп мелкий+карп крупный . . . . .	0,128	0,167	0,203	0,200	0,262	0,266	0,342	0,370	0,391	0,259

нем столбце табл. 62 даны средние значения величин  $\bar{v}'$  для каждой системы. Единственно правильной средней величиной является «среднее взвешенное», вычисленное по формуле:

$$\bar{v}' = \frac{N_1 v'_1 + N_2 v'_2}{N_1 + N_2}$$

Вычисленные таким образом величины  $\bar{v}$  служат объективной мерой интенсивности взаимоотношения, возникающего между двумя индивидуумами двух чистых популяций.

Сопоставляя эти величины с показателями гомоконкуренции, найденными для каждого отдельного слагаемого системы при той же общей численности животных, мы получили данные, представленные в табл. 63.

Таблица 63

Средние значения количественного эффекта осложненных отношений в чистых ( $v_1$  и  $v_2$ ) и смешанных ( $\bar{v}$ ) популяциях, состоящих из равного числа рыб

Система	$v_1$	$v_2$	$\bar{v}$
Карп + золотая рыбка . . . . .	0,149	0,073	0,205
Карп чешуйчатый + карп зеркальный . . . . .	0,143	0,153	0,187
Голубой окунь + карп . . . . .	0,139	0,035	0,299
Амиурус + карп . . . . .	0,142	0,039	0,248
Карп мелкий + карп крупный . . .	0,162	0,162	0,259

Как видно, во всех случаях гетероконкуренция оказывается более напряженной, чем гомоконкуренция, характеризуясь соответственно более высокими показателями. Пользуясь распространенными понятиями и перенося на них тот же вывод, мы можем принять, что межвидовые отношения интенсивнее внутривидовых.

Опыт анализа системы, состоящей из трех видов, также целиком подтвердил данное положение, причем расхождение величин  $v$  и  $\bar{v}$  в этом случае оказалось еще больше.

На основании материалов, изложенных в настоящем разделе, можно сделать также ряд выводов второстепенного значения.

1. Анализ системы, слагающейся из трех чистых популяций, производимый на основании допущения аддитивных свойств отдельных элементов, показывает наличие слабо выраженных синергических тенденций при воздействии двух элементов на третий.

2. Аналогичное положение, выраженное еще более слабо, наблюдается и в системе, состоящей из двух слагаемых при увеличенной общей численности животных. Синергические тенденции в данном случае возникают не между чистыми популяциями, а между особями одной популяции.

3. Плотность пищи слабо влияет на величины гетероконкуренции. Лишь при значительном разрежении пищевого материала наблюдается возрастание показателей  $\gamma'$ .

4. Анализ межразмерных отношений у рыб на первый взгляд представляет частный случай гетероконкуренции. Однако, как это показано выше, нельзя забывать, что хотя межразмерные отношения по характеру их осуществления в каждый отдельно взятый промежуток времени приближаются к межвидовым отношениям, по своей принципиальной сущности являются отношениями внутривидовыми. Подробнее на этом обстоятельстве мы остановимся ниже. Характерной особенностью межразмерных отношений является факт сильного воздействия крупных особей на питание мелких экземпляров того же вида, при почти полном отсутствии влияния мелких особей на крупных.

5. Длительное существование смешанной популяции приводит к снижению интенсивности косвенных пищевых отношений, которые, достигнув некоторого предельного уровня, более не изменяются.

Анализ и обсуждение некоторых общих положений, полученных в результате изложенных опытов, даны ниже.

### ГЕТЕРОКОНКУРЕНЦИЯ ПРИ ПОЛИФАГИИ

Излагающийся ниже материал по экспериментальному анализу явления косвенных пищевых отношений, является итоговым не только по своему положению в книге, но и по существу рассматриваемых в нем вопросов. Принятый план исследования, когда от более простых и искусственно схематизированных систем мы переходили к более сложным, ближе соответствующим природным условиям, последним звеном имеет положение, не ограниченное какими-либо привносимыми обстоятельствами: однородным составом пищи, равным качеством животных и т. д. Другими словами, если в начале изложения мы для удобства анализа искусственно ограничивали изучаемые системы более или менее узкими рамками, то ниже эти рамки сняты настолько, насколько это возможно для экспериментального метода.

Понятие гетероконкуренции при полифагии предусматривает, с одной стороны, что животные не равнозначны по своей трофической потенции и, с другой, что пища является гетерогенным комплексом, из которого одни ингредиенты потребляются более интенсивно, чем другие. Это положение наиболее универсально, тем самым ближе всего приближаясь к естественным условиям.

По мере постепенной элиминации ограничивающих компонентов как само явление, так соответственно и методы его анализа



непрерывно усложнялись, причем наиболее заметно указанное усложнение сказалось на формах математической интерпретации получаемых данных. Более же сложные методы математического анализа требуют большей чистоты исходного цифрового материала. Вместе с тем, чем сложнее искомая зависимость и чем больше переменных входит в нее, тем труднее получить материал необходимой чистоты и точности. Поэтому, будучи ограничены возможным количеством параллельных опытов, числом сочетаний различных условий и пр., мы оказались перед альтернативой: или максимально сузить вопрос, сделав его доступным для математического анализа, или пожертвовать математической стороной, пытаясь на более обширном и разнообразном материале показать чисто биологическую природу явления.

Мы остановились на последнем варианте, исходя из простого положения, что новый по существу вопрос должен в первую очередь быть разрешен с чисто качественной стороны, с соблюдением его биологической специфики.

Это положение не следует понимать таким образом, что мы отказались в данном случае от количественной оценки получаемых результатов. Как будет видно, и на примере гетероконкуренции при полифагии оказалось возможным применить количественные показатели интенсивности процесса. Но дальнейшей математической обработке эти показатели не подвергались, поскольку их число не позволило оперировать обычными методами математического анализа.

Сосредоточив внимание на чисто биологической природе явления, надлежало выбрать те его стороны, которые представляют наибольший интерес и которые, в силу этого, должны быть подвергнуты первоочередному исследованию. По нашему глубокому убеждению, таким вопросом является открытый и сформулированный выше факт более напряженных отношений в гетерогенных системах по сравнению с гомогенными.

Мы считаем, что это положение имеет настолько высокое принципиальное значение и общебиологические масштабы, что проверке и подтверждению его в первую очередь должны быть подчинены дальнейшие исследования по анализу явления пищевых отношений. Вопросу о сравнении напряженности отношений в чистых и смешанных популяциях и посвящено дальнейшее изложение.

Выше указывалось, что мерой интенсивности пищевых отношений в гетерогенных системах могут служить показатели осложненных отношений, т. е. показатели  $v'$ , для оценки сдвигов в общей интенсивности питания, и  $\mu'$  — в сдвигах качественного состава рационов. Если выше мы оперировали только величинами  $v'$ , то при анализе отношений при полифагии следует пользоваться показателями обоих типов. Показатели  $v'$  вычисляли, как и выше, по формуле

$$v' = \frac{r-r'}{r},$$

где  $r$  — рационы одной особи, питающейся изолированно,  $r'$  — рацион той же особи при питании ее в присутствии других животных, при той же удельной плотности пищи.

Величины  $\mu'$  вычислялись следующим образом. Во-первых, находили размеры показателей  $\beta$  для особей, участвующих в данном эксперименте. Назовем эту величину  $\beta''$ . Параллельно, при той же численности группы питающихся животных, но состоящей из равноценных особей (чистая популяция), определяли другую величину  $\beta$ -отношений. Обозначим ее как  $\beta'$ . Разница между этими двумя величинами служила мерой воздействия качественно иных животных, т. е. являлась искомым показателем  $\mu'$ . Таким образом,  $\mu' = \beta'' - \beta'$ , где  $\beta''$  — показатель гетерогенных условий,  $\beta'$  — гомогенных, при константной численности популяции: в первом случае смешанной, во втором — чистой.

Отсюда очевидна существенная разница между показателями  $\nu'$  и  $\mu'$ . Если  $\nu'$  может служить мерой интенсивности осложненных отношений в смешанных популяциях лишь при сопоставлении его с величинами  $\nu$ , полученными для чистых популяций, из которых слагается смешанная, то величины  $\mu'$  непосредственно являются мерой осложненной гетероконкуренции, где указанное сопоставление входит в способ получения данного показателя.

Техника опытов была совершенно идентична описанным выше, включая размеры подопытных рыб, величину аквариумов, плотность пищи и прочие условия. Пищей служила смесь из равных частей следующих ингредиентов:

- 1) личинки хирономид длиной 10—12 мм;
- 2) *Daphnia magna*, убитые нагреванием;
- 3) мясо говяжье (без жира, нарезанное равными кусочками, величиной примерно с личинку хирономуса);
- 4) пшено сухое.

Все предосторожности в смысле выдерживания рыб перед опытом, отбор с максимальным вниманием однородных особей, распределение пищи по дну аквариумов и пр. соблюдались со скрупулезной тщательностью.

Были испытаны пять двойных систем и одна тройная. Двойные системы состояли из следующих комбинаций.

1. Карпы + золотые рыбки.
2. Карпы + амиурусы.
3. Карпы + голубые окуни.
4. Амиурусы + голубые окуни.
5. Карпы мелкие + карпы крупные.

Результаты анализа первой системы: карп + золотые рыбки приведены в табл. 64. В первом столбце таблицы приведены соотношения чисел особей обоих видов в отдельных опытах, каждый из которых дублировался. Как видно, в сумме в отдельном опыте участвовало всегда 10 рыб. Четыре последующих столбца дают величины искомым показателей.

Изменение количественного ( $\nu'_1$  и  $\nu'_2$ ) и качественного ( $\mu'_1$  и  $\mu'_2$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношения рыб ( $N_1, \nu'_1, \mu'_1$  — карпы,  $N_2, \nu'_2, \mu'_2$  — золотые рыбки)

$N_1+N_2$	$\nu'_1$	$\nu'_2$	$\mu'_1$	$\mu'_2$	Примечание
1+9	0,070	0,235	0,054	0,189	Где при $N=10$
3+7	0,153	0,232	0,129	0,187	$\beta'_1 = 0,718$
5+5	0,185	0,217	0,107	0,128	$\beta'_2 = 0,826$
7+3	0,198	0,164	0,179	0,078	$\nu_1 = 0,147$
9+1	0,229	0,170	0,208	0,033	$\nu_2 = 0,072$

В последнем столбце приведены значения показателей  $\beta'$  для обоих видов (при чистой популяции, состоящей из 10 рыб данного вида) и показателей  $\nu$  (для тех же условий). Сопоставление последних величин с размерами  $\nu'$  показывает влияние, оказываемое наличием новых качеств, вызванных гетерогенностью подопытных популяций. Тот же порядок изложения фактических данных принят для других систем.

Рассматриваемая смешанная популяция характеризуется, во-первых, значительным повышением показателей пищевых отношений в результате совместного питания особей двух видов, во-вторых, более активным воздействием карпов на золотых рыбок, чем этих последних на карпов и, в-третьих, одновременным сдвигом как общих рационов, так и их качественного состава (рис. 49,А).

При сопоставлении данных, характеризующих указанную систему, с аналогичными опытами и теми же видами рыб, но в условиях монофагии, можно убедиться в том, что характер положения и тип кривых, характеризующих изменения показателей  $\nu$ , весьма близки друг к другу. Это обстоятельство свидетельствует, с одной стороны, что воспроизводимость наших опытов достаточно высока и получаемые результаты весьма закономерны, с другой стороны, что сдвиги в характере питания, выражаемые показателями  $\mu'$ , не уменьшают, как этого можно было бы ожидать, изменений общих величин рационов.

Характерно также следующее обстоятельство. Точки, соответствующие показателям  $\mu'$ , при четко выраженной тенденции к возрастанию или убыванию весьма разбросаны и не позволяют даже приблизительно связать их некоторой кривой. Поэтому мы даем пунктирные прямые, характеризуя этим лишь общую тен-

денцию, но отнюдь не предполагая, что здесь налицо линейная зависимость. Крайняя разбросанность точек, при их небольшом числе (5 комбинаций), послужила одной из серьезных причин для отказа, в данном случае, от попытки математической интерпретации явления.

Аналогичное явление наблюдается для системы карпы+амиурус (табл. 65, рис. 49,Б). Ранее, анализируя эту систему (при монофагии), мы наблюдали весьма большое влияние, оказываемое амиурусами на карпов. Результаты данных опытов также подтвердили это наблюдение, причем так же, как и в предыдущем случае, совпадение результатов опытов, проведенных в разное время и при разных условиях питания, чрезвычайно высокое.

Таблица 65

Изменение количественного ( $\nu'_1$  и  $\nu'_2$ ) и качественного ( $\mu'_1$  и  $\mu'_2$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношения рыб ( $N_1$  и  $N_2$ —число рыб;  $N_1, \nu'_1, \mu'_1$ —карпы;  $N_2, \nu'_2, \mu'_2$ —амиурус)

$N_1+N_2$	$\nu'_1$	$\nu'_2$	$\mu'_1$	$\mu'_2$	Примечания
1+9	0,294	0,093	0,098	0,058	Где при $N = 10$ $\beta'_1 = 0,790$ $\beta'_2 = 0,419$ $\nu_1 = 0,124$ $\nu_2 = 0,043$
3+7	0,392	0,076	0,171	0,015	
5+5	0,427	0,012	0,148	0,061	
7+3	0,425	0,048	0,142	0,019	
9+1	0,494	0,094	0,207	0,022	

Следует отметить одну особенность амиурусов, осложнявшую работу с этим видом по избираемому питанию. Очень часто наблюдается, что сомики хватают какой-либо пищевой объект, даже проглатывают его, но по прошествии более или менее длительного времени отрывают его обратно. Поэтому даже вскрытие желудков и наличие в них того или иного пищевого материала не дает гарантии, что именно этот материал является пищей, которая будет ассимилирована организмом.

В табл. 66 и на рис. 49,В даны результаты опытов, проведенные с системой карпы+голубые окуни. Характер зависимости в этом случае хорошо соответствует предыдущему с той лишь разницей, что воздействие голубых окуней на карпов меньше, чем амиурусов и, в свою очередь, влияние, оказываемое карпами на соконкурента, несколько выше. Во всяком случае не оставляет сомнений следующее положение: воздействие хищных видов на мирных несравненно выше, чем этих последних на хищных. Это относится даже к таким размерным категориям рыб, когда непосредственной угрозы для мирной рыбы данные хищники не представляют.

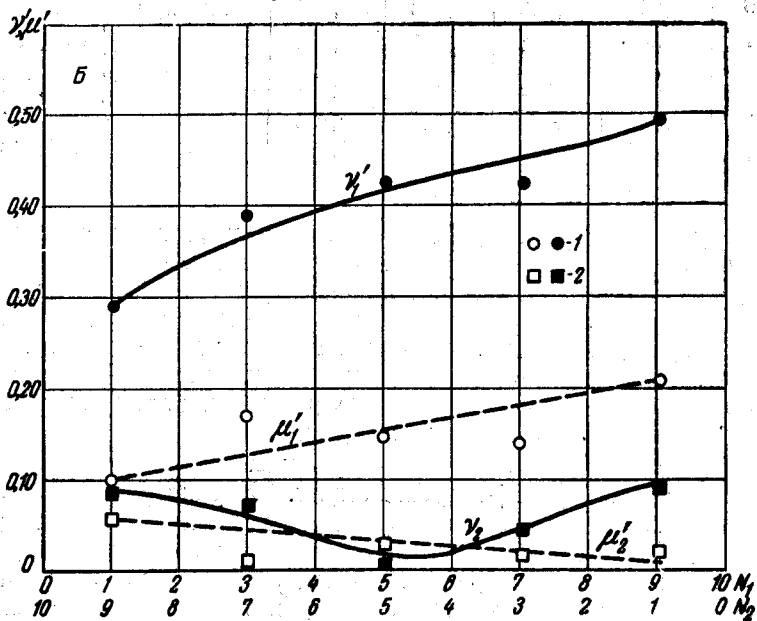
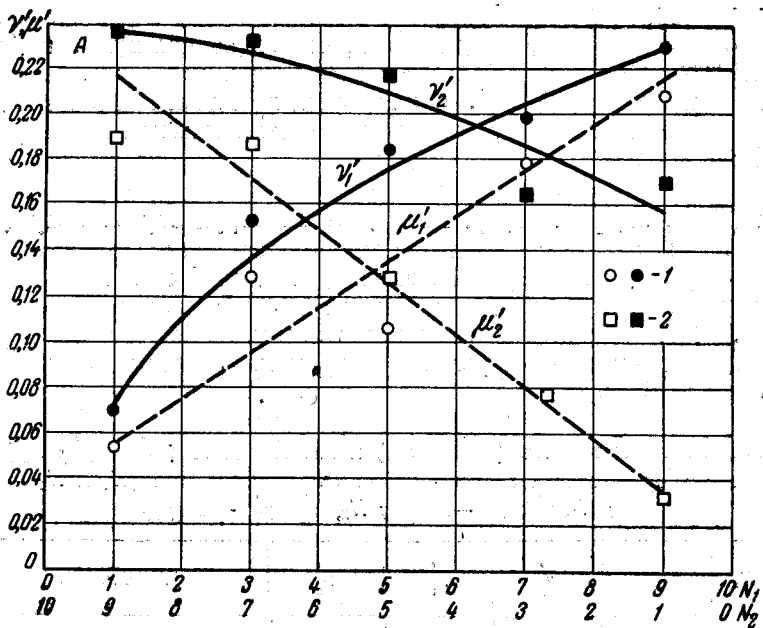
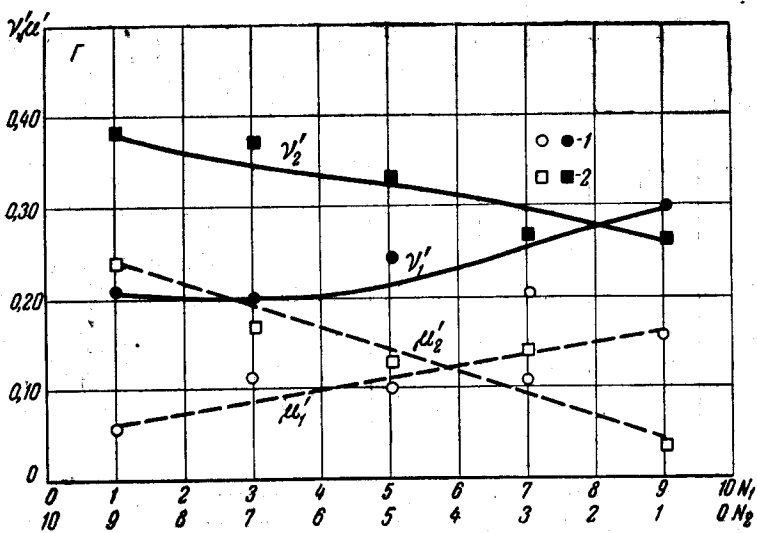
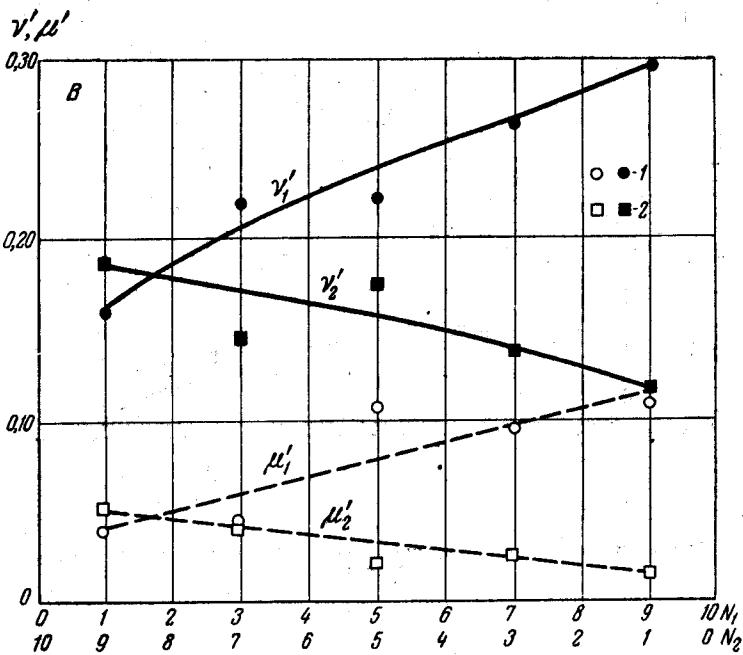


Рис. 49. Зависимость количественного ( $v_1'$  и  $v_2'$ ) и качественного ( $\mu_1'$  и  $\mu_2'$ ) эффекта осложненных отношений от соотношения численности рыб:

А. Система карп → золотая рыбка: 1—карпы; 2—золотые рыбки.  
 Б. Система карп → амиурис: 1—карп; 2—амиурысы.



В. Система карп + голубые окуни: 1—карп; 2—голубые окуни.  
 Г. Система амур + голубые окуни: 1—амуры; 2—голубые окуни.

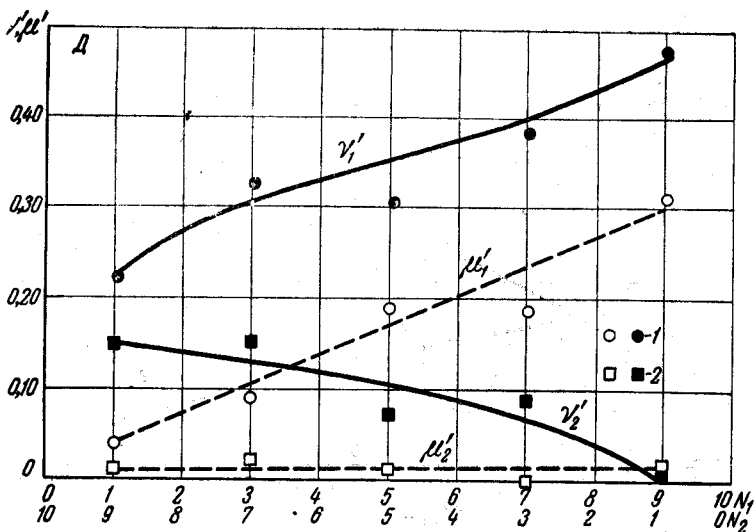


Рис. 49  
Д. Система мелкие карпы - крупные карпы: 1—мелкие карпы; 2—крупные карпы.

Таблица 66

Изменение количественного ( $v_1'$  и  $v_2'$ ) и качественного ( $\mu_1'$  и  $\mu_2'$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношения рыб ( $N_1$  и  $N_2$ —число рыб;  $N_1, v_1', \mu_1'$ —карпы;  $N_2, v_2', \mu_2'$ —голубые окуни)

$N_1+N_2$	$v_1'$	$v_2'$	$\mu_1'$	$\mu_2'$	Примечание
1+9	0,160	0,187	0,038	0,052	Где при $N=10$ $\beta_1' = 0,776$ $\beta_2' = 0,679$ $v_1 = 0,160$ $v_2 = 0,036$
3+7	0,221	0,146	0,043	0,040	
5+5	0,226	0,175	0,108	0,022	
7+3	0,267	0,138	0,095	0,024	
9+1	0,297	0,117	0,109	0,014	

Иное положение наблюдается при системе, состоящей из двух хищных видов. Смешанная популяция из амиурусов и голубых окуней, как видно из полученных результатов (табл. 67 и рис. 49, Г), дает картину высоких и обоюдоострых отношений, со значительными величинами показателей обоих видов. Все же и в данном случае более активными оказываются амиурусы.

Таблица 67

Изменение количественного ( $\nu'_1$  и  $\nu'_2$ ) и качественного ( $\mu'_1$  и  $\mu'_2$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношения рыб ( $N_1$  и  $N_2$ —число рыб;  $N_1, \nu'_1, \mu'_1$  — амиурусы,  $N_2, \nu'_2, \mu'_2$  — голубые окуни)

$N_2+N_1$	$\nu'_1$	$\nu'_2$	$\mu'_1$	$\mu'_2$	Примечание
1+9	0,206	0,382	0,056	0,239	Где при $N = 10$ $\beta'_1 = 0,422$ $\beta'_2 = 0,645$ $\nu_1 = 0,050$ $\nu_2 = 0,041$
3+7	0,201	0,370	0,113	0,167	
5+5	0,243	0,331	0,100	0,128	
7+3	0,205	0,267	0,108	0,138	
9+1	0,296	0,260	0,156	0,032	

Характерно, что все опыты свидетельствуют о наличии у хищных видов более стабильных привычек питания, результатом чего являются более устойчивые значения показателей  $\mu'$  по сравнению с таковыми для мирных рыб. Последней двойной системой, подвергнутой анализу, был случай межразмерной гетероконкуренции. Условия опыта и размерные группы рыб точно повторяли аналогичные опыты в случае монофагии.

Таблица 68

Изменение количественного ( $\nu'_1$  и  $\nu'_2$ ) и качественного ( $\mu'_1$  и  $\mu'_2$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношения рыб ( $N_1$  и  $N_2$ —число рыб;  $N_1, \nu'_1, \mu'_1$  — карпы мелкие;  $N_2, \nu'_2, \mu'_2$  — карпы крупные)

$N_2+N_1$	$\nu'_1$	$\nu'_2$	$\mu'_1$	$\mu'_2$	Примечание
1+9	0,220	0,148	0,040	0,009	Где при $N = 10$ $\beta'_1 = 0,806$ $\beta'_2 = 0,811$ $\nu_1 = 0,152$ $\nu_2 = 0,149$
3+7	0,347	0,152	0,092	0,021	
5+5	0,305	0,076	0,193	0,011	
7+3	0,385	0,089	0,284	0	
9+1	0,476	0,006	0,313	0,017	

Результаты этой серии опытов приведены в табл. 68 и рис. 49,Д. Как видно, вывод, сделанный выше для подобных систем, подтверждается и на этом примере: чрезвычайно высокая активность более крупных экземпляров при почти полном игнорировании последними особей того же вида, но значительно меньшего размера. Заметим, что если общие размеры рационов практически у крупных рыб остаются постоянными, то качественный состав, хотя в слабой степени, но все же меняется. Это подтверж-



дает уже высказанное предположение, что качественная сторона питания по сравнению с количественной является более лабильной и зависимой от различных привходящих моментов.

Анализ тройной системы, состоящей из карпов, золотых рыбок и голубых окуней, преследовал в основном две цели. Во-первых, следовало проверить сделанный вывод о синергическом воздействии двух видов на третий, во-вторых, подтвердить при непосредственном сопоставлении намечающийся порядок трофической валентности данных видов.

Цифровой материал, представленный в табл. 69, говорит о том, что синергические тенденции наблюдаются и в данном случае, выражаясь показателями обоих типов. Вообще величины осложненной гетероконкуренции в данной системе тем выше, чем больше численность максимально валентного вида, каковым здесь является голубой окунь. Второе место по активности занимает карп, третье — золотая рыбка.

Таблица 69

Изменение количественного ( $v'_1, v'_2$  и  $v'_3$ ) и качественного ( $\mu'_1, \mu'_2$  и  $\mu'_3$ ) эффекта осложненных отношений в системе из трех видов в зависимости от различных сочетаний их численности ( $N_1, N_2$  и  $N_3$ )  
 $N_1, v'_1, \mu'_1$  — карпы;  $N_2, v'_2, \mu'_2$  — золотые рыбки;  $N_3, v'_3, \mu'_3$  — голубые окуни).

$N_1+N_2+N_3$	$v'_1$	$v'_2$	$v'_3$	$\mu'_1$	$\mu'_2$	$\mu'_3$	Примечание
3+3+3	0,245	0,244	0,147	0,058	0,064	0,030	Где при $N=9$ $\beta'_1 = 0,774$ $\beta'_2 = 0,404$ $\beta'_3 = 0,619$ $v_1 = 0,132$ $v_2 = 0,038$ $v_3 = 0,040$
1+1+7	0,201	0,223	0,196	0,043	0,054	0,043	
1+7+1	0,139	0,412	0,124	0,022	0,045	0,027	
7+1+1	0,401	0,148	0,133	0,106	0,119	0,032	

Как видно, порядок видов по их валентности точно соответствует тенденции, выявившейся при анализе двойных систем. Забегая же несколько вперед, можно сделать следующие общие выводы о трофической валентности испытанных видов:

- 1) у мирных видов наиболее низкая валентность;
- 2) у хищных видов она несравненно сильнее, чем у мирных;
- 3) наиболее высокая валентность наблюдается у хищных видов при их сочетании с мирными.

Указанный порядок не имеет никакой связи с показателями гомоконкуренции, в чем легко убедиться, обратившись к соответствующему разделу работы. Другими словами, трофическая ва-

лентность — свойство исключительно определяемое соотношением качеств, присущих животным, отличных между собой по каким-либо признакам.

Выше указывалось, что основным вопросом, подлежащим разрешению настоящим комплексом исследований, является сравнение интенсивностей гомо- и гетероконкуренции. Для этой цели цифровые материалы, приведенные в исходной форме в табл. 64—69, обработаны по способу, описанному выше, т. е. вычислены средние взвешенные для каждой системы и получены, таким образом, показатели, характеризующие интенсивность процесса между особями различных чистых популяций.

Таблица 70

Изменение среднего значения количественного ( $\nu'$ ) и качественного ( $\mu'$ ) эффекта осложненных отношений в зависимости от соотношений рыб в смешанных популяциях

Система	$N_1+N_2$		1+9		3+7		5+5		7+3		9+1	
	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$
Карп+золотая рыбка . . . . .	0,218	0,175	0,208	0,170	0,201	0,175	0,188	0,149	0,223	0,190		
Карп+амиур . . . . .	0,113	0,062	0,171	0,062	0,219	0,104	0,312	0,104	0,454	0,188		
Карп+голубой окунь . . . . .	0,184	0,051	0,168	0,041	0,200	0,065	0,228	0,074	0,279	0,099		
Амиур+голубой окунь . . . . .	0,364	0,221	0,319	0,151	0,288	0,114	0,224	0,117	0,292	0,144		
Карп крупный+карп мелкий . . . . .	0,155	0,012	0,210	0,042	0,190	0,102	0,298	0,199	0,429	0,283		

В табл. 70 приведены вычисленные величины  $\nu'$  и  $\mu'$ . Для большей наглядности и эти величины, характеризующие различные сочетания животных, относящихся к различным популяциям, даются в виде средних величин (табл. 71), где кроме того приве-

Таблица 71

Средние значения количественного и качественного эффекта осложненных отношений в чистых ( $\nu_1$  и  $\nu_2$ ) и смешанных ( $\bar{\nu}'$  и  $\bar{\mu}'$ ) популяциях при равной общей численности рыб

	$\nu_1$	$\nu_2$	$\bar{\nu}'$	$\bar{\mu}'$
Карп+золотая рыбка . . . . .	0,147	0,072	0,204	0,172
Карп+амиур . . . . .	0,124	0,043	0,254	0,104
Карп+голубой окунь . . . . .	0,160	0,036	0,212	0,066
Амиур+голубой окунь . . . . .	0,050	0,041	0,297	0,149
Карп мелкий+карп крупный . . . . .	0,152	0,149	0,256	0,128

дены значения показателей  $\gamma$  для чистых популяций, при той же общей численности последней.

Как видно, все без исключения экспериментальные данные с большой убедительностью свидетельствуют о несравненно более высокой напряженности отношений в смешанных популяциях, чем в чистых. Показатели же качественного эффекта осложненных отношений ( $\mu'$ ), как отмечалось выше, по своей природе регистрируют лишь превалирование гетероконкуренции над гомоконкуренцией. Их относительно высокое значение, с одной стороны, подтверждает высказанное положение, с другой — говорит о том, что повышенные гетероконкурентные отношения распространяются в разной степени и на качественную сторону питания.

Высокие показатели  $\beta$  казалось должны бы привести к более или менее стабильным значениям валовых рационов, что в свою очередь определило бы низкое значение показателей  $\gamma'$ . Однако, судя по эмпирическим данным, величины показателей  $\gamma'$  хотя и имеют несколько меньшее значение, чем при монофагии, но наблюдаемая разница несравненно ниже ожидаемой. Такое несоответствие ожидаемых результатов с полученными можно объяснить лишь тем, что фактор взаимовлияния особей, относясь к различным видам, настолько интенсивен, что создает отклонение от «нормы» в большей степени, чем этого можно ожидать на основании анализа данных по гомоконкуренции.

Значительный интерес представляют материалы по изменению привычек питания и выбору руководящих пищевых объектов в связи с условиями питания. В силу условий, складывающихся при том или ином сочетании разнородных животных, максимально избираемые формы могут заменяться другими, в иной обстановке менее избираемыми, нарушая тем самым нормальный характер элективности.

Не приводя всего громоздкого фактического материала, относящегося к данному вопросу, сошлемся для иллюстрации на данные табл. 72, где сведены выборочные цифры по элективности доминирующих пищевых ингредиентов. Таблица построена по следующему принципу. Для каждой системы даны величины элективности для ингредиентов, которые являются доминантами или при гомоконкуренции, или при гетероконкуренции. Римские цифры при показателях элективности ( $E$ ) указывают, к какому ингредиенту относится данная величина, причем порядок цифр остается тот же, что и при перечислении пищевых ингредиентов, приведенном в методической части настоящего раздела<sup>1</sup>. Цифры в скобках [(1) и (2)] показывают, к какому элементу системы, первому или второму по порядку, относятся приведенные величины.

Как видно, во всех случаях при гомоконкуренции доминантой элективности являются личинки хирономид. Но в зависимости от

<sup>1</sup> А именно: I—личинки хирономид; II—дафнии; III—нарезанное на кусочки мясо; IV—пшено.

наличия других животных эти доминанты для одной популяции с более низкой трофической валентностью неизбежно заменяются другой, причем для различных видов эта новая доминанта носит свой специфический характер. Так, золотая рыбка переходит в

Таблица 72

Расхождение доминант элективности при гетероконкуренции

	Гомоконкуренция		Гетероконкуренция		
	(1)	(2)	(1)	(2)	
Карп+золотая рыбка . . . . .	$E_1$	0,43	0,39	0,37	0,09
	$E_{IV}$	0,08	0,12	0,09	0,31
Карп+амиурус . . . . .	$E_1$	0,46	0,68	0,06	0,72
	$E_{III}$	0,14	0,12	0,31	0,06
Карп+голубой окунь . . . . .	$E_1$	0,42	0,74	0,08	0,62
	$E_{III}$	0,15	0,04	0,36	0,04
Амиурус+голубой окунь . . . . .	$E_1$	0,69	0,76	0,61	0,20
	$E_{II}$	0,01	0,16	0,01	0,54
Карп мелкий+карп крупный	$E_1$	0,33	0,42	0,07	0,53
	$E_{II}$	0,18	0,11	0,79	0,06

основном на растительный корм, карпы — на питание мясом, голубые окуни (при наличии амиурусов) и мелкие карпы (при наличии более крупных экземпляров того же вида) — на питание дафнией. Характерно, что в некоторых случаях (система карпы+амиурусы) после такого «вытеснения» величины избираемости излюбленной пищи у более валентного вида становятся выше, чем в отсутствие животных иного типа.

Приведенные данные имеют отношение к анализу понятия «ниша», выдвинутому Илтоном [93] и широко принятому в современной экологии. Понятие ниши, как свидетельствуют автор его и другие экологи, в основном базируется на привычках питания, т. е. на факторе избираемого потребления определенного пищевого материала. Наши опыты дают возможность говорить о значительной условности таких положений, как «излюбленная пища», поскольку реально наблюдаемый характер питания является не только (и не столько) результатом привычек и предпочтений, присутствующих питающемуся животному, но также и функцией того биологического окружения, в котором данное животное оказывается.

На основании наших данных преждевременно говорить о несостоятельности понятия «ниши», но при конкретном анализе естественных условий всегда следует иметь в виду относительность и условность этого понятия, особенно, если речь идет о форме, чуждой данной экосистеме.

Более высокая напряженность отношений в гетеросистемах за-

ставляет предполагать, что в силу естественного стремления снизить их интенсивность, животные, относящиеся к различным груп-

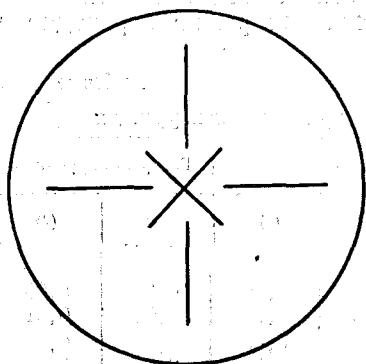


Рис. 50. Схема расположения изолирующих перегородок в экспериментальном аквариуме.

пам, стремятся до возможного предела уменьшить контакт между собой. Если ограниченные пространственные возможности не позволяют животным уйти друг от друга, чтобы нарушить контакт, то наличие изолирующих условий типа убежищ должно привести к большему или меньшему снижению интенсивности гетероконкуренции.

Для подтверждения этого положения была поставлена соответствующая серия опытов. При одних и тех же условиях в одних аквариумах отсутствовали даже незначительные возможности изоляции, в других устанавливались ширмы, дающие, если не полную изоляцию, то несколько отгораживающие подопытных рыб друг от друга. Расположение этих штор-перегородок ясно из рис. 50. Шторы изготовлялись из стекла, почти невидимого в воде, или из абсолютно непрозрачного материала. Таким образом, аквариумы были разделены на секторы, аналогичные «дворикам» Гаевской [16], причем, как видно из схемы, секторы между собой сообщались.

Таблица 73

Влияние изоляции на величины показателей гетероконкуренции ( $\nu'$  — количественный и  $\mu'$  — качественный эффект осложненных отношений)

Система	Без перегородок		Прозрачные перегородки		Непрозрачные перегородки	
	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$	$\nu'$	$\mu'$
Карп . . . . .	0,179	0,108	0,156	0,064	0,149	0,009
Золотая рыбка .	0,223	0,136	0,195	0,106	0,084	0,011
Карп . . . . .	0,401	0,126	0,222	0,106	0,168	0,063
Амиурус . . . . .	0,016	0,058	0,007	0,003	0,002	0,004
Карп . . . . .	0,217	0,116	0,203	0,088	0,190	0,025
Голубой окунь .	0,164	0,018	0,167	0,020	0,029	0,007
Амиурус . . . . .	0,225	0,097	0,075	0,006	0,068	-0,006
Голубой окунь .	0,318	0,119	0,211	0,085	0,062	0,002
Карп мелкий . .	0,286	0,197	0,199	0,102	0,139	0,014
Карп крупный .	0,070	0,017	0,041	0,010	0,124	-0,008

Соотношение рыб во всех случаях равнялось 5+5. Контролем служили такие же установки с 10 экземплярами данного вида.

Данные, полученные в результате опытов, приведены в табл. 73. Как видно, для всех популяций перегородки резко снижают интенсивность косвенных пищевых отношений. Непрозрачные перегородки во всех испытанных комбинациях почти полностью снимают специфическое влияние гетероконкуренции. Для некоторых форм, например для амиуруса, безразлично, какие применялись перегородки: прозрачные или непрозрачные. Наоборот, голубой окунь слабо реагирует на прозрачные перегородки, руководствуясь в своем поведении, повидимому, чисто зрительными восприятиями других рыб. Карпы и золотые рыбки занимают между этими и крайними формами промежуточное положение.

Наличие укрытий имеет некоторое, хотя и небольшое, значение для гомоконкуренции, что вытекает из факта отрицательных значений некоторых показателей гетероконкуренции.

Обращает на себя внимание также следующий факт. Наблюдение за распределением рыб в отдельных секторах показывает, что по прошествии очень короткого времени, иногда через несколько минут, в данном секторе оказываются рыбы, относящиеся к какому-либо одному виду, и появление даже единичных экземпляров, обладающих более высокой валентностью, заставляет животных другой группы покидать соответствующий «дворик» и перебираться в следующий.

Нам кажется, что данная серия наблюдений является дополнительным и достаточно убедительным доказательством двух моментов.

1. Подтверждается положение о более высокой напряженности конкуренции в гетеросистемах по сравнению с чистыми популяциями.

2. Вырисовывается высокое экологическое значение стремления животных к пространственной изоляции.

Оба эти момента до недавнего времени мало или совершенно не учитывались при анализе структур животных сообществ.

---

Суммируя в краткой форме результаты экспериментального анализа гетероконкуренции в условиях полифагии, возможно сделать следующие основные выводы.

С несомненной очевидностью подтвердился вывод, сформулированный выше: наивысшей напряженности пищевые отношения достигают при соревновании за пищу в системах, состоящих из животных, относящихся или к различным видам, или к различным размерным категориям. В первом случае можно говорить о более напряженных межвидовых отношениях по сравнению с внутривидовыми, во втором — о повышенной интенсивности конкуренции в разноразмерных популяциях по сравнению с чистыми (или «элементарными» по терминологии Лебедева).

Вынужденный переход в результате совместного питания на качественно иной рацион, характеризуясь высокими значениями показателей  $\mu'$ , лишь в слабой степени компенсирует снижение объема рационов, что свидетельствует об интенсивном влиянии факта совместного пребывания разнородных животных.

По своей трофической потенции наиболее активны хищные формы, причем их валентность особенно высока при совместном существовании с мирными видами. Полученные материалы позволяют распределить по интенсивности воздействия испытанные виды в следующем порядке: амиурус (наиболее активный вид), голубой окунь, карп, золотая рыбка. При этом у хищных видов сдвиги ниже, чем у мирных, что свидетельствует о более стабильных привычках питания.

Следствием сложившихся пищевых отношений является расхождение доминант элективности, что в конечном итоге должно с неизбежностью привести к расхождению общих привычек питания. Эти же наблюдения позволяют говорить об относительности и условности отнесения той или иной формы к определенной экологической нише.

Возможность укрытия в условиях гетероконкуренции резко снижает интенсивность соревнования за пищу, причем разные виды, в зависимости от специфики рецепторов, определяющих характер поведения, различно реагируют на тип соответствующих убежищ. Значительная разбросанность величин  $\mu'$  при общем ограниченном количестве наблюдений, а также общая сложность наблюдающихся зависимостей заставили ограничиться изложением чисто биологической стороны явления, не прибегая к попытке математической интерпретации полученных данных.

## ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В настоящем заключительном разделе о косвенных пищевых отношениях мы попытаемся рассмотреть некоторые общие вопросы, или непосредственно вытекающие из результатов произведенных опытов, или тесно с ними соприкасающиеся. Анализ вопросов, имеющих второстепенный характер, дан нами при изложении экспериментального материала.

Данная работа не является сводкой литературных материалов, посвященных проблеме пищевой конкуренции, но представляет попытку экспериментального анализа некоторых, по нашему мнению, наиболее интересных сторон ее. Поэтому мы прибегли к использованию материалов и фактов, добытых другими исследователями, лишь в той мере, поскольку это необходимо для сопоставления с данными, полученными нами. При этом основное значение мы придаем тем работам, которые совершенно с иных позиций и, как правило, на материале, полученном не экспериментально, но почерпнутом из наблюдений в природных условиях, прямо или косвенно могут подтвердить или опровергнуть наши основные по-

ложения. Очевидно, что общность закономерностей, находящихся осуществление и в природе, и в условиях лабораторного эксперимента, служит наиболее убедительным доказательством правильности их формулировки.

Мы коснемся также ряда вопросов, не являющихся предметом предприятного нами экспериментального анализа. Но те новые положения, которые непосредственно вытекают из наших эмпирических данных, позволяют наметить некоторые общие принципы, отличные от общепринятых в современной экологии.

Мы отдаем себе отчет, что принципиально иная трактовка общеэкологических положений должна быть обоснована более солидно, чем это возможно сделать на основании данных, имеющихся в нашем распоряжении. И если мы решаемся, может быть с несколько подчеркнутой категоричностью, говорить о вопросах, по существу достаточно спорных, то делаем это из стремления указать на возможность нового подхода и нового толкования некоторых основных экологических понятий. При анализе явлений косвенных пищевых отношений мы не касаемся вопросов эволюционного порядка. Выше неоднократно подчеркивалось, что основной нашей задачей, определившей весь характер работы, является попытка понять механизм пищевой конкуренции.

Первым моментом, на котором мы считаем нужным остановиться, является вопрос о характере и механизме осуществления осложненных отношений. При анализе конкретного материала указывалось, что осложненные отношения суть функция специфических взаимодействий, складывающихся между совместно питающимися особями. В отличие от простых отношений, интенсивность которых определяется скоростью питания и которые целиком зависят от удельной концентрации пищи или, другими словами, от количества пищи, приходящейся на один индивидуум, осложненные отношения являются функцией концентрации животных-потребителей и лишь косвенно зависят от степени концентрации пищевого материала.

Указывалось также, что основным фактором, обуславливающим наличие и интенсивность осложненных отношений, является причина рефлекторного порядка, мыслимая как взаимное отпугивание, взаимные помехи, взаимное беспокойство и пр. Заметим, что наличие нервных причин в осуществлении пищевых отношений отмечалось и ранее.

Существенным является вопрос о механизме восприятий, передающихся от одного животного к другому. Для наземных форм это, с одной стороны, зрительные восприятия и, с другой — слуховые и обонятельные. В частности, для птиц и, повидимому, многих хищных млекопитающих, ведущих ночной образ жизни, слуховые реакции имеют решающее значение.

Для рыб возможно ожидать два типа воздействий. Многие рыбы в своем поведении руководствуются зрительными рецепторами. Естественно, что и характер воздействий друг на друга в этом



случае также определяется этим механизмом. Кроме того, у рыб имеется специальный орган — боковая линия, чрезвычайно чувствительный к ничтожным механическим движениям водной массы. Вундер [154] следующим образом оценивает функцию боковой линии: 1—определение положения пищевых объектов, 2—ощущение приближения врага, 3—ощущение предметов, встречающихся на пути движения рыбы или приближающихся к ней, 4—ориентировка на струи течения или на колебательные движения воды. Некоторые из этих функций имеют непосредственное отношение к механизму воздействия одних особей рыб на другие, и наши экспериментальные данные (с применением перегородок, разделяющих подопытных рыб) полностью подтверждают это положение.

Можно привести многочисленные примеры, показывающие, в какой мере концентрация питающихся животных влияет на интенсивность их питания. Сошлемся на некоторые работы, во-первых, наиболее совершенные в методическом отношении, и, во-вторых, относящиеся к нашему материалу — рыбам.

Броцкая [9] показала, что с увеличением концентрации особей трески уменьшается потребление пищи каждой отдельной особью. При этом объяснить это уменьшение рационов только тем, что на каждую рыбу приходится меньше пищи, повидимому, нельзя. Виллер и Шингенберг [151] последнее обстоятельство проверили экспериментально. Они увеличивали количество пищи пропорционально наличию в сосуде рыб (форелей). Результат был тот же, т. е. чем выше плотность питающихся животных, тем менее интенсивно питание. К тому же выводу пришел Черч [88], который проводил опыты над живородкой — *Platyroecilus maculatus*. Об опытах Никольского и Кукушкина сказано выше. Следует указать также на наблюдения Воробьева [14], обнаружившего снижение питания у азовских лещей (промысловых размеров) при увеличении плотности их популяций.

Если принять, что основным механизмом косвенных отношений являются рефлекторные факторы воздействия, то естественно возникает вопрос о действенности этих факторов для животных, находящихся на различных уровнях рефлекторной деятельности. Прямые наблюдения в этой области отсутствуют. Все имеющиеся материалы относятся или к высшим позвоночным — млекопитающим и птицам, или к рыбам. К животным этих категорий данный принцип применим полностью, но тем не менее можно ожидать, что по мере усложнения и совершенствования нервной системы животных интенсивность такого рода воздействия будет повышаться, и осложненные отношения будут принимать у наиболее высоко организованных организмов максимальные острые формы.

До сих пор мы обсуждали случаи осложненной гомоконкуренции. В начале работы в области гетероконкуренции мы ожидали, что при существовании отличных по каким-либо признакам животных будут наблюдаться или такие же относительно небольшие значения показателей осложненных отношений, являясь по сути

множился, что вызвал резкое снижение численности певчего дрозда. В Австралии ввезенная пчела быстро вытеснила местную мелкую форму пчелы. Одни разновидности горных овец могут заставить голодать другие, так что их нельзя содержать вместе. Подобных примеров можно привести очень много<sup>1</sup>.

Мы сознательно почти все примеры заимствуем у Дарвина, который их приводит в разделе «Борьба за жизнь особенно упорна внутри вида» (Происхождение видов, гл. 3). Характерно, что для доказательства этого принципиального положения Дарвин был вынужден обратиться к примерам, почти целиком относящимся к межвидовой борьбе хотя бы и близких видов, т. е. по нашей терминологии, к примерам гетероконкуренции. Дарвин ясно сознавал, что «ни в одном случае мы не могли бы с точностью определить, почему именно один вид оказывается победителем над другим в великой жизненной борьбе». Следует признать, что и в настоящее время наши знания в этой области очень мало продвинулись вперед<sup>2</sup>.

Сошлемся еще на несколько примеров, относящихся к нашему подопытному материалу — рыбам.

В 1872 году из Европы был завезен в Северную Америку карп. За несколько лет этот вид распространился в водоемах Америки настолько широко, что почти полностью вытеснил местную форму окуня (*Archoplites interruptus*)<sup>3</sup>. В поисках механизма столь быстрого вытеснения одной формы другой высказывалось предположение, что карп выедает отложенную икру на нерестилищах *A. interruptus*. Однако это предположение вряд ли отвечает действительности, так как карпу вообще не свойственно в сколько-нибудь широких масштабах питаться икрой других видов рыб.

Следующий факт убеждает нас, что характер воздействия в подобных случаях следует видеть не в простом выедании икры. Никольский [55] сообщает, что тот же вид — карп (сазан), заселяя водоемы Средней Азии, с большей или меньшей быстротой вытесняет маринку (*Schizothorax*). Этот пример особенно убедителен в том отношении, что икра маринки ядовита и не может на ранних стадиях развития служить пищей для других животных.

Почти во всех озерах Восточной Африки имеется планктофаг — *Engaulicypriis*, типичная пелагическая форма. Однако в озере Эдварда этот вид отсутствует и его место занято *Harposilichthys pelagiens*, который только в данном случае, покинув типичные для *Cyprinodontoidae* прибрежные места и болота, перешел на пелагический образ жизни [153]. Известно также, что завезенная на Мадагаскар золотая рыбка вытесняет местные виды рыб<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> Например, Павловский и др. [62] говорят о «межвидовых отношениях антагонистического характера».

<sup>2</sup> Многочисленные примеры вытеснения одними видами других приводятся у Гептнера [23] и в других сводках по зоогеографии.

<sup>3</sup> Цитируется по Соколову [66].

<sup>4</sup> Цитируется по Гептнеру [23].

Укажем также на следующее событие, которое произошло в недалеком прошлом. Общее потепление вод Атлантического океана позволило акуле *Cetorhinus maximus*, обитавшей ранее в более южных широтах, продвинуться севернее и в значительном количестве появиться у берегов Великобритании. Как известно, *Cetorhinus maximus* — планктофаг. Результатом данного расселения явилось то, что количество атлантической сельди — *Clupea harengus* около Британских островов сильно снизилось, что весьма существенно сказалось на величинах промысловых уловов.

В ихтиологической литературе [55] этот факт объясняется весьма просто. Поскольку рацион одной акулы в тысячи раз превышает рацион сельди, то акулы истребляют планктон настолько, что для сельдей не остается достаточного количества пищи.

Другими словами, предполагается, что здесь налицо случай простой гетероконкуренции. При этом не делается попытки выяснить, что же происходит с сельдью: или она откочевывает в результате ухудшившихся условий питания, или темп размножения снижается в соответствии с теми же причинами.

Следует заметить, что, как правило, недостаток пищи в широких пределах сказывается на рыбном населении не в снижении его численности, а в падении темпа роста и общего измельчения голодающих особей. Поэтому коль скоро существенных сдвигов в темпе роста данной популяции сельдей не отмечено, следует искать другое толкование данного факта. Мы склонны предполагать, что здесь налицо типичный случай осложненной гетероконкуренции, когда значительно более крупная и активная форма, каковой является *Cetorhinus maximus*, отпугивает сельдь с мест ее обитания, и она или откочевывает или даже частично вымирает, если в пределах возможного ареала обитания сельди не нашлось акваторий, достаточно удовлетворяющей ее потребности.

Известны многочисленные другие факты обостренных межвидовых отношений у рыб. Городничий [22] указывает, что увеличение численности сардины-иваси, начиная с 1924—1926 гг., привело к сокращению и падению промысла у берегов тихоокеанского Приморья нерестовой сельди. Последующее резкое сокращение численности иваси вызвало с 1940 года новый подъем уловов сельди. Много примеров межвидовых конкурентных отношений, выражающихся в том, что одни виды рыб являются препятствием для распространения других, приводит Турдаков [69].

Обширный материал по межвидовым отношениям у рыб приводится Тюриным [70] в его работах по реконструкции озерной ихтиофауны. Фактические данные и теоретические выводы Тюринна во всех основных положениях совпадают с нашими, несмотря на то, что мы строили свои обобщения на основании результатов экспериментальных исследований. Тюрин же использовал для анализа исключительно факты, полученные в природных условиях. Это совпадение выводов, сделанных совершенно независимо, вселяет уверенность в их объективной достоверности.

Насколько рыба чутко реагирует на присутствие чужеродных объектов, т. е. насколько большое значение для нее имеют предпосылки, приводящие к обостренной осложненной гетероконкуренции, видно из наблюдений Гудгера<sup>1</sup> над структурой косяков *Jenkinsia stolifera*. Гудгер непосредственно констатировал, иллюстрируя свои наблюдения рядом схем, что в случае, когда среди косяка данного вида рыб оказывается рыба другого вида, то вокруг нее образуются пустые пространства (clear spaces), так как особи первого вида избегают приближаться к представителю, отличному от общего состава данного косяка.

Этот факт чрезвычайно характерен, так как непосредственно подтверждает наше положение, что напряжение взаимоотношений, проявляющихся в частном случае на примере пищевых отношений, одной из основных предпосылок имеет принадлежность животных к качественно различным группам.

Отсюда легко сделать соответствующий вывод.

Чтобы свести к минимуму напряженность внутри некоторого населения, последнее должно стремиться к максимально гомогенному составу, «выбрасывая» всех представителей, уклоняющихся от данного большинства в том или другом направлении. Очевидно, что осуществлению данного положения будут препятствовать многочисленные причины. Тем не менее мы знаем примеры таких гомогенных систем именно среди рыб.

Мы имеем в виду скопления рыб, названные Лебедевым элементарными популяциями. Очевидно, что в наиболее острой форме осложненные отношения будут иметь место у массовых форм, ведущих образ жизни, при котором контакт между отдельными особями наиболее тесен. Действительно, примеры элементарных популяций Лебедев находит, в основном, среди стайных видов. С другой стороны, виды, находящиеся в период нагула в достаточно распыленном состоянии и не образующие в это время столь однородные системы, во время миграций также подбираются в косяки значительно более однородного состава.

Причину гомогенности элементарных популяций Лебедев видит, с одной стороны, в общности происхождения, а с другой стороны—в одинаковых реакциях, составляющих их рыб на факторы внешней среды. Мы полагаем, что основная причина, регулирующая состав такой популяции, заложена во внутренних свойствах самой системы, стремящейся к уменьшению напряженности косвенных отношений, повышающейся при неоднородном составе, что и ведет к устранению особей, отличных от данного большинства. Другими словами, наличие в природе группировок животных типа элементарных популяций предусматривает наличие причин, активно противодействующих естественному смешению разнородных особей, и эти причины, по нашему мнению, сводятся к взаимному избеганию, которое наблюдается между неоднородными животными.

<sup>1</sup> Цитируется по Бридер [86].

Указать примеры вытеснения, происходящего в результате косвенных отношений, одного вида другим среди беспозвоночных животных, особенно водных, значительно труднее. Объясняется это, с одной стороны, меньшей изученностью данной области, с другой — меньшей распространенностью в природе подобных фактов. Последнее имеет в свою очередь двоякое объяснение. Во-первых, как уже указывалось, интенсивность осложненных отношений будет, возможно, тем слабее, чем ниже высота организации (в эволюционном смысле) данной группы. Во-вторых, водная среда обитания создает условия меньшего контакта между отдельными индивидуумами, который является необходимой предпосылкой для возникновения осложненных косвенных отношений. Последнее положение мы считаем наиболее существенным.

Приведем лишь один пример. Лемборн<sup>1</sup> обнаружил, что в лужах Малайского архипелага отсутствуют личинки *Aporpheles*, несмотря на крайне благоприятные физико-химические условия. Объяснение этого факта Лемборн видит в том, что личинки *Aporpheles* вступают в резко антагонистические отношения с личинками *Chironomidae*, перенаселяющими данные водоемы.

Можно также указать на широко известный факт вытеснения узкопалым раком широкопалого<sup>2</sup> [6].

Говоря об элементарных популяциях, мы столкнулись с чрезвычайно ярким фактом внутривидовой гетероконкуренции. Отличительными признаками разнородных особей здесь являются, во-первых, различные размеры рыб, во-вторых, различные физиологические показатели, связанные с полом, упитанностью и пр.

Можно думать, что случаи межвозрастных (resp. межразмерных) отношений среди животных, в частности, среди рыб, имеют большее значение, чем это принято считать. Наши опыты с несомненностью показывают, что в экспериментальной обстановке межвозрастные гетероконкурентные отношения протекают в достаточно обостренной форме при подавляющем превосходстве более крупных особей данного вида. Но несмотря на то, что показатели интенсивности отношений для части популяций, представленной более крупными особями, почти не изменяются, средняя величина осложненных гетероконкурентных отношений, обусловленная мелкими особями той же популяции, оказывается несколько ниже, чем в случае межвидовых отношений.

Чрезвычайно показательны факты, сообщенные нам Дементьевой. На массовом материале установлено, что мелкие особи в

<sup>1</sup> Цитировано по Беклемишеву [4].

<sup>2</sup> Можно предполагать, что острые межвидовые отношения, в частности, вытеснение одними видами других, имели большое историческое значение. Например, грандиозное явление замещения млекопитающими рептилий, происходившее на грани мелового и третичного периодов, может рассматриваться или как вытеснение рептилий, или как их гибель от других причин с освобождением места для млекопитающих, развитие которых до того сдерживалось рептилиями [60].

популяции воблы несравненно менее упитаны, чем более крупные рыбы, питавшиеся в тех же условиях. Это наблюдение представляет собой интерес в том отношении, что размерные различия здесь весьма малы (в пределах размерных вариантов одного возраста), но оказываются вместе с тем достаточными, чтобы существенно ухудшать условия питания мелких особей. Леритье и Тейсье указывают на значение возраста личинок при отношениях дикой красноглазой *Drosophila melanogaster* с искусственно выведенной белоглазой формой.

Не останавливаясь на других многочисленных примерах, относящихся к межвозрастным отношениям, приведем следующее положение Фридерикса [102]: «От колоссальных стай молодых рыб, которыми населены наши водоемы весной, впоследствии остаются лишь немногие особи, и происходит это вовсе не потому, что часть рыб, будучи оттеснена своими более счастливыми соперниками, обречена на голодную смерть».

Мы склонны полагать, что основная гибель молоди рыб происходит в результате прямого уничтожения её врагами и болезнями. В этом случае мы частично согласны с Никольским [57], который утверждает, что «причиной большой смертности на ранних этапах развития служит не недостаток пищи, а факторы абиотической среды и хищники».

Явления межвозрастных отношений для эколога представляют исключительный интерес. Ранее [36], мы не видели принципиальной разницы этого типа отношений с межвидовыми отношениями, основываясь на том, что величины соответствующих показателей для рыб разных возрастов ближе к межвидовым отношениям, чем к внутривидовым, полученным для особей равных размеров.

Однако более внимательное рассмотрение вопроса заставило нас отказаться от такого толкования. Коренная разница межвозрастных отношений заключается в том, что соответствующие показатели претерпевают изменения лишь для молодых (мелких) особей, практически не изменяясь для крупных рыб в данной смешанной популяции.

Характерен также и порядок величин показателей гетероконкуренции, которые всегда ниже даже по сравнению с межродными отношениями. Повидимому, здесь мы сталкиваемся с некоторой пороговой величиной показателей, когда переход за нее означает появление нового качества — антагонистических межвидовых отношений. Другими словами, здесь мы имеем иллюстрацию к одному из основных диалектических законов, когда накопление чисто количественных противоречий в некоторый момент приводит к качественно новому положению вещей — к возникновению межвидовых противоречий антагонистического порядка.

Анализ межвозрастных отношений дан в работе Никольского [57], с положениями которого мы в основном согласны. Поэтому, не повторяя факты и выводы Никольского, мы хотим лишь подчеркнуть, что характер отношений внутри вида, даже в случае

кажущегося сходства с межвидовыми отношениями (например, при пожирании взрослыми особями молоди своего вида), всегда направлен к укреплению вида, тогда как при межвидовых отношениях нередки случаи ожесточенной, вредной, по крайней мере для одного из видов, борьбы.

Мы постарались показать, что наши опыты и сделанные на основании их выводы не являются исключительными, а подтверждаются значительным количеством фактов, почерпнутых из различных областей. Нам кажется, что положение о более высокой напряженности отношений, господствующих среди животных различных видов, является логически неизбежным следствием основного принципа, предусматривающего сведение к минимуму внутренней напряженности системы.

Обратное положение, т. е. более высокая напряженность отношений внутри гомогенной популяции животных, нам кажется биологическим нонсенсом, поскольку в этом случае вид представлял бы менее устойчивую и, тем самым, более уязвимую систему, подверженную в высокой степени различным превращениям в борьбе за существование. В свете этих данных реальный смысл приобретает теоретически найденное положение Вольтерра, что если в системе, состоящей из двух видов, один из них обладает хотя бы малейшим преимуществом перед другим, то этот второй вид неизбежно будет вытеснен. Эту же мысль применительно к одомашненным формам находим мы и у Дарвина<sup>1</sup>.

Причина же широкого распространения обратного представления о соотношении межвидовых и внутривидовых отношений кроется в том, что в расчет принимались только простые отношения и совершенно недооценивалось, или вообще не принималось во внимание, значение отношений осложненных.

Переходим к другому типу доказательств и фактов.

В 1918 году Тинеманн сформулировал в обобщенной форме положение, которое затем вошло в экологию в виде правила, имеющего универсальное значение. Правило это может быть передано в следующей форме. Чем больше среда отклоняется от нормы и чем более специализированной и крайней по каким-либо факторам она становится, тем населяющий ее животный мир будет беднее по числу видов и богаче по количеству особей.

Этот тезис особенно широкое распространение в настоящее время получил среди зоогеографов. В последних сводках Гессе [110] и Экмана [90] приводятся многочисленные примеры, иллюстрирующие правильность правила Тинеманна. Аналогичные же факты использует Уимпенни [152] для объяснения полярности распространения биологической материи на земном шаре. Зенкевич

<sup>1</sup> «Можно даже сомневаться, обладают ли разновидности наших домашних растений и животных настолько одинаковыми силами, привычками и складом, чтобы первоначальные отношения в смешанном стаде (при отсутствии, конечно, скрещивания) могли быть сохранены на протяжении полудюжины поколений». Происхождение видов, стр. 324.

говорит прямо об обратной зависимости между видовым разнообразием животного населения морей и его общей биомассы.

Примеры, приводимые указанными авторами, весьма многочисленны, и мы не будем их повторять. Укажем лишь на работу Фрезера [101], где данная обратная зависимость приобретает почти математическую точность. Изучалась фауна веслоногих рачков в 8 небольших скальных водоемах, весьма сходных между собой. Максимальная плотность населения (800—1700 особей в 1 литре) наблюдалась в водоемах, где обитают 2—3 вида. Чем больше видов, тем меньше суммарная численность рачков, причем минимальная численность (3—30) отмечена в водоемах с наибольшим видовым разнообразием (12—16 видов).

Для нас наибольшее значение в правиле Тинеманна имеет следующий момент.

Причина, лежащая в основе первой части этого правила, что крайние условия приводят к обедненному видовому составу животного населения, очевидна и не требует доказательств. С другой стороны, найти достаточно убедительное объяснение второй части правила, что эти же предельные условия характеризуются пышным количественным расцветом форм, способным существовать в данной обстановке, значительно труднее, во всяком случае, стоя на старых принципах оценки норм существования животных.

Действительно, если подходить к вопросу формально логически, то нужно было бы ожидать диаметрально противоположную картину. Чем больше видовое разнообразие данного населения, тем большее количество ниш будет заполнено, тем, в свою очередь, полнее будут использоваться пищевые и иные ресурсы соответствующей экосистемы и, следовательно, тем скорее следует ожидать большего богатства жизни, оцениваемого общей численностью или биомассой всех видов животных.

Следовательно, требуется найти другое объяснение, не противоречащее наблюдаемым фактам.

Ранее, исследовав состав планктона в условиях дефицита кислорода, мы дважды, на Оби и в дельте Волги, наблюдали пышный расцвет факультативно-анаэробных инфузорий при резком сокращении, видовом и количественном, обычных представителей пресноводного планктона. Тогда мы объяснили этот факт тем, что инфузории, не выдерживая обостренных отношений с более активными формами животных — веслоногими рачками и коловратками, при их выпадении из планктона дают массовое развитие [39].

Это объяснение в зародыше содержало толкование правила Тинеманна, которое мы можем обосновать в настоящее время в свете данных, полученных при анализе явления пищевых отношений.

Действительно, если исходить из принципа, что межвидовые отношения интенсивнее внутривидовых, то правило Тинеманна является непосредственным следствием этого общего положения.



Сокращение видового разнообразия есть, говоря иными словами, повышение гомогенности системы, что, как уже неоднократно указывалось, неизбежно приводит к снижению интенсивности противоречий, характеризующих систему в целом. Чем меньше видов, тем, следовательно, менее обострена косвенная борьба за существование, которая, повидимому, имеет большее значение, чем использование среды различными жизненными формами, занимающими отдельные ниши.

Отсюда вытекает, во-первых, следующий вывод. Поскольку общая напряженность соответствующих процессов будет тем меньше, чем менее разнообразной в видовом отношении будет данная система, что, в свою очередь, должно привести к наиболее пышному расцвету этих немногих видов, то максимальные плотности населения мы должны наблюдать в предельно упрощенных системах, т. е. одновидовых монотонных популяциях. Нам кажется, что этот вывод полностью подтверждается известными фактами. Так, максимальная плотность населения для водных животных, насколько нам известно, констатирована для устричных и мидиевых колоний, представляющих почти чистые одновидовые популяции.

Во-вторых, видя механизм обостренных межвидовых противоречий в воздействиях рефлекторного характера, мы полагали раньше, что для растений, где, естественно, данный механизм не может иметь места, должны осуществляться иные типы взаимоотношений.

Это ограничительное толкование подмеченной закономерности опровергается накопленными в последнее время фактами, относящимися к конкуренции среди растений. Следовательно, найденная закономерность имеет более широкий, повидимому, универсальный характер, в равной степени относящийся ко всем организмам. Механизм же осуществления ее, естественно, будет неодинаковым для различных живых форм. В нашем случае это рефлекторные воздействия одного животного на другое.

У растений следует искать иной механизм. Для микроорганизмов широкое значение имеют химические воздействия при помощи специфических веществ (антибиотиков), подавляющих другие виды, но, разумеется, не вид, их продуцирующий. Совершенно очевидно, что антибиотики являются одним из мощных средств межвидовой борьбы среди микроорганизмов, и не правы Ваксман [149] и др., отрицающие эволюционное значение данного свойства<sup>1</sup> [45].

Таким образом, факты и выводы, полученные при экспериментальном анализе явления косвенных пищевых отношений, не только подтверждаются данными, полученными для природных

---

<sup>1</sup> Повидимому, и в мире растений продуцируемые ими химические вещества типа антибиотиков являются широко распространенным оружием в межвидовой борьбе [39, 68 и др.].

условий в самых разнообразных областях, но и в свою очередь помогают наметить новые пути для объяснения уже известных данных.

Мы позволим себе остановиться еще на нескольких положениях теоретической экологии, более или менее тесно соприкасающихся с разбираемой проблемой.

Выше мы писали, что понятие экологической ниши и в применении к анализу реальной экосистемы до некоторой степени условно и требует осторожного обращения с ним. Попытаемся выяснить, в каких взаимоотношениях данное понятие находится с понятием о пищевых отношениях.

В современной экологии понятие ниши или экологической ниши [107] занимает центральное место. По определению Илтона [93] «под нишей разумеется образ жизни и в особенности характер питания животного». Животные, занимающие одинаковые экологические ниши, иногда называются «жизненными формами» [41]. Если такими жизненными формами будут систематически далекие виды, то можно говорить о наличии своего рода экологической конвергенции видов<sup>1</sup>.

Многочисленные факты свидетельствуют о том, что характер питания животного и с количественной и с качественной стороны есть функция многих переменных, учесть которые часто бывает весьма затруднительно. Для рыб это наиболее выпукло проявляется при анализе элективного питания (Шорыгин, Ивлев). Такая весьма высокая трофическая пластичность делает в высшей степени ненадежным отнесение данного вида к той или иной нише.

Особенная осторожность должна быть проявлена при использовании понятия ниши при акклиматизационных мероприятиях, когда вид попадает в иные условия, где в силу этого нового обстоятельства весь характер пищевых взаимоотношений может сложиться достаточно неожиданно.

В 1924—1925 гг. в озеро Гокча (Армения) были пересажены мальки сигов волховского (*Coregonus baeri*) и чудского (*Coregonus taigaena taigaenoides*). Целью пересадки являлось ввести в ихтиофауну Гокчи ценного планктофага, поскольку планктон озера мало использовался туводными формами. Однако в новых условиях указанные виды, начиная с двухлетнего возраста, стали переходить на бентосное питание (*Gammaridae*, *Mollusca* и др.), что им совершенно не свойственно в прежних условиях обитания.

Классический пример с попугаем кэа (*Nestor notabilis*), который с питания насекомыми и растениями после ввоза на Новую Зеландию овец перешел на питание падалью, а затем на чистое хищничество, является ярким доказательством условности понятия «экологическая ниша» [52].

<sup>1</sup> См. также анализ понятия «ниши», данный Васнецовым [10].

Пищевые отношения складываются тем острее, чем больше точек соприкосновения у данных животных, с одной стороны, и чем разнохарактернее они, с другой. Поэтому, чтобы понятие ниши приобрело значение, соответствующее реальному явлению в природе, нужно предусмотреть в нем не только характеристику привычек питания, понимаемых в узком смысле, но и отразить возможность сведения к минимуму взаимного контакта различных видов даже в прямом физическом смысле.

Отсюда, исходя из принципов проблемы пищевых отношений, экологическая ниша может быть определена как такое положение занимающего ее вида в экосистеме, когда показатели гетероконкуренции имеют наименьшее значение.

Говоря о минимальном контакте животных в физическом смысле, мы коснулись вопроса, которому в современной экологии уделяется незаслуженно малое внимание. Небольшие экспериментальные данные, приведенные выше, показали, что для животных возможности укрытия от более активных видов резко снижают интенсивность гетероконкуренции. Оказалось, что даже факт расхождения в процессе совместного питания показателей элективности, т. е. переключения различных животных на специфические, несходные рационы имеет меньшее значение, чем возможность изоляции отдельных особей или их однородных групп.

Можно предположить, исходя из этих данных, а также общих представлений о характере процесса совместного питания, что в природе животные находятся в несравненно более изолированном друг от друга состоянии, чем это обычно принимается. Широко распространенное мнение о теснейших взаимоотношениях, которыми связано все население данного пространства, является в значительной степени некоторым логическим артефактом, истоки которого кроются, повидимому, в порочных аналогиях, проводимых между экологическими системами и живыми организмами (Тинеманн, Клементс, Шелфорд и др.).

Мы убеждены, что набор животных, который дает нам дночерпатель или планктонная сетка, представляет сумму индивидуальных, которые могут быть между собой не связаны вообще или связаны чрезвычайно далекими и, в силу этого, ослабленными связями.

Не следует забывать, что кроме возможности такой индивидуальной изоляции подвижные животные, легко перемещаясь в пространстве, могут осуществлять изоляцию, меняющуюся во времени, т. е. изоляцию динамическую. Эти два понятия, вытекающие из явления пищевых отношений, требуют самого пристального внимания, ибо переоценка значения «взаимосвязей» совершенно искажает понимание действительных условий жизни животных.

Никольский [57], говоря о внутривидовых отношениях, считает, что одним из механизмов уменьшения их напряженности является расхождение спектров питания молодежи и взрослых рыб. Не отрицая этого положения, мы вместе с тем считаем, что в значи-

тельной степени фактором, снижающим интенсивность внутривидовых отношений, является не просто использование другой пищи, но пространственное расхождение ареалов питания молодежи и взрослых особей. В природных условиях практически отсутствуют случаи, когда разные возрастные категории рыб питались бы совместно, хотя и разной пищей.

Очевидно, что факты, полученные экспериментальным путем, могут не иметь прямых аналогий в природе. Исследователь, пользующийся экспериментом как методом изучения биологических закономерностей, не стремится перенести «естественные условия» в лабораторию, но лишь специально созданная обстановка, как правило, никогда не осуществляемая в природе, дает возможность вскрыть закономерности, не познаваемые путем наблюдения в среде, несущей весь сложнейший комплекс причин и следствий. Поэтому наблюдения в естественной обстановке и результаты, полученные экспериментальным путем, неизбежно должны существенно отличаться друг от друга. Общей же для путей анализа должна быть только основная сущность изучаемого процесса и эта сущность должна равно подтверждаться и методом эксперимента, и путем наблюдений в природе.

При перенесении данного принципа на изучение проблемы косвенных пищевых отношений необходимо отметить следующее. Наблюдаемое в природе расхождение видов по различным нишам и ослабление этим путем гетероконкуренции по сравнению с внутривидовыми отношениями не только не является противоречием полученным экспериментальным данным, но, наоборот, целиком их подтверждает.

В условиях опыта животные ограничены пространством, обуславливающим их неизбежный и вынужденный контакт. В природе животные, как правило, имеют возможность изолироваться друг от друга. Следовательно, эксперимент дал нам возможность проследить предпосылку некоторого явления; наблюдения же в природе позволяют видеть следствие той же закономерности. Именно стремление вида, или более или менее гомогенной популяции, выйти из пищевой конкуренции является логическим следствием положения о более высокой напряженности взаимоотношений в гетерогенных системах.

В практике прудового хозяйства нередко для увеличения рыбной продукции применяется так называемая смешанная посадка. На первый взгляд успешные результаты смешанных посадок противоречат положению о соотношении интенсивности гомо- и гетероконкуренции. Однако это противоречие лишь кажущееся. Положительный результат смешанная посадка дает лишь при относительно низкой плотности рыб, т. е. в том случае, когда группы однородных рыб могут пространственно разойтись. В случае же более высокой концентрации рыб, использующих одни и те же части водоема, смешанная посадка может приводить к отрицательному результату по сравнению с чистой (Черфас, устное сообщ-

щение). Следовательно, и этот пример подтверждает сформулированную выше закономерность.

В свете данных по анализу явления косвенных пищевых отношений по-новому приходится толковать причины, определяющие структуру некоторого совместно обитающего комплекса животных.

Принято считать, что видовой состав такого комплекса (биоценоза) определяется наличием ряда специфических «биоценологических» связей, природа которых, как правило, не поддается четкой формулировке, но которыми, как принято считать, теснейшим образом связаны все компоненты данного сообщества.

В этом отношении необходимо прежде всего заметить следующее. Связи типа трофических циклов, когда животные одной популяции служат пищевым материалом для животных другой, не могут являться основой для создания сколько-нибудь устойчивой структуры. Попытка Вольтерра теоретически проанализировать динамику экологической системы, состоящей из трех последовательных звеньев (видов), привела к выводу, что, как правило, такая система, крайне недолговечна и обречена на быстрое вымирание. Анализ Вольтерра бинарных систем показал неизбежность возникновения в такой системе периодических флуктуаций. Экспериментальная проверка положений Вольтерра, произведенная Гаузе, в свою очередь показала, что и бинарные системы крайне неустойчивы и в большинстве случаев заканчивают существование в результате полного уничтожения хищным видом своей добычи.

Чисто логически также очевидно, что системы, где ведущим условием существования служит потребление одними компонентами других, не могут быть сколько-нибудь постоянными, ибо в противном случае нужно принять возможность настолько сбалансированных темпов размножения и выживаемости, которые никогда практически не могут осуществиться в природе.

Следовательно, если связи типа трофических циклов отпадают, можно предполагать наличие каких-то косвенных причин, которые будут определять видовой состав биоценозов.

Но, как показано выше, эти косвенные связи в основном сводятся к пищевым взаимоотношениям, интенсивность которых возрастает, во-первых, по мере усложнения видовой структуры биоценоза, во-вторых, увеличивается пропорционально степени неизбежного контакта между отдельными животными.

Исходя из этих соображений, мы вынуждены принять следующий вывод.

Видовой состав населения данного биотопа (биоценоз) складывается из форм, с одной стороны, свойственных данному спектру физико-химических факторов и, с другой — имеющих на именьшии контакт между собой. Другими словами, отбор компонентов биоценоза осуществляется не наличием каких-то гипотетических биоценологических связей, ибо эти связи, за исчезающе

редкими исключениями, всегда отрицательны, но отсутствием этих связей или во всяком случае их максимально ослабленной формой.

Этот на первый взгляд парадоксальный вывод, сделанный на основании чисто теоретического анализа явления, исходя из основных положений проблемы пищевых отношений, нашел хорошее подтверждение в исследованиях Воробьева [15]. Вне связи с нашими рассуждениями, опираясь исключительно на фактический материал (состав донного населения Азовского моря), Воробьев приходит совершенно к тождественному выводу об основных причинах, формирующих структуру водных биоценозов<sup>1</sup>.

Остановимся вкратце на вопросе о положительном групповом эффекте у животных. В наших опытах нам ни разу не пришлось наблюдать случаев так называемой «межвидовой взаимопомощи», хотя такие факты известны и логически не противоречат всему изложенному выше материалу. Укажем хотя бы на изумительный акт сожительства рифовых рыб (сем. Pomacentridae) с крупными актиниями (Вервей—цитировано по Котту [43]). Напомним, что наши показатели регистрируют интенсивность в основном противоречивых пищевых отношений. В случае, если имеется факт противоположной направленности, показатели окажутся со знаком минус, объективно отображая интенсивность этого нового качества.

Как явствует из текста, мы имели случаи своеобразного явления, которое однако нельзя смешивать с «взаимопомощью» внутри чистой популяции карликовых сомиков — амиурусов. Следует заметить, что это явление наблюдается лишь при определенной оптимальной концентрации рыб. Увеличение этой концентрации, в полном соответствии с законами диалектики, приводят к противоположным результатам, т. е. к возникновению противоречивых отношений, снижающих интенсивность питания.

Практически важное значение имеет также факт изменения напряженности пищевых отношений для рыб, находящихся на разных этапах развития (Васнецов [11], Крыжановский [46]). В нашем распоряжении имеются экспериментальные факты, говорящие о том, что внутривидовые и даже межвидовые отношения у молоди рыб несравненно менее напряженны, чем для взрослых особей тех же видов. Эти факты, которые в настоящее время мы не можем иллюстрировать цифровыми данными, подтверждаются наблюдениями Воробьева над питанием леща Азовского моря.

<sup>1</sup> После окончания работы над этой книгой нами экспериментально проверено данное положение путем анализа распределения пресноводных бентических животных в грунте. Не приводя фактических данных, изложенных в специальной статье, укажем, что при помощи самого тщательного количественного анализа установлена правильность сделанного предположения. Показано, что, во-первых, распределение животных, даже в однородных физико-химических условиях, не является случайным и, во-вторых, и в этом случае господствующее положение занимают межвидовые антагонистические отношения [40].

Воробьев [14] нашел, что совместное питание взрослых рыб ухудшает, а молоди улучшает их питание. Об этом же пишет Никольский, указывая, что совместное пребывание, «стайность», является свойством, присущим в особенности молоди рыб, у которых для этого даже выработалась специальная «стайная» окраска.

Последнее обстоятельство свидетельствует, между прочим, также о том, что и молоди не безразлично, к одному или нескольким видам относится данная «стая». Повидимому, и здесь проявляются тенденции, о которых мы упоминали, говоря об элементарных популяциях Лебедева.

Представляет значительный интерес вопрос о том, как меняется интенсивность пищевой гетероконкуренции по мере удаления систематического положения совместно питающихся животных. Материалы, изложенные выше, позволяют разбить наши данные на следующие категории отношений:

- 1) межпородные отношения в пределах одного вида — карпа;
- 2) межродовые отношения (роды *Cyprinus* и *Carassius* сем. *Cyprinidae*);
- 3) межсемейные отношения (сем. *Cyprinidae* и *Amiuridae* отряда *Cypriniformes*);
- 4) межотрядные отношения (отряды *Cypriniformes* и *Perciniformes* класса *Pisces*).

Специальными опытами установлены значения показателей гетероотношений для карпа и аксолотля, т. е.

- 5) межклассовые отношения (классы *Pisces* и *Amphibia*).

Полученные результаты даны в табл. 74.

Таблица 74

Изменение интенсивности гетероконкуренции в зависимости от систематического положения животных-потребителей

№	Объекты	$\gamma_1$	$\gamma_2$	$\gamma'$
1	Карп чешуйчатый и карп зеркальный . . . . .	0,143	0,150	0,187
2	Карп чешуйчатый и золотая рыбка . . . . .	0,149	0,073	0,205
3	Карп чешуйчатый и амиурус	0,142	0,039	0,248
4	Карп чешуйчатый и голубой окунь . . . . .	0,139	0,035	0,299
5	Карп чешуйчатый и аксолотль . . . . .	0,140	0,037	0,196

Как видно, увеличение разрыва в систематическом положении форм в пределах класса приводит к росту интенсивности отно-

шений. Выбор видов животных, еще более таксономически удаленных друг от друга, снижает напряженность отношений между ними. В нашем случае наиболее острая борьба зарегистрирована для случаев межотрядных отношений.

Небольшие экспериментальные данные, полученные нами, разумеется, не позволяют обобщать найденную закономерность. Тем не менее нам кажется, что общая тенденция, обнаруженная на нашем материале, т. е. наличие некоторого переломного момента в систематическом положении животных, когда отношения достигают максимальной напряженности, будет иметь место и для других комбинаций животных<sup>1</sup>.

Подводя итоги главы о пищевых отношениях рыб, мы приходим к следующим выводам.

Полученные нами данные, тщательно обработанные с количественной стороны, свидетельствуют, что пищевые противоречия возникают как среди различных видов, так и внутри вида. В последнем случае они никогда не достигают напряженности межвидовых отношений.

Полученный экспериментальный материал не позволяет достаточно убедительно наблюдающиеся количественные различия в интенсивности внутривидовых и межвидовых отношений характеризовать как принципиально отличные, антагонистические или неантагонистические связи. Вместе с тем, сопоставление данных, полученных в лабораторных условиях, с многочисленными фактами, наблюдаемыми в природе, заставляет предполагать, что характер этих двух типов взаимоотношений существенно различен. В результате межвидовых противоречий один вид, как правило, угнетает другой (или другие), в случае же внутривидовых — угнетаются только отдельные особи, вид же в целом или его отдельная популяция может не только не пострадать, но даже выиграть в силу отбора наиболее жизнестойких индивидуумов.

Очевидно, что приведенные материалы не разрешают с исчерпывающей полнотой этот достаточно сложный вопрос и требуется дальнейшее накопление фактов для более объективной оценки разбираемого явления широкого биологического значения.

---

<sup>1</sup> Аналогичный результат получил Краевой [44] при анализе отношений у разных форм ячменя. Найдено, что, чем глубже расхождение морфологических особенностей, тем сильнее конкуренция. Были испытаны разные виды, разные разновидности и разные сорта в пределах одной разновидности. Автор данное свойство предлагает использовать для оценки степени родственных отношений.



## ЭКОЛОГИЯ ГОЛОДАНИЯ

### ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ГОЛОДАНИЯ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Рассмотренные в предыдущих главах результаты экспериментального анализа ряда трофологических проблем связаны между собой общим принципом — попыткой найти закономерности, определяющие интенсивность питания и качественный состав рационов. Вместе с тем, как уже кратко упоминалось в вводной части настоящей работы, задачей трофологии должно явиться не только изучение обстоятельств, обуславливающих питание, но также и анализ экологического эффекта, наблюдаемого при различных уровнях питания. Другими словами, если изложенный материал относился к области изучения причин, влияющих на питание животных, не менее существенное значение имеют вопросы трофологии, являющиеся следствиями этих причин.

К таким вопросам относится явление голодания животного организма. Если физиологическая сторона голодания неоднократно служила предметом тщательного экспериментального изучения и в настоящее время является в основных чертах разрешенной (Ляббе и Стевенин, Абдергальден, Лондон и Ловцкий, Иордан, Вундер, Пучков); то экология голодания остается областью, почти не изученной. Правда, голодание, или вернее, ограниченные запасы пищи, как причина, лимитирующая рост популяции животных, легла в основу ряда представлений о динамике популяций (Перл, Лотка, Вольтерра, Гаузе, Илтон, Алпатов и др.). Однако в этих популяционных исследованиях, как правило, рассматривается результативная часть процесса, но не сущность данного явления, понять которую, повидимому, возможно лишь при помощи индивидуально-экологического анализа.

Наши исследования по экологии голодания мы расцениваем как разведку в этой новой и важной области. Каждый из разбираемых вопросов для своего полного разрешения потребовал бы специального исследования при несравненно более высокой технике, чем та, которой мы располагали. Кроме того, углубленный

анализ наблюдаемых явлений должен осуществляться параллельно с тщательными физиологическими исследованиями.

Однако и полученные нами предварительные результаты кажутся не лишены практического и теоретического интереса.

В этом отношении основное значение получают вопросы интенсивности действия различных экологических факторов при той или иной степени истощения животного, или, другими словами, вопросы совокупного действия фактора голода с другими воздействиями внешней среды. Падение резистентности организма в результате голодания и иной, в силу этого, количественный эффект воздействия какого-либо фактора являются типичным примером взаимообусловленности внешних и внутренних отравлений организма, столь характерным для физиолого-экологических проблем.

Наибольшую остроту вопросы голодания приобретают в случае растущего организма, особенно чувствительного к недостатку пищи. Поэтому в качестве материала для анализа экологической стороны голодания животных мы остановились на молоди некоторых видов рыб, представляющих возможности экспериментального исследования механизма этого явления. Практическое исследование явления голодания особенно велико именно для молоди проходных и полупроходных рыб, скат которой сопровождается значительным ухудшением условий питания.

Очевидно, что полное или частичное голодание в один и тот же срок приводит к различной степени истощения организма. С другой стороны, биологический эффект определенной степени истощения при полном или частичном голодании может быть различным в зависимости от длительности голодания. Отсюда при исследовании явления голодания основными переменными величинами будут:

- а) уровень питания (в долях поддерживающего рациона);
- б) длительность голодания;
- в) степень истощения в % потери веса;
- г) интенсивность биологической реакции.

При экспериментальных работах поддерживать длительное время уровень питания постоянным методически сложно. Поэтому надлежало найти связь между степенью истощения и количественным выражением биологического эффекта при различных уровнях питания и отсюда иметь возможность оперировать в дальнейшем лишь случаями полного голодания.

Для этой цели были поставлены две серии опытов с молодью сома и леща. Техника опытов заключалась в том, что были найдены для рыбок данных размеров такие рационы, что в течение 25—30 дней вес рыб оставался постоянным; другие группы таких рыбок содержались на уменьшенных рационах. В каждом сосуде было по 5—10 экземпляров; температура колебалась в пределах 18,9—26,6°. Вес одного экземпляра сома равнялся 0,86 г, леща—0,32 г. Все мальки были получены в лаборатории и представляли в возрастном отношении абсолютно однородный материал.

За меру биологического эффекта принималось среднее время гибели 50% рыбок, причем гибель первых 25% не принималась в расчет, ибо, как правило, некоторое количество особей, участвующих в эксперименте, оказывалось ненормально пониженной жизнеспособности.

Результаты опытов даны в табл. 75 и показаны на рис. 51.

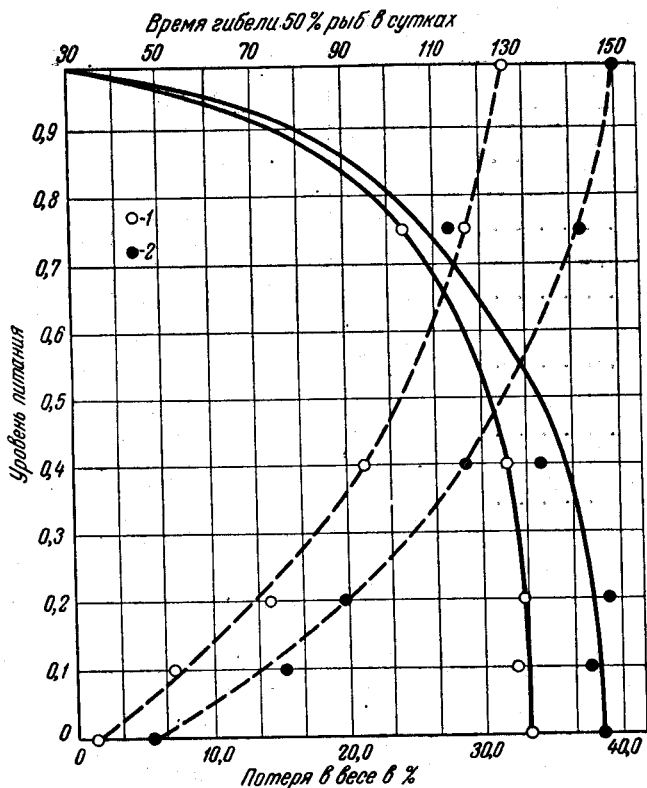


Рис. 51. Потери в весе (сплошные линии) и время гибели 50% подопытных рыб (пунктирные линии) в зависимости от уровня питания (в долях поддерживающего рациона):  
1 — лещи; 2 — сомы.

Как видно, при низком уровне питания выживаемость обратно пропорциональна степени истощения (потери веса). При более высоком уровне эта пропорциональность нарушается и гибель наступает раньше, чем степень истощения дойдет до минимальной величины. Если опыт продолжается длительное время, гибель молодежи данных видов рыб наступает даже в случае полного поддерживающего рациона, что является специфической особенностью возраста, нормальным состоянием которого считается более или менее активный рост. Следует полагать, что суще-

Таблица 75

Степень истощения в момент смерти при полном голодании и при различных уровнях пониженного питания

Уровень питания	Сомы			Лещи		
	количество подопытных экземпляров	время гибели в сутках 50% рыб	потеря в весе в %	количество подопытных экземпляров	время гибели в сутках 50% рыб	потеря в весе в %
Полное голодание . .	60	46	38,5±0,2	100	34	33,1±0,9
0,10 поддерживающего рациона . . . . .	25	76	37,7±0,6	50	51	33,2±0,8
0,20 поддерживающего рациона . . . . .	25	89	39,0±0,8	50	73	33,0±0,5
0,40 поддерживающего рациона . . . . .	25	116	34,2±1,2	50	94	31,6±0,8
0,75 поддерживающего рациона . . . . .	25	142	27,6±0,7	50	117	24,3±0,6
1,00 поддерживающего рациона . . . . .	25	151	0	50	126	0
0,20 поддерживающего рациона (при периодическом кормлении)	25	84	34,6±4,8	50	54	19,8±1,6

ствование растущего организма в равновесном состоянии невозможно и отсутствие необходимых условий для осуществления роста неизбежно приводит к летальному результату.

В одном случае было испробовано прерывистое питание, т. е. количество пищи, соответствующее полному суточному рациону, давалось один раз в 5 дней. Результат в этом случае был резко отличным от результатов опыта, в котором рыбки получали  $\frac{1}{5}$  полного рациона ежесуточно. В первом опыте рыбки погибли быстрее, чем во втором, повидимому, в результате расстройства пищеварительной системы. Молодь сома менее страдала в этом случае по сравнению с лещами, причиной чего является, очевидно, большая приспособленность сомов реже питаться в естественных условиях.

Противопоставление между понятиями «степень истощения» и «интенсивность биологической реакции» находит оправдание лишь при специфически экологическом анализе изучаемого явления. При определении степени истощения на основании уменьшения веса подопытного животного не представляется возможным делать какие-либо заключения об особенностях жизне-

деятельности организма, имеющих экологическое содержание. Во всяком случае совершенно не обязательно принимать, что потеря в весе является объективной мерой снижения экологической активности данного животного и если имеется определенная связь между этими явлениями, то она должна быть показана на конкретном материале.

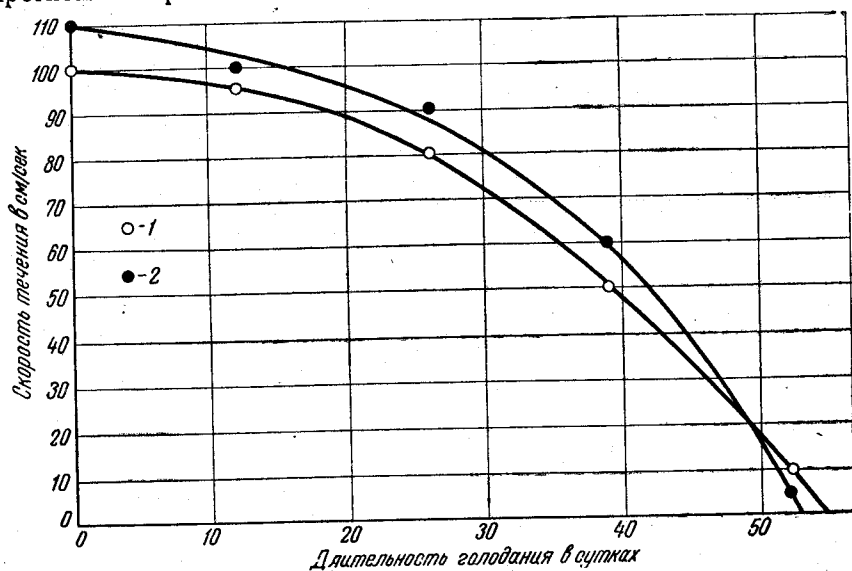


Рис. 52. Влияние голодания на утомляемость молоди рыб:  
1—карпы; 2—воблы.

Найти универсальную меру экологической активности животного, очевидно, невозможно. Однако неплохие результаты, особенно для данного материала (молодь рыб), должна дать степень утомляемости и способность преодолевать течения той или иной скорости, тем более, что техническая сторона изучения этой зависимости не представляет значительной трудности.

Опыты были проведены в экспериментальном бассейне с кольцеобразным течением, регулируемым по желанию исследователя. Подробности постановки аналогичных опытов даны в работах Илсона [92] и Мартинсена [53]. Подопытным материалом были мальки карпа (сазана) размером 3,5—4 см и воблы размером 3,5—4 см. Критерием утомляемости служила способность мальков сопротивляться данному течению в продолжение пяти минут.

Как видно из данных, приведенных в табл. 76 и рис. 52, в первые дни голодания, несмотря на значительную потерю веса, мальки преодолевают течение достаточно хорошо. При дальнейшем голодании мускульная энергия заметно уменьшается, причем по мере удлинения срока голодания быстрота утомляемости прогрессирует.

Способность сопротивляться течению в начале опыта у мальков воблы снижается меньше, чем у мальков сазана. Однако, по мере истощения, мальки сазана оказываются более стойкими, т. е. их выносливость по отношению к длительному голоданию выше, чем у воблы.

Таблица 76

Влияние степени истощения на утомляемость

Время голодания в сутках	Карпы			Воблы		
	потеря в весе в %	количество подопытных экземпляров	предельная скорость течения в см/сек	потеря в весе в %	количество подопытных экземпляров	предельная скорость течения в см/сек
0	0	20	100±8	0	8	110±10
12	17,2	20	95±8	19,7	6	100±8
26	27,7	19	80±5	28,4	6	90±8
39	32,0	12	50±5	31,7	5	60±5
52	34,4	5	10±2	33,6	1	5±2

Сопоставляя длительность голодания и быстроту утомляемости (рис. 52), можно констатировать весьма закономерную плавную зависимость между обеими величинами. Таким образом, если принять, что утомляемость является объективным экологическим признаком, достаточно хорошо характеризующим степень экологической активности животного, то длительность голодания в большей степени, чем потеря веса, может служить мерой голодания. С другой стороны, сопоставляя получаемые данные с результатами опытов, приведенных в предыдущем разделе, всегда возможно найти связь между интенсивностью любой реакции с уровнем питания.

Выше указано, что даже при получении полного поддерживающего рациона мальки рыб гибнут от своеобразной формы голодания, хотя и без потери в весе. Очевидно, что явление голодания проявляется тем острее, чем активнее протекает процесс роста, или, другими словами, чем моложе данное животное.

Для разрешения вопроса о возрастных различиях в ходе и результатах процесса голодания были поставлены опыты с молодью трех видов: хищника — сома, бентофага — воблы и планктофага — уклейки.

Все подопытные рыбки выведены в лабораторных условиях, причем каждая возрастная группа до начала голодания обильно кормилась мальками, личинками хирономид или планктоном. В каждой серии опытов было 20 экземпляров. В продолжение опы-

та, длившегося полгода, температура колебалась в пределах 16—27°. Возраст исчислялся от момента полной резорбции желточного мешка.

Проведенные опыты показывают, что чем моложе животное, тем время выживаемости (вычисляемое так же, как указано было выше) меньше, причем между обоими переменными наблюдается почти прямолинейная зависимость (табл. 77, рис. 53). Заметим, что мальки сома, имевшие в момент начала голодания 100 дней от резорбции желточного мешка, в течение всего опытного периода (180 дней) погибли в количестве меньшем, чем 50%.

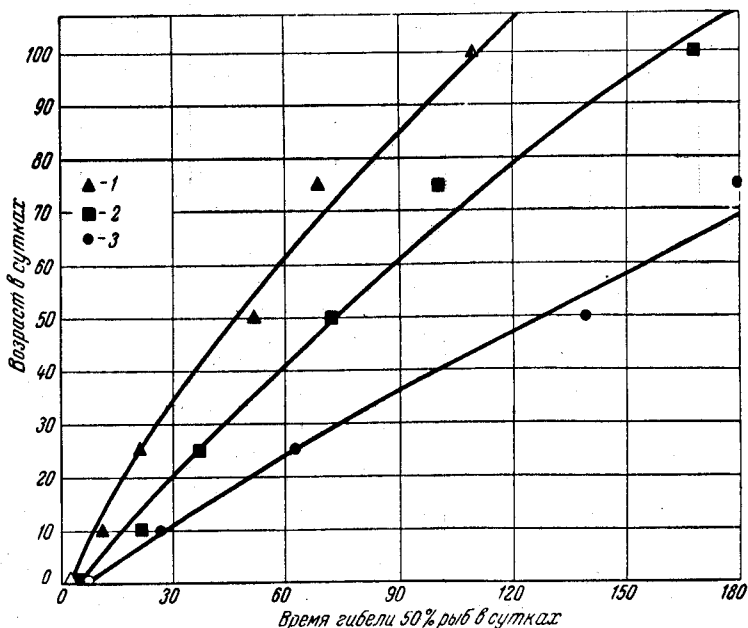


Рис. 53. Возрастные изменения выживаемости при полном голодании: 1—уклейка; 2—вобла; 3—сом.

Обращает внимание также то обстоятельство, что наиболее стойкой к голоданию явилась молодь хищного вида (сом), затем молодь бентофага (вобла) и, наконец, молодь планктофага (уклейка). Безусловно, большая стойкость хищника является эволюционно выработанной особенностью в связи с характером поиска пищи в естественных условиях.

Интересно было выяснить, является ли найденная закономерность возрастной в строгом смысле слова или решающим моментом является тот или иной размер животного. Для проверки была поставлена серия опытов с молодькой воблы. В табл. 78 строчки первая и третья взяты из предыдущей таблицы для мальков, получавших до начала эксперимента обильный корм и хо-

Таблица 77

## Возрастные различия выживаемости при полном голодании

Возраст в днях	Сомы		Воблы		Уклея	
	размер в мм	время гибели 50% в днях	размер в мм	время гибели 50% в днях	размер в мм	время гибели 50% в днях
0,1	7	6	5	5	4	3
10	13	26	9	22	8	11
25	24	62	18	37	14	21
50	49	139	28	72	22	51
75	61	179	36	100	27	68
100	80	> 180	44	168	33	109

Таблица 78

## Влияние размера на выживаемость молоди воблы при полном голодании

Возраст в днях	Размер в мм	Время гибели 50% в днях
10	9	22
22	10	19
50	28	72
98	26	64

рошо росших. Строчки вторая и четвертая дают выживаемость плохо питавшихся и плохо росших мальков. Сопоставление цифр позволяет заключить, что ведущим обстоятельством, определяющим выживаемость молоди рыб при голоданий, является не возраст как таковой, а размеры животного, что впрочем обычно, в той или иной степени приближения, соответствует возрасту. В данном случае, если бы обусловливающей выживаемость причиной был только возраст, время гибели 50% мальков во втором примере равнялось примерно 32 дням и в четвертом — 165 дням, вместо найденных эмпирически соответственно 19 и 64 дней.

Результаты опытов, изложенные выше, показывают, насколько экология вида, в частности, характер питания, присущий этому виду в естественных условиях, накладывает отпечаток на течение и результаты голодания. На основании этих данных следовало полагать, что видовые различия в ходе процесса голодания



могут быть весьма глубокими и характерными для рыб различных экологических групп.

Экспериментальной проверкой были охвачены рыбы 12 видов в возрасте от 25 до 30 дней (от момента выклева из икры). Большая часть мальков (8 видов) была выведена в лаборатории и представляла абсолютно однородный материал. Мальки четырех видов (в табл. 79 и 80 они отмечены звездочками) пойманы в личиночной стадии непосредственно в водоеме. В этом случае в оценку возраста могла вкрасться ошибка в 1—2 дня. Опыты протекали в температурном интервале 18—26°.

Были прослежены степень истощения и смертность при полном голодании. Для определения потери в весе отбирали 10 мальков, которых затем, как правило, из опыта удаляли. Результаты опытов приведены в табл. 79. Из анализа полученных данных вытекают следующие выводы:

Таблица 79

Видовые различия потери веса (в %) при полном голодании

Название вида	Продолжительность голодания в сутках							
	10	20	30	40	50	60	70	80
Северюга*	16,2	22,8	26,6	28,6	31,7	—	—	—
Волжская сельдь	11,4	18,1	22,1	—	—	—	—	—
Карп (сазан)	16,7	24,5	29,3	32,0	34,5	35,8	—	—
Лещ	20,1	25,1	28,0	30,1	33,6	—	—	—
Вобла	18,9	26,6	29,9	31,7	33,2	—	—	—
Линь*	17,6	24,8	28,4	30,7	32,4	33,2	34,5	37,3
Уклея	17,9	25,6	30,2	—	—	—	—	—
Щука*	13,7	20,6	24,2	27,3	28,7	30,8	32,5	35,2
Окунь	18,3	23,8	27,4	30,9	—	—	—	—
Сом	14,9	21,5	25,3	27,9	30,1	31,4	32,7	34,6
Каспийский бычок-кругляк	13,2	19,8	23,5	26,4	29,6	—	—	—
Щиповка*	17,6	24,2	28,4	31,4	34,0	—	—	—

а) Характер истощения (падение веса) для всех испытанных видов одинаков, выражается графически S-образной, асимметричной кривой (рис. 54).

б) Скорость истощения для различных видов не одинакова: быстрое истощение идет у активноподвижных видов, медленнее — у малоподвижных форм.

в) Предельное истощение (от 30 до 35% потери веса) для мальков одного возраста является константой для всех испытанных видов, хотя, как это следует из предыдущего абзаца, быстрота достижения данного уровня у различных видов колеблется в широких пределах.

\* Не выведены в лаборатории.

г) Постепенное затухание кривых истощения не может быть объяснено соответственным сокращением живой массы голодающего организма, но возможно лишь при более экономно протекающих процессах метаболизма.

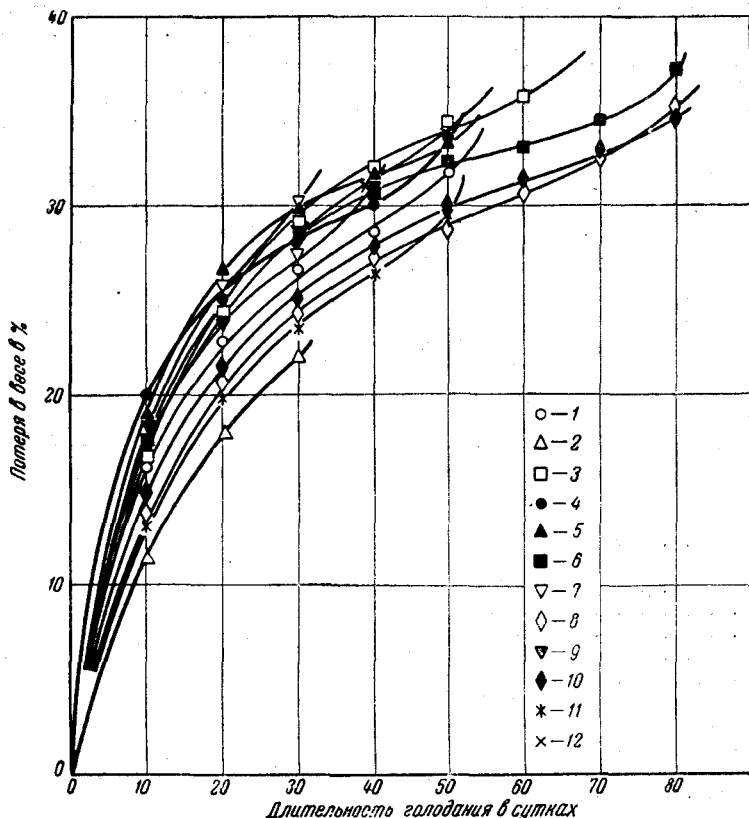


Рис. 54. Видовые различия потерь в весе при полном голодании: 1—северюга; 2—волжская сельдь; 3—кари (сазан); 4—лещ; 5—вобла; 6—линь; 7—укляя; 8—щука; 9—окунь; 10—сом; 11—каспийский бычок-кругляк; 12—щиповка.

д) Последний перегиб кривых истощения, повидимому, вызван начавшимся предсмертным распадом белка — явлением, обычно сопутствующим глубоко зашедшему голоданию (Фойт, Рубнер, Май, Шульц и др. Цитировано по Абдергальдену [78]).

Результаты опытов по видовым различиям выживаемости при полном голодании, поставленных на том же материале, даны в табл. 80 и рис. 55. Там же указано исходное количество взятых для опытов мальков.

Из таблицы следует, что молодь, помещенная в экспериментальные условия, очень быстро дает некоторую смертность. Затем

**Видовые различия выживаемости при полном голодании  
в % от исходного количества**

Название вида	Время голодания в сутках									
	100	10	20	30	40	50	60	70	80	
Сеvрюга*	10	70	60	60	60	20	0	0	0	
Волжская сельдь	100	62	54	7	0	0	0	0	0	
Карп (сазан)	100	92	92	89	86	45	11	0	0	
Лещ	100	84	77	73	71	21	0	0	0	
Вобла	100	80	76	75	48	14	0	0	0	
Линь*	40	97,5	95	95	85	72,5	40	27,5	5	
Укляя	100	69	52	12	0	0	0	0	0	
Щука*	20	80	75	60	60	40	30	15	5	
Окунь	50	72	68	34	10	0	0	0	0	
Сом	100	87								
Каспийский бычок-кругляк	50	70	82	48	28	12	0	0	0	
Щиповка*	50	86	80	74	42	6	0	0	0	

\* Не выведены в лаборатории.

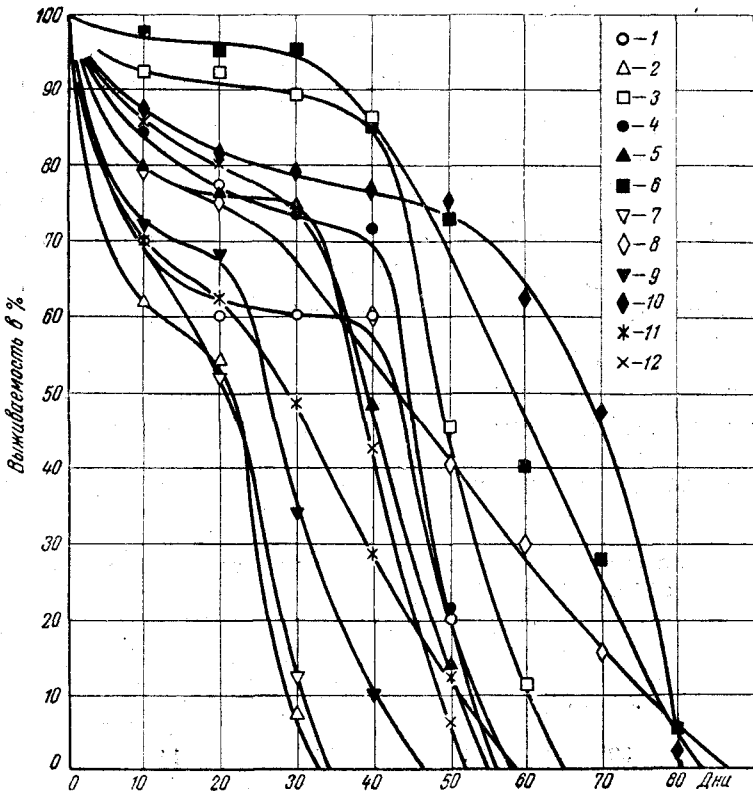


Рис. 55. Видовые различия выживаемости при полном голодании. Обозначения см. рис. 54.

наступает период более или менее хорошей выживаемости и, наконец, новый период смертности, вызываемый уже истощением.

Естественно, что наименее прихотливые и наиболее устойчивые к искусственным условиям виды (линь, сазан, сом и щиповка) дают минимальный первоначальный отход.

Видовые различия в процессе выживаемости хорошо подтверждают выведенную выше закономерность о зависимости выживаемости от характера питания данного вида: первыми погибают планктофаги, вторыми — бентофаги и последними — хищники. Непосредственная же причина гибели — степень истощения, являющаяся, как указано выше, функцией подвижности. Это подтверждается и некоторыми исключениями из общего правила. Окунь по характеру питания — хищник, но будучи весьма активной формой, по выживаемости приближается к планктофагам; с другой стороны, типичный бентофаг, но малоподвижный линь по выживаемости стоит в одном ряду с хищниками.

### ГОЛОДАНИЕ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Ранее указывалось, что экологический смысл явления голодания должен иметь особое значение в результате сопряженно действующих факторов падения резистентности организма и внешних воздействий каких-либо отрицательных элементов среды. Возможно было ожидать, что такое комбинированное влияние голодания и внешних факторов должно найти достаточно четкое проявление в токсических процессах, которые по отношению к рыбам хотя и служили предметом многочисленных исследований (Штейнманн [141], Эллис [91], Шоут [136]), но совершенно не изучались под данным углом зрения.

Подопытным материалом служили мальки леща размером 3—4 см. Был испробован в качестве токсического вещества фенол (10 мг/л). Раствор готовили на дистиллированной воде из химически чистого реактива. В каждом опыте, повторенном дважды, участвовало 10 мальков. Отмечалось среднее время выживаемости 5 экземпляров, причем гибель первых двух не принималась во внимание. Контролем служил исходный активнопитающийся материал. Как видно из табл. 81 и рис. 56, истощение весьма активно влияет на интенсивность токсического действия.

Таблица 81

Влияние истощения на интенсивность токсического эффекта фенола (10 мг/л). (Время выживаемости 50% экземпляров в часах)

Продолжительность голодания в сутках			
0 (контроль)	10	20	30
39	33	25	14

Наиболее существенным является вывод, что чем глубже зашло голодание и чем сильнее организм истощен, тем сильнее сдвигается время выживаемости, определяемое токсическим действием фенола. Однако этот сдвиг выражен менее ярко, чем можно было бы ожидать. Можно думать, что токсическое действие фенола настолько активно, что падение резистентности организма, наступающее в результате истощения, не дает значительных преимуществ животным, не подвергнутым предварительному голоданию.

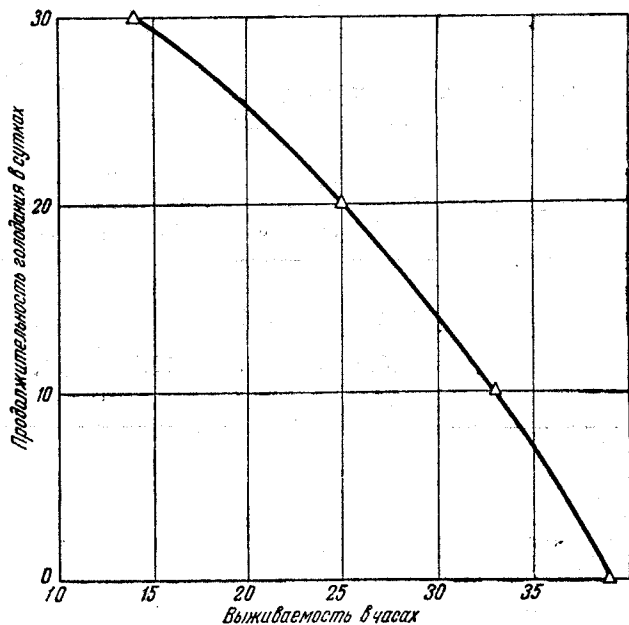


Рис. 56. Токсическое действие фенола при различной степени истощения молоди леща.

Большой интерес должны представлять результаты сопряжено действующих факторов голодания и элементов внешней среды в случае воздействия условий, сопутствующих нормальному существованию данных животных в природе. Ниже приводятся результаты опытов, поставленных для выяснения влияния голодания на выживаемость молоди рыб в воде различной солёности — фактора, с которым одним видам рыб приходится сталкиваться неизбежно, другим — не приходится. Отсюда наибольший интерес представляет сравнение таких видов, как эвригалинная волжская сельдь и стеногалинная укляка, по характеру питания сходные между собой (во всяком случае в мальковой стадии).

Подопытным материалом служили мальки длиной 2—3 см, контролем — особи, активно питавшиеся планктоном. В каждом опыте, повторенном 2 раза, участвовало 10 рыбок, помещенных в

аквариумы объемом в 2,5 л. Средой служила каспийская вода, упаренная на солнце и затем разводившаяся дистиллятой до требуемой концентрации. В опыте с нулевой соленостью была взята естественная речная (профильтрованная) вода. Концентрации солей были для мальков сельди—10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20‰, уклей — 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 и 8‰. Критерием служила гибель 50% мальков через 24 часа. Заметим, что мальки, оставшиеся в живых в течение этого срока, благополучно существовали и дальше.

Таблица 82

Изменение величин предельной солености в зависимости от продолжительности голодания в ‰

Название вида	Продолжительность голодания в сутках				
	0 (контроль)	5	10	15	20
Уклея . . . . .	4,5	3,5	3,5	2,5	2,5
Сельди . . . . .	16,5	15,5	14,5	14,5	14,5

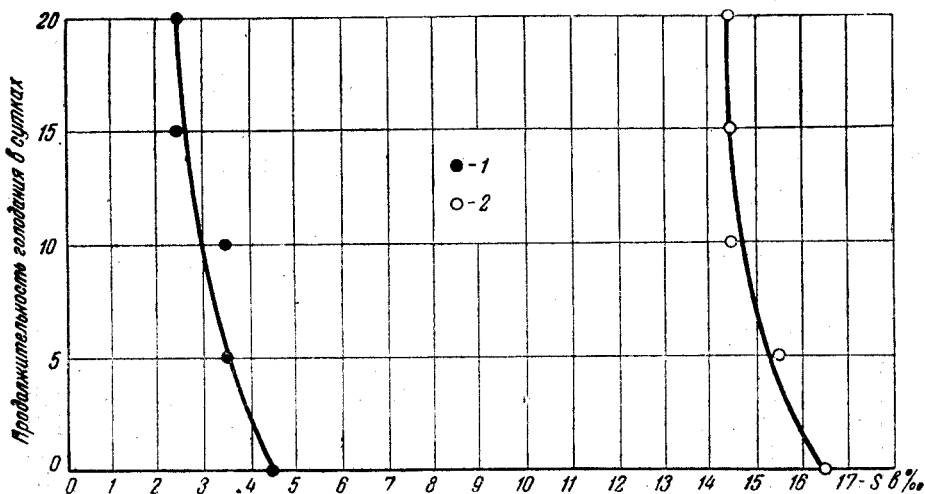


Рис. 57. Изменение предельных величин солености в зависимости от степени истощения:  
1—уклея; 2—волжская сельдь.

Как видно из полученных данных (табл. 82, рис. 57), соленость не является фактором, действие которого сильно сдвигается голоданием. Характерно, что для обоих видов, столь несходных

по отношению к абсолютным значениям данного фактора, величина сдвига одинакова и равна приблизительно 2‰. Однако для эвригалинного вида (волжская сельдь) это составляет 12%, а для стеногалинного (укляя) — 50% от исходной солености. Отсюда следует вывод, что чем активнее действует какой-то фактор на особей данного вида, тем сильнее он сказывается на голодающих его представителях.

Влияние, оказываемое голоданием на интенсивность действия токсических веществ и солености, противоположно. Надо полагать, что причиной этого служит не большая искусственность токсического воздействия, поскольку по отношению к типично пресноводным видам, каковым в частности является укляя, повышенная соленость является не более естественным фактором, чем токсическое вещество, но совершенно иной механизм физиологического действия, ибо морская вода является средой, настолько хорошо сбалансированной, что влияние повышенной солености оказывает действие только как фактор, нарушающий нормальное течение процессов осморегуляции [42].

В отличие от солености, колебания таких факторов внешней среды, как активная реакция воды, неизбежно сопутствуют рыбам в течение всей их жизни.

Если в море, где вода является достаточно забуференной системой, этот фактор не играет существенной роли, то для пресноводных рыб, обитающих в условиях чрезвычайно широкой амплитуды изменений рН, данный элемент внешней среды по праву занимает одно из первых мест.

Для изучения влияния истощения молоди рыб на их подверженность воздействию активной реакции воды и на границы, в которых возможно существование мальков, были поставлены опыты, описываемые ниже.

Подопытными видами служили: 1) линь, чрезвычайно устойчивый к изменениям рН, и 2) окунь, весьма чувствительный к тем же изменениям. Размеры рыбок составляли 2—3 см. В каждом опыте участвовало 10 экземпляров, помещаемых в аквариумы объемом по 2 л. Опыты дублировались. Средой являлась речная вода, забуференная фосфатами с интервалами рН в 0,2—0,3. Как и в выше описанных опытах, температура колебалась в пределах 19—26°. Отмечалась 50%-ная гибель мальков в течение 24 часов.

Насколько интенсивность голодания изменяет летальные границы рН, видно из табл. 83 и рис. 58.

Сравнивая характер влияния истощения на пороговые значения рН для обоих видов, мы видим, что у стеногидрионного объекта — окуня сужение жизненной области совершается медленнее, чем у эвригидрионного линя. Также можно констатировать следующую особенность: у линя сдвиг летального значения рН больше в щелочной части, тогда как у окуня — в кислой. Поскольку в опытах фигурировало только два вида, нельзя утверж-

## Изменение предельных величин рН в зависимости от времени голодания

Название вида	Продолжительность голодания в сутках					
	0 (контроль)	10	20	30	40	50
Линь . . . . .	4,1—10,8	4,2—10,6	4,4—10,4	4,7—9,7	5,3—9,1	5,7—8,3
Окунь . . . . .	5,3—8,2	5,7—8,2	6,1—8,0	6,8—7,8	—	—

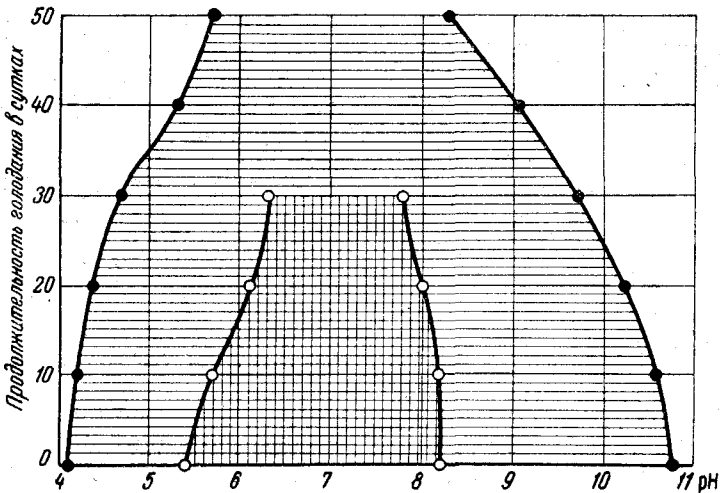


Рис. 58. Изменение летальных величин рН в зависимости от степени истощения. Горизонтальная штриховка — зона выживания леща, вертикальная штриховка — зона выживания окуня.

дать, что эта разница не была случайностью. Однако возможно, что большая или меньшая пластичность вида по отношению к какому-либо фактору есть результат длительного воздействия пределов изменения данного фактора в природных водоемах, что привело к выработке определенной адаптивной особенности. В этом случае следовало бы ожидать именно большей пластичности у леща в щелочной части шкалы рН, поскольку обитание в естественных, обильно заросших водоемах приводит по временам данный вид к необходимости выдерживать весьма высокое значение рН.

Не меньшее значение для рыб имеет кислородный режим. Существенным моментом является то обстоятельство, что, как правило, дефицит кислорода наступает в зимний период, когда пищевые возможности обычно бывают весьма ограничены и рыба



находится в более или менее истощенном состоянии. Другими словами, сочетание факторов — голодание и дефицит кислорода — является весьма обычным для природных условий.

Напомним, что в зимовальных карповых прудах отход от различных неблагоприятных факторов и, в частности, от неблагоприятного кислородного режима тем выше, чем ниже упитанность зимующих рыб, т. е. чем скорее они доходят до истощенного состояния.

Методика определения летальных концентраций кислорода в описываемых ниже опытах была элементарно проста и безусловно не могла дать безупречные результаты. Однако поскольку эти опыты имели целью представить лишь характеристику влияния голодания и не претендовали на получение абсолютных величин, применяемая методика себя оправдала.

Подопытным материалом служили мальки сазана размером 3—4 см и мальки уклейки размером 2—2,5 см. Температура во всех случаях не выходила за пределы 22—24°. В банку, емкостью 4 л и герметически закупориваемую, помещали по 10 мальков. Затем при явных признаках асфиксии и гибели первых экземпляров определяли (по Винклеру) содержание кислорода. Каждый опыт дублировался, причем во всех случаях параллельные установки дали весьма сходные результаты.

Таблица 84

Изменение критических концентраций кислорода (в мг/л) в зависимости от продолжительности голодания

Название вида	Продолжительность голодания в сутках							
	0 (контроль)	5	10	15	20	30	40	50
Карп . . . . .	0,73	—	0,81	—	0,77	1,06	1,79	2,07
Уклея . . . . .	2,78	2,86	2,87	3,08	3,11	—	—	—

Из табл. 84 и рис. 59 видно, что существует резкая разница в поведении взятых для опыта видов. У уклейки голодание почти не сказывается на пороговой концентрации кислорода. У сазана в первое время (первые 25 дней) голодание, так же как у уклейки, не оказывает сколько-нибудь заметного действия, но затем наступает перелом, и чем дольше продолжается голодание, тем при более высоких концентрациях кислорода гибнут мальки.

Объяснение этой разницы, повидимому, следует видеть в различной степени диссоциации гемоглобина, присущей крови этих видов. Кровь уклейки находится в условиях, когда обеспечена возможность полного окисления гемоглобина, и легкое нарушение

этих условий, со стороны ли внешней среды, или внутреннего состояния организма, вызывает смерть; у сазана сродство гемоглобина с кислородом значительно выше, и пониженное напряжение кислорода во внешней среде сперва переносится легко. Но дальнейшее истощение и, как следствие этого, падение резистентности приводит к гибели при более высоких концентрациях кислорода.

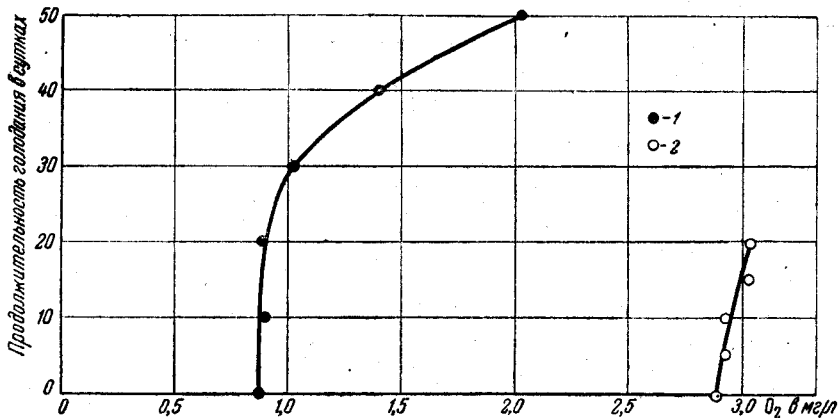


Рис. 59. Изменение критических концентраций кислорода в зависимости от продолжительности голодания: 1—каarp; 2—укляй.

Отсюда видно, насколько голодание является универсальной причиной, расстраивающей целый ряд физиологических процессов и, кроме того, подтверждается неоднократно упоминаемая связь дыхательных констант рыб с экологической природой вида [118, 132].

### ГОЛОДАНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Случаи неблагоприятных величин рН, кислорода и проч. распространены в природе достаточно широко, и молоди рыб приходится повседневно сталкиваться с тем или иным дефицитом кислорода и другими явлениями, ухудшающими условия их существования. Однако, как правило, абиотические условия бывают достаточно удовлетворительными, чтобы обеспечить нормальное существование рыб, и лишь в сравнительно редких случаях они достигают критических величин, вызывающих замор.

С другой стороны, факт гибели в природе огромного количества молоди рыб не вызывает сомнений и хотя работ, посвященных анализу непосредственных причин этой гибели, почти нет, следует признать, что эти причины имеют биотический характер<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Весьма знаменательными в этом отношении являются исследования Черфаса [71], убедительно показавшего, что 99,9% молоди сазана могут погибать под действием биотических факторов, без наличия особо неблагоприятных, катастрофических условий.

Отсюда значение фактора голодания, как элемента, способного в какой-те мере изменить результат воздействия внешней среды, в частности, воздействие паразитической фауны и других заболеваний, приобретает особый интерес.

Экспериментальное разрешение данного вопроса протекало в двух направлениях.

В первом случае определялись степень сопротивляемости организма, уже несущего патологическое начало паразитарного характера, во втором — сделана попытка найти связь между степенью голодания и способностью организма противостоять заболеванию.

Опыты первой серии проведены с мальками воблы размером 3—4 см. Эти мальки имели явные, но не крупные пятна от заражения *Neascus cuticula*. Этот паразит в условиях дельты Волги, откуда брали подопытный материал, очень распространен; иногда процент заражения им молоди воблы или леща достигает 70—80% [26].

Техника опытов заключалась в том, что группы мальков в 100 экземпляров помещались в кристаллизаторы, причем в каждом из них было 10 рыбок. Затем мальков выдерживали на количественно различных рационах, причем за единицу суточного рациона (полный рацион) принималась навеска сухих *Cladocera*, равная 0,20 сухого веса малька. Корм мальками поедался быстро, и значительного потребления пищи одними особями за счет других не наблюдалось. После гибели части мальков суточную порцию соответственно уменьшали.

Как видно (табл. 85), размеры суточного рациона составляли 0,8; 0,6; 0,4; 0,2 полной порции. Кроме того, одна группа мальков вообще не получала пищи. Через каждые 10 дней подсчитывали смертность. На основании этих опытов могут быть сделаны следующие выводы:

а) чем глубже заходит истощение, т. е. чем дольше голодали животные, тем сильнее сказывается влияние, оказываемое голоданием на процент их смертности (рис. 60);

Таблица 85

Влияние голодания на степень выживаемости молоди воблы при заражении *Neascus cuticula*

Размер суточного рациона	Смертность в % через		
	10 дней	20 дней	30 дней
1,0 (полный)	14	32	41
0,8	12	33	47
0,6	17	42	58
0,4	22	58	74
0,2	30	80	100
0 (полное голодание)	39	100	—

б) чем ниже уровень питания, тем интенсивнее протекал процесс гибели молоди рыб. Небольшое уменьшение рациона почти не оказывает влияния на смертность.

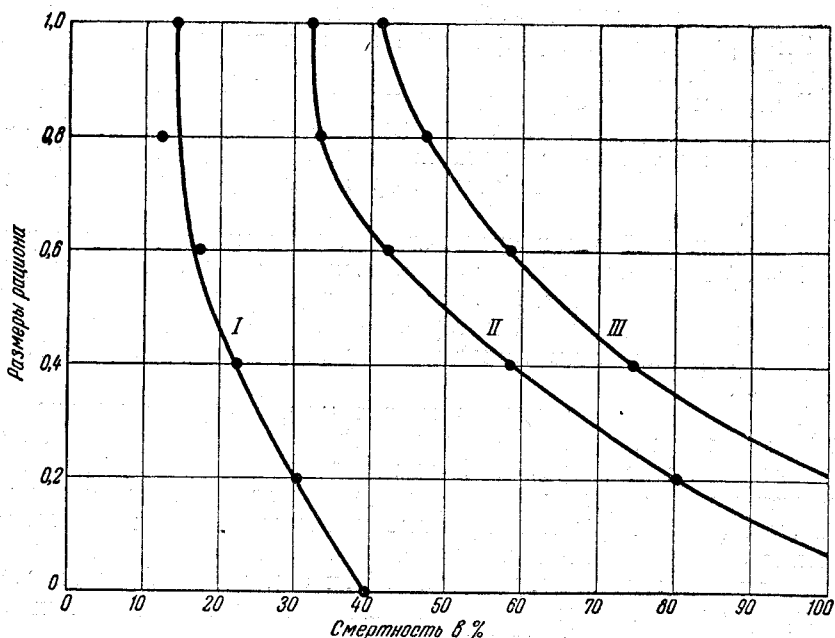


Рис. 60. Зависимости смертности молоди воблы при заражении *Neascus cuticula* от интенсивности питания.  
 I—процент гибели мальков после 10 дней от начала опыта; II—после 20 дней; III—после 30 дней.

Сопоставление полученных результатов с данными табл. 76, 77, 79 свидетельствует о том, что гибель молоди воблы в этих опытах действительно происходит в результате заражения молоди *N. cuticula*.

Вторая серия опытов проведена с влиянием голодания молоди леща и сома на устойчивость их к заражению *Sargolegnia*сеae. Мальков, предварительно голодавших некоторое время, размещали в аквариумы емкостью 8 л по 25—30 экземпляров и затем в каждый аквариум вносили 3—4 мертвых малька, обильно покрытых грибочками. Через 10 дней по внешнему виду отмечали процент зараженных мальков. Каждый опыт дублировался.

Результаты опытов приведены в табл. 86. Полученная зависимость процента заражения от степени истощения (рис. 61) имеет довольно симметричный S-образный вид. Молодь сома, несмотря на более длительный срок голодания, оказалась значительно менее восприимчивой к грибковым заболеваниям, что, по видимому, связано с особенностью данного вида, обитающего и

в естественной обстановке в условиях непосредственной близости от источников заражения.

Таблица 86

Влияние длительности голодания на интенсивность заражения молоди рыб *Saprolegniaceae*

Название вида	Продолжительность голодания в сутках					
	0 (контроль)	10	20	30	40	50
Лещ . . . . .	6	39	54	98	—	—
Сом . . . . .	0	0	11	18	25	38

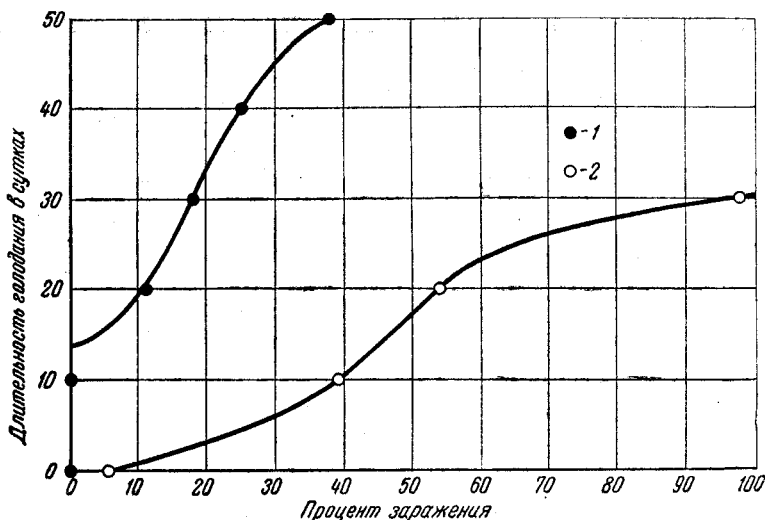


Рис. 61. Зависимость интенсивности заражения сапролегнией молоди рыб от продолжительности голодания:  
1—сом; 2—лещ.

Опыты по влиянию голодания на заражение и смертность молоди рыб от паразитических и грибковых заболеваний показали, что данная причина значительно активнее и глубже связана с изучаемым явлением, чем действие физико-химических факторов.

Следовало ожидать, что не менее существенные результаты должен дать анализ влияния, оказываемого истощением молоди на степень их истребления хищниками.

Подопытным материалом служили мальки воблы трех возрастных групп. В качестве хищника были взяты молодые щуки размером в 12—15 см, которых помещали по 5 экз. в аквариумы емкостью около 40 л каждый и не кормили в течение суток. Затем в эти же аквариумы вносили по 25 экземпляров мальков воблы,

предварительно голодавших тот или иной срок. Через час подсчитывали количество истребленных мальков. Опыты дублировались.

Таблица 87

Влияние степени истощения на интенсивность выедания молоди воблы хищником (щукой) в %

Возраст и размер	Продолжительность голодания в днях							
	0 (контроль)	10	20	30	40	50	60	70
10 дней (9,6 см)	84	82	96	—	—	—	—	—
25 дней (20,1 см)	60	64	72	88	—	—	—	—
50 дней (28,8 см)	42	46	42	48	54	66	80	98

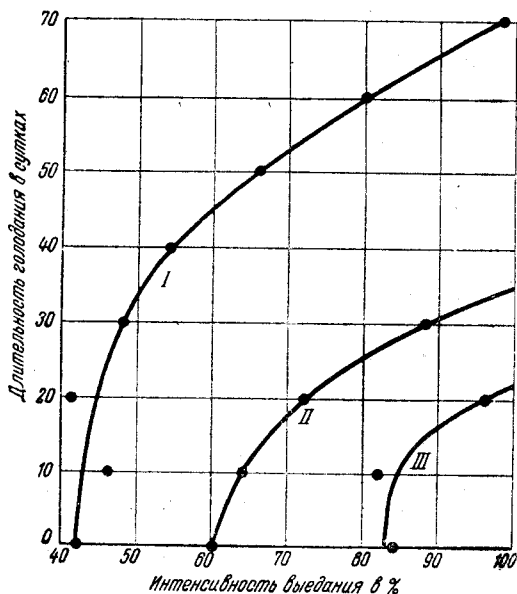


Рис. 62. Интенсивность выедания молоди воблы хищником (щукой) в зависимости от степени истощения:

I—50-дневные мальки, II—25-дневные мальки, III—10-дневные мальки.

Как видно из полученных данных (табл. 87, рис. 62), при высокой степени несоответствия охотничьей активности хищников и способности жертв избегать этих хищников голодание жертв почти не играет роли и выедание идет одинаково интенсивно как

мальков, нормально питавшихся, так и более или менее сильно истощенных. Это положение вполне четко проявлено у наиболее молодой возрастной группы мальков воблы.

Чем больше у жертвы появляется возможностей избежать хищника, в данном случае — чем старше и крупнее становятся мальки воблы, тем сильнее сказывается ослабляющая роль голодания. Характер зависимости между длительностью голодания и выедания идентичен с кривыми утомляемости.

Опыты с системой хищник → жертва, где голодающим элементом является второе звено, были повторены на качественно ином материале. Жертвами в этом случае являлись мальки окуня, хищниками — личинки жука *Macrodytes circumflexus*. В кристаллизаторы (1,5-литровой емкости), помещали одного малька и одну личинку жука длиной 3,5—4 см. В каждой серии было 10 параллельных установок. Подсчет уничтоженных рыбок производился через 24 часа.

Мелкие мальки в возрасте 20 дней (табл. 88) выедаются на 70—80% вне зависимости от степени истощения. Относительно крупные мальки двухмесячного возраста средним размером 42 мм первые 30 дней голодания личинками вообще не уничтожаются. Лишь при большей длительности предварительного голодания истощенные и ослабевшие мальки подвергаются интенсивному истреблению.

Таблица 88

Влияние истощения молоди окуня на выедание ее личинками жука-плавунца

Возраст и размеры	Продолжительность голодания в днях					
	0 (контроль)	10	20	30	40	50
20 дней (18 мм)	80	70	80	—	—	—
60 дней (42 мм)	0	0	0	10	40	90

Выше рассматривались экологические системы, где анализируемым голодающим элементом являлось второе звено системы, т. е. жертва, хищник же представлял собою постоянно действующий фактор внешней среды. Однако молодь рыб может оказывать не только в положении жертвы, но она неизбежно выступает в цепи пищевых взаимосвязей, в роли хищника, причем возможность добыть себе требуемое количество пищи зависит от охотничьей активности, в свою очередь определяемой внутренним состоянием организма.

Следовательно, большее или меньшее истощение молоди рыб может быть анализировано как с точки зрения способности последней противодействовать отрицательным факторам среды, так и с точки зрения ее пищевой активности.

Экспериментальной проверке были подвергнуты три пары систем хищник → жертва:

1. Щука → лещ.
2. Линь → личинки хирономид.
3. Уклея → дафнии.

В каждой паре первое звено (хищник) подвергалось более или менее продолжительному голоданию. Условия опытов были следующими:

В первом случае мальки щуки были размером 7—8 см, мальки леща — 2—3 см. В сосуды 2-литрового объема помещали 1 экземпляр щуки и 10 экземпляров мальков леща. Каждую цифру выводили на основании 10 параллельных опытов. Длительность опытов равнялась 6 часам.

Во втором случае опыты ставили в больших кюветах, куда помещали по 10 мальков линя (размером 3—4 см) и 200 личинок хирономид. Опыт продолжался сутки. Параллельных установок было 2.

В третьем случае опыты ставили в кристаллизаторах, причем в каждый отдельный сосуд помещали 1 малька и 25 дафний. Количество параллельных опытов в этом случае равнялось четырем. Длительность опыта — 3 часа.

Во всех опытах суждение выносили на основании оставшихся непотребленными пищевых организмов. Контрольные экземпляры голодали 24 часа.

Табл. 89 и рис. 63 являются сводкой данных, полученных в результате этих опытов. Как видно, каждая система хищник →

Таблица 89

Влияние истощения на активность хищников в % выедания жертв

Хищник → жертва	Продолжительность голодания в днях								
	0 (контроль)	5	10	15	20	30	40	50	60
Щука → лещ . . .	42	—	59	—	78	71	46	8	—
Линь → личинки хирономид . . .	72	—	63	—	78	66	71	32	1*
Уклея → <i>D. pulex</i> .	54	50	38	22	2	—	—	—	—

\* Возможна ошибка при подсчете, тогда 0.

жертва имеет свой специфический характер зависимости, где особенность питания хищника в значительной степени определяет тип получаемой кривой.

По мере голодания щук количество потребляемых мальков леща сперва интенсивно возрастает, затем происходит резкий пере-



гиб кривой и дальнейшее голодание столь же быстро сокращает выедание. Следовательно, интенсивность и успешность охоты данного хищника, в случае его голодания, определяются двумя противоположно направленными факторами: естественно повышен-

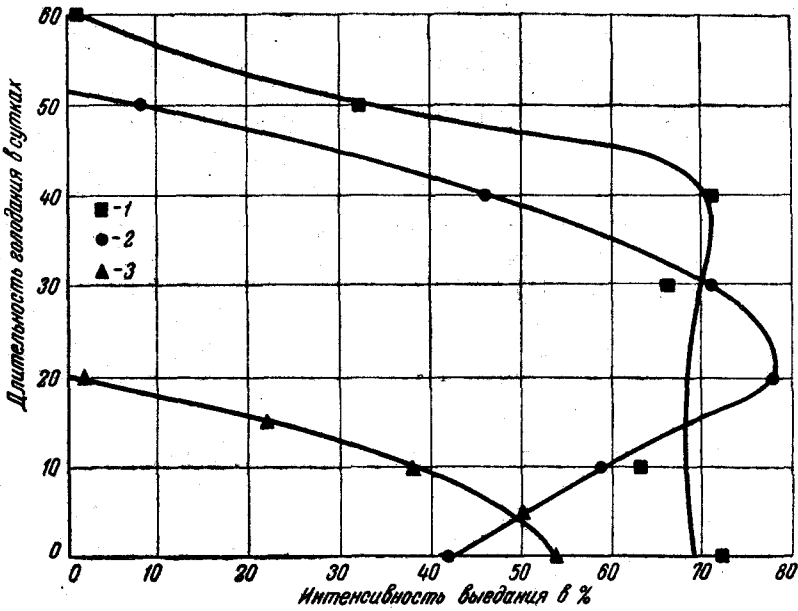


Рис. 63. Влияние истощения на активность питания:  
1—линя → лич. хириноид; 2—щука + лещ; 3—укляя → дафния.

ной активностью, вызываемой физиологической потребностью восполнить энергетические расходы организма, и падением физической полноценности, ослабляющей охотничью способность животного. Первые 20—25 дней резко превалирует первый фактор, позднее столь же определенно доминирует второй.

Иной характер зависимости наблюдается при голодании линей. Способ питания этого типичного бентофага нельзя отнести к разряду активной охоты и правильнее в этом случае говорить от интенсивности поиска. Как видно, интенсивность поиска долгое время остается практически без изменения и голодание в очень малой степени изменяет ее напряженность. Это хорошо согласуется с другими нашими наблюдениями о поисковой скорости питающегося хищника и подтверждает весьма высокую устойчивость этой скорости [31]. Однако, когда голодание достигает некоторого предела (в данном случае 40—45 дней), поисковая способность линей резко падает, и еще через 15—20 дней рыбки вообще теряют способность питаться и погибают от истощения даже при наличии пищи.

В системе уклея → планктон голодание хищника очень быстро приводит к падению способности мальков ловить дафний и, несмотря на кажущееся принципиальное сходство данной трофической пары с первым рассмотренным случаем, никакого подъема охоты, вызванного голоданием, не наблюдается. Повидимому, планктофаги, особенно в мальковом возрасте, подобно птенцам некоторых мелких птиц, нуждаются почти в непрерывном питании и даже кратковременное голодание приводит к потере способности добывать себе пищу в необходимом количестве.

## Итоги

Подытоживая результаты экспериментального анализа экологической стороны явления голодания, можно заключить, что большая часть проведенных опытов с несомненной очевидностью подтверждает положения, высказанные в вводных замечаниях к данному исследованию, об явлении голодания, как о мощном факторе, определяющем характер и интенсивность различных экологических реакций.

Было показано, что полное и частичное голодание экологически однозначны и отличаются лишь интенсивностью, т. е. скоростью действия. Это подтверждается и на результатах истощения животных и косвенно на таком относительно универсальном экологическом показателе, как физическая утомляемость при активных движениях рыб.

Опыты далее показали, что существуют значительные возрастные и видовые различия в протекании процесса голодания, причем характер кривых истощения и смертности является прекрасной иллюстрацией экологической природы данного вида.

Оправдалось предположение, что голодание может привести к иным количественным результатам действия какого-либо фактора внешней среды по сравнению с его влиянием на животных, питающихся нормально. Анализ действия таких различных факторов, как токсическое вещество, осмотический фактор, концентрация водородных ионов и дефицит кислорода, на рыб, в разной степени истощенных, показал следующее: голодание, в случае действия причины, биологически чуждой данному животному, влияет тем сильнее, чем менее активен данный фактор; в случае действия элементов среды, с которыми животному приходится сталкиваться в природе, наблюдается обратная зависимость; наконец, в некоторых случаях, обычно, когда молодь рыб является особенно чувствительной к действию некоторого фактора, голодание не играет существенной роли, подавляясь непосредственно действующим активным началом.

Особенно сильное влияние голодание оказывает на действие биологических факторов. В проделанных опытах по влиянию голодания на отход при паразитарных заболеваниях, на заражаемость грибковыми болезнями, на выедание хищниками и на ус-

пешность охоты результаты биологического эффекта не только количественно, но подчас и качественно, определялись степенью истощения подопытного материала.

Отсюда возможно сделать общий вывод, что экологический эффект явления голодания особенно остро находит проявление в случае совместного действия с каким-либо биологическим фактором внешней среды, в значительной степени предreshая конечный результат процесса.

Явление голодания у рыб имеет важное практическое значение, поскольку зимний период, как правило, сопровождается той или иной степенью истощения<sup>1</sup>. Сочетание фактора голодания с целым рядом неблагоприятных условий среды (токсические вещества при сбросе промышленных вод, рН, дефицит кислорода и все биологические воздействия) имеют прямые аналогии в природе, зачастую решая успех тех или иных рыбохозяйственных мероприятий.

---

<sup>1</sup> Заметим, что голодание животных в зимний период может иметь и приспособительное значение, изменяя характер обмена в нужном направлении.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Содержание современной трофологии несравненно шире, чем круг вопросов, подвергнутых нами экспериментальному анализу. Сопоставление перечня проблем, разобранных в вводной части, с результатами наших исследований свидетельствует, что ряд серьезных и мало изученных разделов трофологии не был рассмотрен в настоящей работе.

Причина такого выборочного внимания кроется в следующих обстоятельствах.

Во-первых, специфические особенности подопытного материала (рыбы) в значительной степени определили по чисто техническим условиям разработку выбранных вопросов.

Во-вторых, история изучения соответствующей проблемы и оформившийся в силу этого интерес к ней, а также намеченные пути изучения последней, в свою очередь, повлияли на стремление ту же проблему подвергнуть анализу, используя в качестве основного метода эксперимент.

В-третьих, выбор вопросов для первоочередного изучения производили, исходя из практических интересов рыбного хозяйства

Современное состояние практики рыбоводства и рыбного промысла характеризуется достаточно полным и всесторонним использованием знаний, накопленных наукой в части изучения биологии рыб. Следовательно, оказать действительную пользу практике можно лишь путем создания новых теоретических обобщений и новых приемов анализа эмпирического материала. Исходя из этих соображений, мы попытались, непрестанно помня о запросах рыбного хозяйства, в первую очередь разработать теоретическую сторону трофологии, будучи твердо уверены, что лишь серьезный теоретический анализ соответствующей проблематики даст в дальнейшем должный практический эффект.

Тем не менее, многочисленные вопросы, нашедшие разрешение в нашей работе, могут уже в настоящее время лечь в основу разработки ряда хозяйственных мероприятий. К этим вопросам относятся: оценка кормовых ресурсов водоема, выбор тех или иных объектов для акклиматизации, смешанные посадки, искус-

ственное кормление молоди рыб на рыбозаводах, зимний отход рыб в естественных условиях и в рыбопитомниках и многие другие.

Те же соображения определили и отмеченные выше неодинаковые полноту и степень изучения отдельных вопросов. Нам казалось, что наиболее серьезное как теоретическое, так и практическое значение имеют вопросы пищевых отношений и избирательного питания. Как следует из изложенных материалов, эти вопросы и были подвергнуты наиболее тщательному и всестороннему изучению. Вместе с тем, и два других раздела — анализ интенсивности питания и экологическое значение фактора голодания — также разобраны и аргументированы достаточно подробно.

Заканчивая настоящую работу, нам хотелось бы заметить следующее.

Всякое исследование, проведенное с любой, доступной исследователю, степенью точности, всегда содержит ряд спорных положений, как чисто теоретических, так и относящихся к технике работы.

Мы ясно сознаем, что и наши данные не безупречны ни в том, ни в другом отношении. Однако мы взяли на себя смелость не только изложить фактический материал, но сделать некоторые обобщения, выходящие за пределы, определяемые непосредственно полученными эмпирическими данными, ибо четко сформулированное положение, даже если оно недостаточно обосновано, требует для своего подтверждения или опровержения дополнительных исследований более высокого уровня, способствуя тем самым развитию науки.

---

## ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Алехин В. В. и др., Методика геоботанических исследований. Сборник, М., 1925.
2. Алпатов В. В., Плотность населения как экологический фактор, Успехи современной биологии, вып. 3, т. II, 1934.
3. Беклемишев В. Н., Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ, Труды по защите растений, 1, 2, 1931.
4. Беклемишев В. Н., Экология малярийного комара, Медгиз, 1944.
5. Берлянд Т. Б., Об устойчивости и изменчивости некоторых черт экологии размножения рыб на примере рода рыбцов (*Vimba*), «Рыбное хозяйство», 1949, № 1.
6. Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г., Пресноводные *Desaropa* СССР и их географическое распространение, Зоологический журнал, т. 13, вып. 1, 1934.
7. Боруцкий Е. В., Динамика биомассы *Ch. plumosus* профундали Белого озера. Труды лимнологической станции в Косине, т. XXII, Гидрометеорологическое изд. 1939.
8. Боруцкий Е. В., Динамика общей биомассы бентоса профундали Белого озера, Труды лимнологической станции в Косине, т. XXII, Гидрометеорологическое изд. 1939.
9. Броцкая В. А., Питание трески, Доклады 1 сессии ГОИН, 4, 1931.
10. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 4, изд. АН СССР, 1938.
11. Васнецов В. В., Дивергенция и адаптация в онтогенезе, Зоологический журнал т. XXV, вып. 3, 1946.
12. Владимирова М. С. и Смирнов Е. С., Внутривидовая и межвидовая конкуренция *Musea domestica* L. и *Phormia groenlandica* Zett. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, т. 7, вып. 5, 1938.
13. Вольтерра В., Математическая теория борьбы за существование, Успехи физических наук, т. VIII, вып. 1, 1928.
14. Воробьев В. П., Питание леща Азовского моря, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 1, 1937.
15. Воробьев В. П., Бентос Азовского моря, Труды АзчерНИРО, вып. 13, Крымиздат, 1949.
16. Гаевская Н. С., О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. III. Прибор для изучения питания водных животных (дворики), Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 6, 1939.
17. Гаевская Н. С., Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. Сб. «Памяти акад. С. А. Сернова», изд. АН СССР, 1948.
18. Гаузе Г. Ф., Математический подход к проблемам борьбы за существование, Зоологический журнал, т. XII, вып. 1 и 3, 1934.

19. Гаузе Г. Ф., Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток, Бюллетень МОИП, отд. биологии, т. XXXIII, вып. 1, 1934.
20. Гаузе Г. Ф., Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonichia mytilus*. Зоологический журнал, т. XIII, вып. 1, 1935.
21. Гаузе Г. Ф., О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий, Зоологический журнал, т. XIII, вып. 1, 1935.
22. Городничий А. Е., Колебания запасов некоторых промысловых рыб Приморья в связи с океанографическими условиями, «Рыбное хозяйство», 1949, № 1.
23. Гептнер В. Г., Общая зоогеография, Биомедгиз, 1936.
24. Грезе Б. С., Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком, Известия ВНИОРХ, т. XXI, 1939.
25. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, изд. АН СССР, 1939.
26. Догель В. А. и Быховский Б. Е., Паразиты рыб Каспийского моря. Труды по комплексному изучению Каспийского моря, т. 7, 1938.
27. Желтенкова М. В., Питание воibly (*R. rutilus caspicus* Jak.) в северной части Каспийского моря, Труды ВНИРО, т. X, 1939.
28. Желтенкова М. В., К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 5, 1939.
29. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, Советская наука, 1951.
30. Зернов С. А., Общая гидробиология, Изд. АН СССР, 1949.
31. Ивлев В. С., Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертв, Зоологический журнал, т. XXIII, вып. 4, 1944.
32. Ивлев В. С., Плотность и распределение пищи как факторы, определяющие размеры рациона рыб, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 2, 1945.
33. Ивлев В. С., Биологическая продуктивность водоемов, Успехи современной биологии, т. XIX, вып. 1, 1945.
34. Ивлев В. С., О зависимости элективности пищи рыб от характера ее распределения на дне, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 3, 1946.
35. Ивлев В. С., Влияние плотности посадки на рост карпов, Бюллетень МОИП, отд. биологии, т. LII, вып. 2, 1947.
36. Ивлев В. С., Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных, Успехи современной биологии, т. XXIV, вып. 6, 1947.
37. Ивлев В. С., Интенсивность пищевой конкуренции и систематическое положение конкурентов. Доклады АН СССР, т. LX, вып. 2, 1948.
38. Ивлев В. С., Трофология как наука, «Природа», 1948, № 8.
39. Ивлев В. С., Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов, Труды Всесоюзного гидробиологического общества, т. II, изд. АН СССР, 1950.
40. Ивлев В. С., О структурных особенностях биоценозов, Известия АН Латв. ССР, вып. 10 (87), 1954.
41. Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, Учпедгиз, 1945.
42. Коржув П. А., Осморегуляция у водных животных, Успехи современной биологии, т. IX, вып. 3, 1938.
43. Котт Х., Приспособительная окраска животных. Изд. иностранной литературы, 1950.
44. Краевой С. Я., О межвидовых и внутривидовых взаимоотношениях в роде *Notidium*, Бюллетень МОИП, отд. биологии, т. LX, вып. 1, 1955.
45. Красильников Н. А., Биологическое значение антибактериальных веществ, Труды института микробиологии АН СССР, т. 1, 1951.
46. Крыжановский С. Г., Экологические группы рыб и закономерности их развития, Известия ТИНРО, т. XXVII, 1948.
47. Лебедев Н. В., Элементарные популяции рыб, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 2, 1947.

48. Лишев М. Н., Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура, Труды амурской ихтиологической экспедиции, т. 1, изд. Моск. общ. испыт. природы, 1950.
49. Лондон Е. С. и Ловцкий Я. Л., Обмен веществ в организме животных и человека, Биомедгиз, 1938.
50. Лукьянова В. С., К изучению влияния температуры и солености на скорость движения пресноводных организмов, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 3, 1938.
51. Лысенко Т. Д., Агробиология, Сельхозгиз, 1948.
52. Майр Э., Систематика и происхождение видов, изд. иностранной литературы, 1947.
53. Мартинсен Ю., Влияние течения на поведение рыб, «Рыбное хозяйство», 1940, № 12.
54. Никольский Г. В., Рыбы Таджикистана. Труды Таджикской базы АН СССР, т. VII, 1938.
55. Никольский Г. В., Биология рыб, изд. «Советская наука», 1944.
56. Никольский Г. В., О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве, Известия АН СССР, серия биологическая, т. 1, 1947.
57. Никольский Г. В., О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. Бюллетень МОИП, т. LIV, вып. 1, 1949.
58. Никольский Г. В. и Кукушкин А. А., Влияние плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами, Зоологический журнал, т. XXII, вып. 2, 1943.
59. Павлов И. П., Полное собрание сочинений, том III, кн. 1 и 2, изд. АН СССР, 1951.
60. Павлова М. В., Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи, Госиздат, 1924.
61. Павловский Е. Н., Явление голодания в природе, Госиздат, 1923.
62. Павловский Е. Н., Первомайский Г. С. и Чагин К. П.—Интенсивность питания одного и одновременно двух видов пастбищных клещей (Ixodidae) на кроликах, Зоологический журнал, т. XXXIII, вып. 3, 1954.
63. Пучков Н. В., Физиология рыб, Пищепромиздат, 1954.
64. Свириденко П. А., Грызуны — расхитители лесных семян, Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 4, 1944.
65. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, изд. АН СССР, 1941.
66. Соколов И. И., Hydracarina — водяные клещи. Часть 1: Hydrachnela, Фауна СССР, изд. АН СССР, 1940.
67. Суетоз С. В., К познанию рыбной продуктивности водоемов, Сообщение 7, Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами, Труды лимнологической станции в Косине, Гидрометеорологическое изд. т. XXII, 1939.
68. Трибунская А. Я., Химические факторы межвидовой борьбы растений, «Агробиология», 1953, № 3.
69. Турдаков Ф. А., Рыбы Киргизии, изд. Киргизского филиала АН СССР, 1952.
70. Тюрин П. В., Биологические обоснования регулирования состава рыб во внутренних водоемах, Материалы по проблеме повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карело-Финской ССР, 1953.
71. Черфас Б. И., Жизнеспособность молоди сазана в различных экологических условиях, «Рыбное хозяйство», 1940, № 8.
72. Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. АН СССР, 1940.
73. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939.
74. Шорыгин А. А., Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 1, 1946.



75. Шорыгин А. А., Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 5, 1946.
76. Шорыгин А. А., Годовая динамика пищевой конкуренции рыб, Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 1, 1948.
77. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря, Пищепромиздат, 1952.
78. Abderhalden E., Lehrbuch der Physiologischen Chemie. Berlin — Wien, 1931.
79. Allee W. C., Animal Aggregations. A study in General Sociology, Chicago, 1931.
80. Allee W. C., Recent Studies in Mass Physiology. Biol. Rev., 9, 1, 1934.
81. Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th. and Schmidt K. P., Principles of Animal Ecology, Philadelphia and London, 1949.
82. Baule B., Zu Mitscherlichs Gesetz der physiologischen Beziehungen. Landw. Jahrb., 51, 1918.
83. Bodenheimer F. S., Iceria purchasi Mask. und Novius cardinalis Muls. Eine bevölkerungswissenschaftliche Studie über die Grundlagen der biologischen Bekämpfung. Zeitschr. Ang. Entom., 19, 1932.
84. Bodenheimer F. S., Problems of Animal Ecology, London, 1938.
85. Braun-Blanquet J., Plant Sociology, The Study of Communities, New York, 1932.
86. Breder C. M., Certain Effects in the Observation of Jenkinsia. Amer. Mus. Novit. N. J., 382, 1929.
87. Brues C. I., The Selection of Food-Plants by Insects with Special Reference to Lepidopterus Larvae. Amer. Natur., 54, 1920.
88. Church F., The Effect of Crowding on the Rate of Growth in Fishes. Masters thesis, University of Chicago Library, 1927 (no Allee, 1931).
89. Crombie A. C., Interspecific Competition. J. Anim. Ecol. 16, 1, 1947.
90. Ekman S., Tiergeographie des Meeres, Leipzig, 1935.
91. Ellis M., Detection and Measurement of Stream Pollution. Bull. Bur. Fish. 48, 22, 1937.
92. Elson P., Effects of currents on the Movements of Speckled Trout. Journ. Fish. Res. Board of Canada, 4, 5, 1939.
93. Elton Ch., Animal Ecology, New York — London, 1927.
94. Elton Ch., Animal Ecology and Evolution, London, 1930.
95. Elton Ch., The Ecology of Animals, London, 1932.
96. Forbes S. A., On the Food of Young Fishes, Bull. Illinois Lab. Nat. Hist. 18, 3, 1880.
97. Forbes S. A., The Food of the Smaller Fresh Water Fishes, Bull. Illinois Lab. Nat. Hist. 18, 3, 1880.
98. Forbes S. A., On the Food Relation of Fresh Water Fishes, A Summary and Discussion, Bull. Illinois Lab. Nat. Hist., 2, 1888.
99. Forbes S. A., Fresh Water Fishes, and their Ecology, Address Read at the University of Chicago, Special Publ., 1913.
100. Foxon J., Notes on the Swimming Methods and Habits of Certain Crustacean Larvae. Marin. Biol. Assoc. Plymouth, 19, 1934.
101. Fraeser J. H., The Distribution of Rock Pool Copepoda According to Tidal Level. Journ. Anim. Ecology, 5, 1, 1936.
102. Friederichs K., Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land- und Forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie, I, Berlin, 1930.
103. Fröming E., Ein Beitrag zur Frage des Kalkstoffwechsels unserer Süßwasserschnecken, Naturforsch, 8b, 5, 1953.
104. Gause G. F., Über die Konkurrenz zwischen zwei Arten, Zoolog. Anzeig., 105, 718, 1934.
105. Gause G. F., The Struggle for Existence, Baltimore, 1934.
106. Gause G. F., und Alpatov W. W., Die Logistische Kurve von Verhulst-Perl und ihre Anwendung im Gebiet der Quantitativen Biologie, Biolog. Zentrbl., 51, 1/2, 1931.

107. Grinnell J., Presence and Absence of Animals, Univers. California Chron, 1928.
108. Haldane J. B. S., The Causes of Evolution, London, 1932.
109. L'Heritier Ph. et Teissie G., Une experience de sélection naturelle. Courbe d'élimination du gene «bar» dans une population de Drosophiles, en équilibre, Compt. Rend. Soc. Biol., 117, 1934.
110. Hesse R., Allee W. C. and Schmidt K. P., Ecological Animal Geography, New York, 1937.
111. Howard E. H., Territorium in Bird Life, London, 1920.
112. Hutchinson G. E., Limnological Studies in Connecticut, IV Mechanism of Intermediary Metabolism in Stratified Lakes Ecolog, Monogr., II, 1, 1941.
113. Hutchinson G. E., A Note on the Theory of Competition between Two Social Species, Ecology, 28, 3, 1947.
114. Ivlev V. S., Zum Studium der Biologie des Flussbrandes des Flusses Ob. Zoolog. Anz., 96, 1/2, 1931.
115. Jordan H. J., 1929. Allgemeine Vergleichende Physiologie der Tiere, Berlin und Leipzig, 1931.
116. Labbé M. et Stévenin H., Le Metabolisme Basal. Paris, 1929.
117. Larsen K., The Distribution of the Invertebrates in the Dydsøfjord, their Biology and their Importance as Fish Food. Rep. Danish Biolog. Stat 41, 1936.
118. Leiner M., Die Physiologie der Fischatmung, Berlin, 1938.
119. Lindeman R. L., The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology, Ecology, 23, 1, 1942.
120. Lotka A. J., Elements of Physical Biology, Baltimore, 1925.
121. Lundbeck J., Die Bodentierwelt Norddeutscher Seen. Arch. Hydrobiol., Suppl.—Bd. 7, 1926.
122. Mottram J. C., Some Observations on the Feeding-habits of Fish and Bird, with special reference to Warning Coloration and Mimicry, Journ. Linn. Soc. Zool., 34, 1918.
123. Morgan C. L., Habit and Instinct, London, 1896.
124. Nigrelli R. F., The Fish in Biological Research. Trans. N. Y. Acad. Sci., 15, ser. II, 6, 1953.
125. Palmgren P., Zur Synthese der Pflanzen und Tierökologischer Untersuchungen, Acta Zoolog. Fennica, 6, 1928.
126. Pearl R., Rate of Living, New York, 1928.
127. Pearl R., Evolution and Mortality, Quart. Rev. Biolog, 3, 2, 1928.
128. Pearl R., The Biology of Population Growth, New York, 1930.
129. Pearl R., The Natural History of Population, London, 1939.
130. Plate L., Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung, Leipzig und Berlin, 1913.
131. Poulton E. B., The Colours of Animals. Int. Sci. Ser. '68, London, 1890.
132. Powers E. B., The Relation of Respiration of Fishes to Environment. Ecologie. Monogr., '2, 4, 1932.
133. Reighard J., An Experimental Field-Study of Warning Coloration in Coral-Reef Fishes. Dep. Marin. Biolog. Carnegie Inst. Washington Pap. from Tortugas Labor. 2, 9, 1908.
134. Robertson T., On the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance. Arch. Entw.—mechan, 25, 1908.
135. Savage R. E., The Relation between the Feeding of the Her- ring and the Plankton of the Surrounding Waters. Fisher. Invest. Ser. 2, 12, 3, 1931.
136. Schaut G., Fish Catastrophes d'uring Droughts. Journ. Amer. Water Works Assoc. 31, 5, 1939.
137. Schiemenz P., Die Nahrungskonkurrenz unserer Süßwasserfische. Deutsch. Fischer. Zeit. 43, 44, 1910.

138. Schiemenz P., Die Nahrung unserer Süßwasserfische. Naturwiss., 12, 1924.
  139. Schiemenz P., Wie finden die Fische ihre Nahrung? Mitt. Fischerei verein. Prov. Brandenburg, 5, 1928.
  140. Scott A., Food of Port Erin Mackerel in 1919. Lancashire Sea-Fish Laboratory, 28, (1919), 1920.
  141. Steinmann P., Toxicologie der Fische. Handb. Binnenfisch. Mitteleurop., 6, 1928.
  142. Simms A. D., Ann. Appl. Biol., 18, 1931. (По Майры, 1947).
  143. Sumner F. B., Studies of Protective Color Change III. Experiments with Fishes both as Predators and Prey. Proc. Nat. Acad. Sci., 21, 6, 1935.
  144. Svedberg Th., Ett bidrag till de statistiska metodernas anvandning inom växtbiologien. Svensk. Bot. Tidskrift. 16, 1, 1922.
  145. Thienemann A., Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N. F., 17, 1918.
  146. Volterra V., Leçons sur la theorie mathématique de lutte pour la vie, Paris, 1933.
  147. Volterra V., Prinzipes de biologie mathématique. Acta Biotheoretica, 8, 1, 1937.
  148. Volterra V., et d'Ancona U., Les associations biologiques au point de la vie mathématique, Paris, 1935.
  149. Waksman S., Microbiological Antagonisms and Antibiotic Substances, New York, 1945.
  150. Welty A., Experiments in Group Behavior of Fishes. Physiol. Zool., 7, 1943.
  151. Willer I. und Schingenberg E., Untersuchungen über das Wachstum bei Fischen. I. Über den Einfluss des Raumfaktors auf das Wachstum der Bachforellenbrut. Zeitschr. Fischer., 25, 2, 1927.
  152. Wimpenni R. S., Organic Polarity: Some Ecological and Physiological Aspects. Quart. Rev. Biol., 16, 1941.
  153. Worthington E. B., Geographical Differentiation in Fresh Waters with Special Reference to Fish. In Huxley J., The New Systematics, 1940.
  154. Wunder W., Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Handb. der Binnenfisch. Mitteleuropas, 2, Stuttgart, 1936.
  155. Yoshihara T., On a Graphical Method of Determination of Parameters Contained in the Logistic Type Curves. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 16, 7, 1950.
-

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Содержание и задачи трофологии животных	5
Глава II. Методика и материал	15
Глава III. Интенсивность питания	19
Влияние степени концентрации пищевых объектов на величину рациона рыб	19
Влияние характера распределения пищевого материала на рацион рыб	23
Зависимость размеров рациона от совокупного действия концентрации пищевого материала и неравномерности его распределения	29
Зависимость размеров рациона хищника от средней концентрации и степени неравномерности распределения жертв на примере выедания бентоса рыбами	34
Глава IV. Избирательное питание	37
Вводные замечания	37
Количественные показатели явления элективности	38
Материал и техника опытов	40
Элективность, предпочитаемость и доступность	44
Элективность и степень сытости хищника	49
Элективность и плотность популяции пищевых животных	53
Элективность и плотность популяции хищников	65
Влияние длительности питания определенной пищей на явление элективности	69
Влияние размеров хищников и жертв на процесс элективности	72
Влияние подвижности жертв на процесс элективности	80
Элективность и наличие убежища	85
Конституциональная защищенность жертв и элективность	88
Зависимость элективности от характера распределения пищи	93
Элективность и отбор	99
Глава V. Косвенные пищевые отношения рыб	102
Вводные замечания	102
Косвенные пищевые отношения и борьба за существование	104
Современное состояние проблемы косвенных пищевых отношений	107
Количественные показатели косвенных пищевых отношений	116
Формы косвенных пищевых отношений	119
Гомоконкуренция при монофагии	122
Гомоконкуренция при полифагии	141
Гетероконкуренция при монофагии	161
Гетероконкуренция при полифагии	183
Общие замечания	198
Глава VI. Экология голодания	217
Основные черты голодания как экологического фактора	218
Голодание и физико-химические факторы среды	228
Голодание и биологические факторы	234
Заключение	244
Использованная литература	246

**СПИСОК**  
**обнаруженных опечаток в книге В. С. Ивлева**  
**«Экспериментальная экология питания рыб»**

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
117	3 снизу	$\frac{r_i + p_i}{r_i + p_i}$	$\frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$
131	1 снизу	$\alpha$	$\nu$
138	17—18 снизу	независимой от переменной	независимой переменной
157	17 снизу	$10^{\chi_2 p}$	$10^{-\chi_2 p}$

Т. К. Ф. Зак. 1529. Тир. 1500